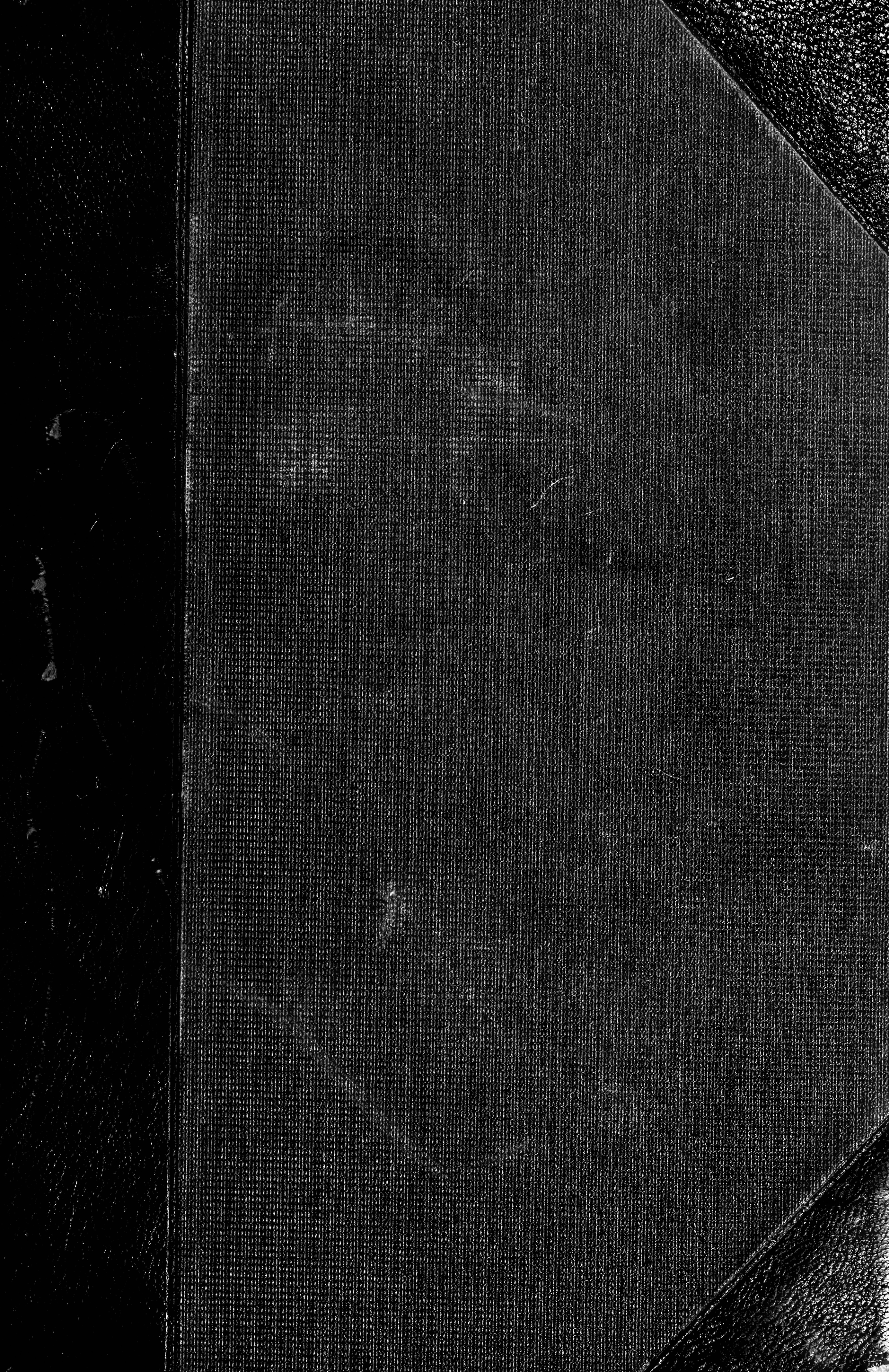
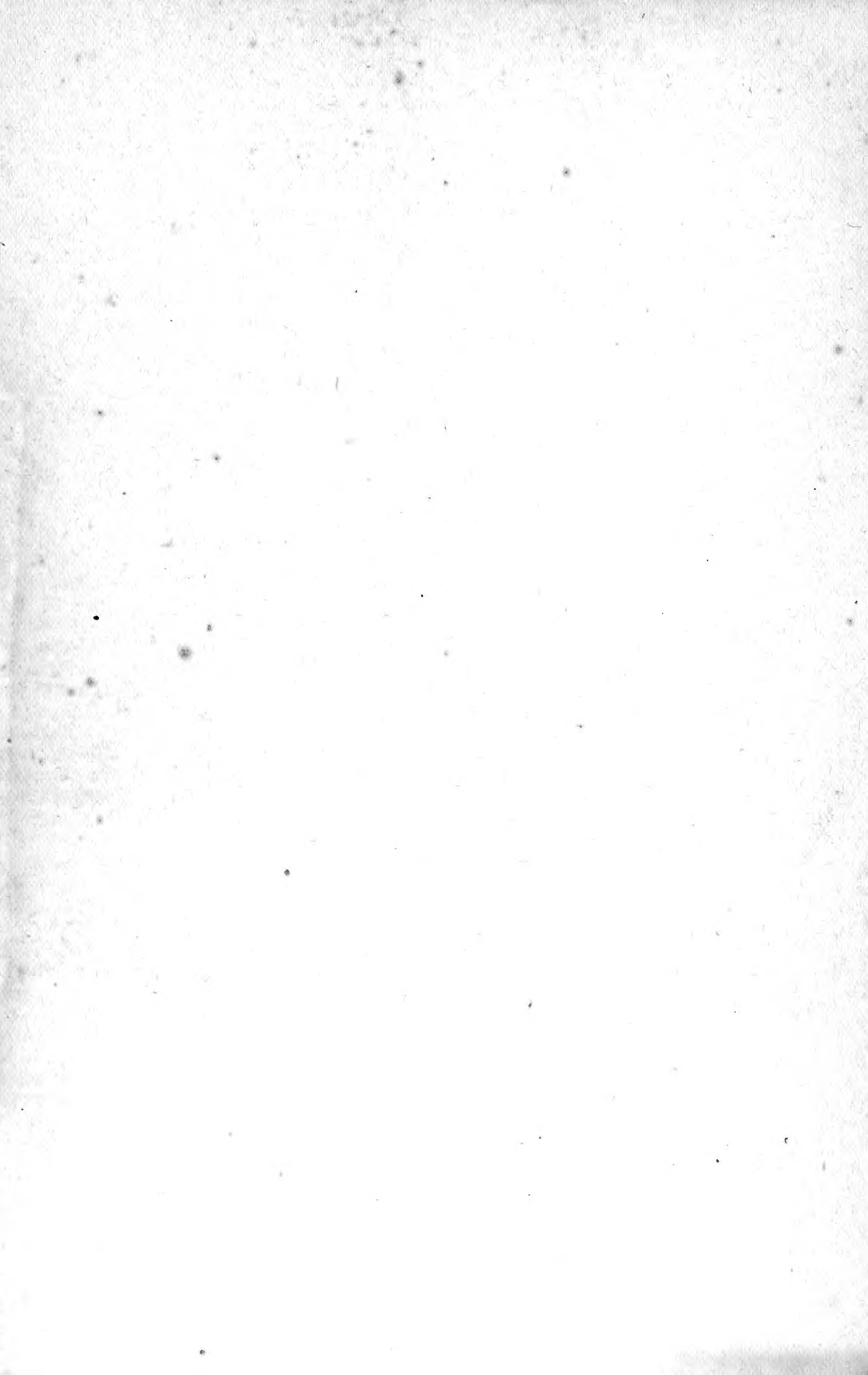
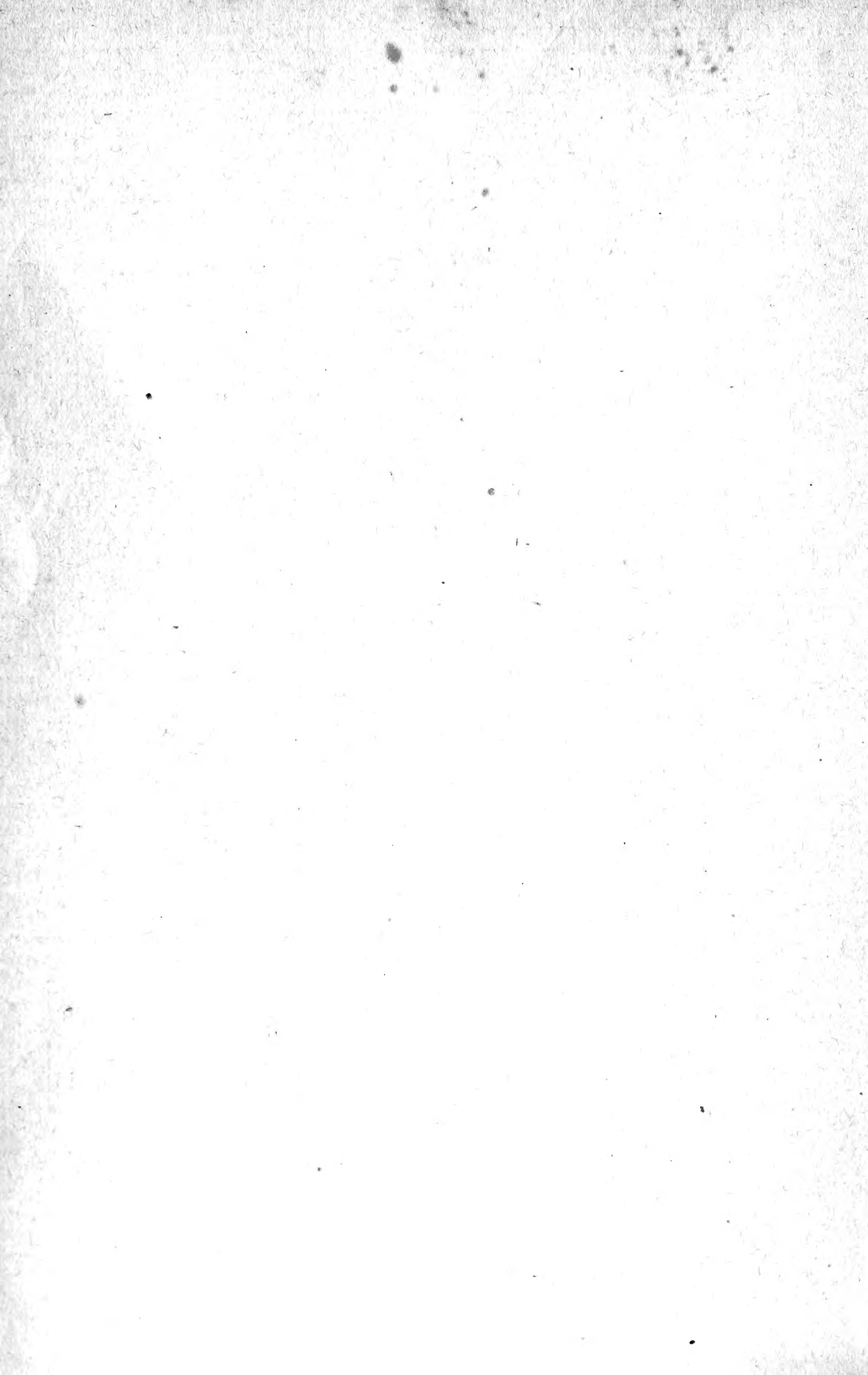
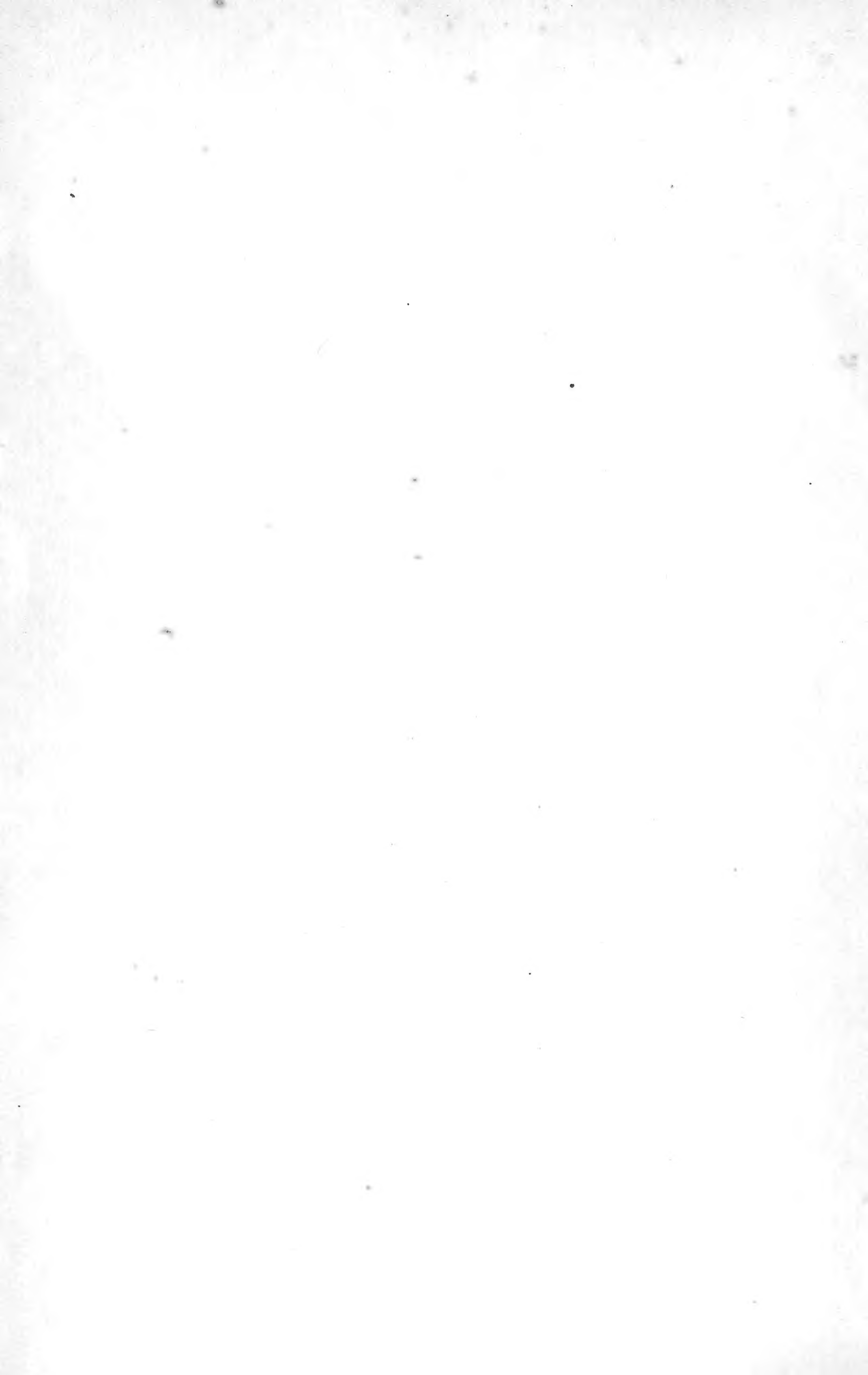












HANDBUCH
DER
VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (PRAG), S. BAGLIONI (ROM), W. BIEDERMANN (JENA), R. DU BOIS-REYMOND (BERLIN), F. BOTTAZZI (NEAPEL), E. v. BRÜCKE (LEIPZIG), R. BURIAN (NEAPEL), L. FREDERICQ (LÜTTICH), R. F. FUCHS (BRESLAU), S. GARTEN (GIESSEN), E. GODLEWSKI (KRAKAU), C. HESS (WÜRZBURG), J. LOEB (NEW-YORK), E. MANGOLD (FREIBURG), H. PRZIBRAM (WIEN), O. ZUR STRASSEN (FRANKFURT), R. TIGERSTEDT (HELSINGFORS), E. WEINLAND (MÜNCHEN), O. WEISS (KÖNIGSBERG), H. WINTERSTEIN (ROSTOCK)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

ZWEITER BAND:

PHYSIOLOGIE DES STOFFWECHSELS

Erste Hälfte

Mit 465 Abbildungen im Text



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1911

Inhalt.

Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung.

Von **W. Biedermann**, Jena.

1) Im Text irrtümlich Zooxanthellen gedruckt.

Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung.

Von **W. Biedermann,** Jena.

Erster Teil.

Die Ernährung der Pflanzen und ihre Beziehungen zu der der Tiere.

Einleitung.

Die Untersuchung der Zusammensetzung der lebenden Substanz hat zu der Erkenntnis geführt, daß alle die besonderen Eigenschaften und Tätigkeiten derselben vor allem jenen hochkomplizierten Verbindungen zuzuschreiben sind, welche als Eiweißkörper (Proteïne) oder Eiweißverbindungen (Proteïde) die Hauptmasse jedes pflanzlichen oder tierischen Protoplasmas bilden. Die Vermehrung desselben muß daher mit einer beständigen Neubildung von Eiweiß Hand in Hand gehen, während andererseits der Lebensprozeß mit fortwährender Zerstörung, einem beständigen Zerfall von Eiweiß verbunden, ja durch denselben geradezu charakterisiert erscheint.

Will man einen durchgreifenden Unterschied zwischen lebender und toter Substanz statuieren, so würde ein solcher nur und ausschließlich in jenen Stoffwechselprozessen und vor allem in der Fähigkeit des Plasmas erblickt werden können, gewisse fremde Substanzen von anders gearteter chemischer Zusammensetzung (Nährstoffe) in seine eigene Substanz umzuwandeln, sie zu „assimilieren". Lediglich durch die Assimilation wird neue lebende Substanz, neues Plasma erzeugt. Als lebendige Teilchen (Plasmateilchen) können wir demgemäß diejenigen kleinsten Massen bezeichnen, welche noch selbst die wesentliche Eigenschaft des Assimilationsvermögens besitzen.

Es erscheint zweckmäßig und durchaus naturgemäß, unter „Assimilation" nicht bloß den Aufbau von lebender Substanz im engeren Sinne des Wortes zu verstehen, sondern auch die Bildung und Speicherung von Stoffen, welche als Reservematerial für energetische Zwecke oder als plastische (Bau-)Stoffe dienen, wie die in den Chromatophoren der Pflanzen entstehenden ersten Produkte der Kohlenstoffassimilation (Zucker, Stärke, Paramylon) oder das Glykogen und Fett in verschiedenen pflanzlichen und tierischen Zellen.

Man hat den Assimilationsprozeß und speziell das Wachstum der lebenden Substanz oft mit dem Wachsen der Kristalle verglichen. Nach der Ansicht von Schleiden und vielen anderen sollten die von ihnen als „Zellen“ bezeichneten organisierten Gebilde ähnlich wie Kristalle eines Salzes aus der organischen Mutterlauge, dem „Cytoblastem“ gleichsam herauskristallisieren, und speziell Schwann stellte, freilich mit großer Reserve, als Leitfaden für weitere Untersuchungen geradezu die Hypothese auf, „daß die Bildung der Elementarteile der Organismen nichts als eine Kristallisation imbibitionsfähiger Substanz, der Organismus nichts als ein Aggregat solcher imbibitionsfähiger Kristalle ist“. Davon kann nun freilich nicht mehr die Rede sein, da ja ein Kristall sich immer nur durch Anziehung gleichartiger Moleküle aus der Umgebung vergrößert, während bei der Assimilation eine mitunter höchst komplizierte Umformung (Spaltungen und Synthesen der von außen aufgenommenen Substanzen [Nährstoffe]) erfolgt. Demungeachtet erscheint ein Vergleich zwischen Kristallen und lebenden Organismen von gewissen anderen Gesichtspunkten aus von großem Interesse, und es mag hier nur flüchtig an die Untersuchungen von Rauber über Regeneration der Kristalle und jene von Lehmann über „fließende, fließendweiche“ und „scheinbar lebende“ Kristalle erinnert sein.

Um nun die Natur der Assimilationsprozesse in ihrer ganzen ungeheuren Mannigfaltigkeit näher kennen zu lernen, erscheint es unerläßlich, zunächst gewisse niedere Organismenformen (Bakterien und Pilze) ins Auge zu fassen, bei welchen wir durch eine überreiche Fülle von Untersuchungen über die Vorgänge der Ernährung und über die Bildungsgeschichte der lebenden Substanz weit besser unterrichtet sind als bei irgendwelchen höheren Formen pflanzlicher oder tierischer Natur. Mit berechtigtem Stolz darf man die Ernährungslehre der Pilze und Bakterien als eine der glänzendsten Errungenschaften der modernen Physiologie bezeichnen.

Man begegnet hier aber außerdem einer solchen Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen, daß es schon aus diesem Grunde angezeigt erscheint, die Protophyten in einer vergleichenden Ernährungsphysiologie an die Spitze zu stellen. Dennoch bedarf es vielleicht einer Rechtfertigung, wenn gerade in dem vorliegenden Bande dieses im wesentlichen der Tierphysiologie gewidmeten Werkes auch pflanzenphysiologische Tatsachen besonders eingehend berücksichtigt werden. Es besteht kein Zweifel, daß viele Fragen des Stoffwechsels und der Ernährung der Tiere nur verständlich werden durch den Vergleich mit den entsprechenden, viel einfacheren und übersichtlicheren Vorgängen im pflanzlichen Organismus. Ja, ich wage zu behaupten, daß die Entwickelung der Lehre vom Stoffwechsel der Tiere vielfach einen anderen Weg genommen hätte und vielleicht in manchen Fragen weiter gefördert wäre, wenn man sich der prinzipiellen Uebereinstimmung zwischen Tier und Pflanze mehr bewußt gewesen wäre und nicht immer gerade umgekehrt den durch die besonderen Verhältnisse der C-Assimilation bei den grünen chlorophyllhaltigen Pflanzen bedingten scheinbaren Gegensatz in den Vordergrund gestellt hätte.

Die chlorophyllfreien niederen Pilze führen eine ganze Reihe von Etappen oder Stadien der Entwicklung vor Augen, die uns die lebende Substanz bei einfachster morphologischer Ausgestaltung doch in einer Mannigfaltigkeit der physiologischen, speziell der assimilatorischen Leistungen zeigen, der gegenüber die Ernährung der höheren Pflanzen und sämtlicher tierischer Organismen geradezu als einförmig be-

zeichnet werden muß. Es kommt dazu, daß auch die Mittel, über welche lebende Zellen verfügen, um kompliziertere organische Moleküle der Assimilation zugänglich zu machen, d. h. also der ganze Chemismus der „Verdauung", hier einer eingehenderen Untersuchung bei weitem zugänglicher erscheint, als es bei vielzelligen Pflanzen und Metazoen der Fall ist. Führt doch das Stadium der Enzym-Wirkungen (Fermente) immer wieder auf die niederen Pilze zurück, welche in dieser Hinsicht der Forschung ein geradezu unerschöpfliches Material liefern.

Eine eingehende Besprechung der Assimilationsvorgänge bei einzelligen, chlorophyllfreien pflanzlichen Organismen ist aber auch noch aus einem anderen Grunde unerläßlich, denn hier allein sind wir vorläufig imstande, die Wandlungen, welche die Nährstoffe vor und nach ihrer Aufnahme in den Zellkörper erleiden, genauer zu übersehen und chemisch zu verfolgen. Bei einzelligen Tieren (Protozoen) ist dies infolge mancher Eigentümlichkeiten ihrer Ernährungsweise, sowie auch schon deshalb nicht wohl möglich, weil sie sich nicht so leicht wie „Protophyten" in Reinzucht gewinnen lassen. Was aber die vielzelligen Tiere, die Metazoen, betrifft, so beschränkt sich hier das, was gewöhnlich als „Verdauung", „Assimilation" und „Resorption" bezeichnet wird, auf das Studium derjenigen Vorgänge, die sich im Hohlraum des Magen-Darmkanales (des Verdauungstraktus) abspielen, während die eigentliche Zellernährung, die sich naturgemäß bei den Elementen der verschiedenen Gewebsarten sehr verschieden gestalten muß, abgesehen von einigen wenigen Fällen, noch kaum bekannt ist, und doch liegt gerade hier der Schwerpunkt für das chemische Verständnis des Stoffwechsels. Wie bei der Atmung die Vorgänge der sogenannten „inneren Atmung" (der Zellenatmung) das eigentlich Wesentliche darstellen, denen gegenüber die im einzelnen sehr verschiedenartigen Mechanismen der „äußeren Atmung" an Bedeutung sehr zurücktreten, — denn sie dienen ja nur der Zufuhr von Sauerstoff zu den Geweben — so vermittelt auch die Darmverdauung und -resorption lediglich die Vorbereitung und Zufuhr des Ernährungsmaterials, welches dann in gelöster Form jeder einzelnen Zelle zugeführt und von diesen aufgenommen und nach Maßgabe ihres Bedürfnisses weiter verwertet wird.

Jede Gewebszelle lebt, wie es schon Cl. Bernard ausgedrückt hat, dauernd in einem „inneren flüssigen Medium", einer „Nährlösung", aus welcher sie alle nötigen Nährstoffe entnimmt und an die andererseits auch die unbrauchbaren Endprodukte des Stoffwechsels abgegeben werden. Sie resorbiert und assimiliert wie eine Hefezelle oder ein Bakterium, und die Vorgänge, welche sich hier abspielen, lassen demgemäß einen direkten Vergleich mit jenen zu, wobei natürlich der spezifische Charakter der Ernährung in jedem einzelnen Falle stets zu beachten bleibt.

Seit Cl. Bernard zuerst auf die wesentliche Uebereinstimmung pflanzlichen und tierischen Lebens aufmerksam gemacht hat, hat sich, wiewohl nur langsam, so doch auf um so sichereren experimentellen Grundlagen die Anschauung Bahn gebrochen, daß speziell in Beziehung auf die Ernährungsverhältnisse der Gewebszellen ein durchgreifender Unterschied zwischen Tier und Pflanze nicht besteht, und

wenn man sich lange Zeit auf angeblich fundamentale physiologische Differenzen berief, so kann man heute diesen Standpunkt nicht länger festhalten. Das gilt vor allem auch in betreff der Eiweißsynthese aus einfacheren organischen Bausteinen (für die Synthese aus anorganischem Material besitzen die grünen Pflanzen in den Chlorophyllkörpern ein besonderes Organ), die man bis vor nicht allzulanger Zeit als eine charakteristische Eigentümlichkeit pflanzlicher (chlorophyllfreier) Zellen hielt. Heute wissen wir, daß die Verdauung darauf hinzielt, das Nahrungsmitteleiweiß in einfachere Bruchstücke zu zerspalten, aus welchen auch die tierischen Zellen, wie etwa Hefezellen, ihr eigenes Körpereiweiß mit allen seinen spezifischen Eigenschaften synthetisch aufbauen. Die interessanten Untersuchungen Weinlands über das Vorkommen typischer Gärungsprozesse in den Geweben so hochstehender Tiere, wie gewisser Würmer, haben der Kette der Erfahrungen über die prinzipielle Uebereinstimmung des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels ein neues und sehr wichtiges Glied hinzugefügt.

Aber nicht nur von diesen Gesichtspunkten aus scheint es geboten, die Ernährungsphysiologie der Pflanzen gewissermaßen als Einleitung einer Darstellung der Verdauung und Assimilation der Tiere vorauszuschicken, sondern es kommt auch noch der weitere Umstand sehr wesentlich in Betracht, daß niedere Pilze in einer außerordentlich großen Zahl und gerade bei den höchststehenden Tieren als ständige Bewohner des Verdauungsapparates selbsttätig bei der Vor- und Zubereitung des Nahrungsmaterials beteiligt sind und so die Ausnutzung desselben als „Symbionten“ nicht nur befördern, sondern oft überhaupt erst ermöglichen. Endlich darf auch der Stoffwechsel der grünen Pflanzen nicht ganz unberücksichtigt bleiben, indem ihre an das Chlorophyll geknüpfte Fähigkeit, aus CO_2 und H_2O organische Substanz (Zucker, Stärke) zu erzeugen, nicht nur in gewissen Fällen von Symbiose grüner Pflanzen mit Tieren diesen letzteren zugute kommt, sondern weil das Chlorophyll, wie es scheint, auch als solches im Tierkörper auftreten kann oder doch in Form gewisser Derivate (Pigmente) eine wichtige Rolle spielt.

Der große Gegensatz, welcher zwischen der überwiegenden Mehrheit der Pflanzen und den Tieren bezüglich ihres Stoffwechsels besteht, ist in erster Linie durch den Besitz des Chlorophylls bedingt, der die grünen Pflanzen in den Stand setzt, als einzige C-Quelle die CO_2 der Luft resp. des Wassers zu benützen, so daß die Tiere, welche nur C aus fertiggebildeten organischen Substanzen zu assimilieren vermögen, in ihrer Existenz von vornherein auf die Pflanzen angewiesen sind.

Berücksichtigt man bloß die grünen, chlorophyllführenden Pflanzen, welche sozusagen am Anfang jenes großen Kreislaufs der Stoffe im Reiche des Organischen stehen, so kann man, wie dies oft in einer zu sehr verallgemeinernden Form geschehen ist, von einem völligen Gegensatz der Ernährungsverhältnisse und des Stoffwechsels dieser Gruppe von Pflanzen und andererseits der Tiere sprechen, was sich vielleicht am schärfsten in den Beziehungen zur Atmosphäre ausprägt. Während nämlich im Lichte die grünen Pflanzen der Luft durch ihren Ernährungsprozeß fortwährend CO_2 entziehen und ihr dafür O_2 wiedergeben, verbrauchen die Tiere gerade umgekehrt O_2 und scheiden CO_2 und H_2O aus. Der C dieser CO_2 und

ein Teil des H vom H_2O stammt hier aus den umgesetzten Geweben, von ihrer beständigen Auflösung in immer einfachere und einfachere Formen. Für die grünen Pflanzen ist die Luft (resp. deren CO_2 und in einzelnen Fällen auch der N) Nahrungsmittel, für die Tiere, und zwar ausnahmslos für alle, ist sie (und zwar der O) Vermittlerin der Zerstörung lebender Substanz, des Stoff- und Kraftwechsels. Die Entwicklung und das Wachstum der grünen Pflanzen, ihre Zunahme an organischer Masse ist geknüpft an Austritt von O, der sich von Bestandteilen ihrer Nahrung (CO_2) trennt. Im Tier sind die stofflichen Veränderungen, die das Leben kennzeichnen, fast immer an die Aufnahme von O gebunden, der sich mit gewissen Bestandteilen des Tierkörpers verbindet und schließlich als CO_2 und H_2O austritt und somit keine Massenzunahme, sondern vielmehr Stoffverbrauch, eine beständige Abnahme an Masse bedingt. So ist klar, daß sich die Tiere alle sozusagen mit der Zeit in Luft auflösen müßten, wenn ihnen für den beständigen Verlust an Stoff, den sie erleiden, nicht Ersatz durch Zufuhr von außen geboten würde.

Dieser Ersatz wird durch die Nahrung geliefert, deren Beschaffenheit aber von der der grünen Pflanzen total abweicht und selbst mit der der chlorophyllfreien Saprophyten und Parasiten nur teilweise Uebereinstimmung zeigt. Die Nahrungsmittel der Tiere sind nur die organischen Erzeugnisse des Bodens, und zwar immer Teile von bereits vorhandenen Organismen. Während im allgemeinen kein Teil eines organischen Wesens als solcher einer grünen Pflanze zur Nahrung dienen kann und in der Regel erst in anorganische Form übergehen, d. h. als solcher zerstört werden muß, bedarf der tierische Organismus absolut zu seiner Entwicklung und Erhaltung höher organisierter Moleküle. Die Nahrungsmittel aller Tiere sind unter allen Umständen Teile von Organismen und enthalten zum großen Teil im wesentlichen schon jene organischen Stoffe fertig gebildet, welche die lebende Substanz der tierischen Zellen bilden. Sie sind dem, was sie ersetzen sollen, gleichartig oder mindestens gleichwertig. Der Tierkörper setzt sich nicht, wie es die grüne Pflanze tut, seine organischen Bestandteile durch Synthese aus einfachen anorganischen Stoffen zusammen, sondern empfängt sie im wesentlichen bereits fertig gebildet von außen. In dem Fleische des pflanzenfressenden Tieres verzehrt das fleischfressende Tier sein eigenes Fleisch, in den Pflanzen aber verzehrt das pflanzenfressende die bereits fertig gebildeten Bestandteile seines Körpers. Das Endprodukt der bildenden Fähigkeit der Pflanze: die Eiweißkörper und andere Bestandteile des Pflanzenleibes, dienen unmittelbar und ohne tiefgreifende chemische Metamorphose zum Ersatz des Stoffverlustes des Tieres. Und so erscheinen die Pflanzen als die stoffbereitenden Organe im allgemeinen Kreislauf des Lebens.

Vergleichen wir nun die Einnahmen eines tierischen Organismus mit seinen Ausgaben ihrer Qualität nach (die letzteren kommen, abgesehen von dem bei der C-Assimilation ausgeschiedenen O, bei grünen Pflanzen kaum in Betracht), so finden wir, daß die organischen Verbindungen, welche die Hauptbestandteile der tierischen Nahrung ausmachen, nämlich die Eiweißkörper, die höchstzusammengesetzten sind, die wir überhaupt kennen, sowie daß auch die Kohlehydrate und Fette als Endprodukte der schaffenden Tätigkeit der Pflanzen aufzufassen sind, daß endlich mit den Eiweißkörpern die höchste Sprosse

der Leiter der progressiven durch das Pflanzenleben repräsentierten Stoffmetamorphose erklommen ist, während die Form, in welcher die umgesetzten Stoffe des Tierkörpers denselben verlassen, entweder gar keine organische mehr ist oder sich doch wenigstens auf der Grenzlinie zwischen organischen und anorganischen Verbindungen bewegt. Die der Menge nach vorwiegenden Bestandteile der tierischen Ausscheidungen sind: CO_2, H_2O und gewisse N-haltige Verbindungen von komplizierterer Struktur. Durch das Leben der Tiere kehrt sonach die allgemeine Stoffmetamorphose zu ihren ersten Anfängen zurück, die Endglieder der regressiven Stoffmetamorphose des Tieres sind die Anfangsglieder der progressiven Stoffmetamorphose der grünen Pflanzen, die Ausscheidungen und Zerfallsprodukte der Tiere Nährstoffe der Pflanzen.

Aber auch in bezug auf die Assimilation (resp. Ausscheidung) des N macht sich eine tiefe Kluft zwischen tierischen und chlorophyllführenden pflanzlichen Organismen geltend. Als N-Quellen kommen für die ersteren unter allen Umständen organische, meist höchstkomplizierte Verbindungen in Betracht, welche außerdem noch C, H, O, S und eventuell P enthalten, während die grünen Pflanzen ihren Bedarf an N aus einfachsten anorganischen Verbindungen (insbesondere Nitraten) zu decken imstande sind. Besonders charakteristisch ist die außerordentliche Sparsamkeit, mit welcher die Pflanzen den N behandeln. Aus keineswegs allzureichlich fließenden Quellen schöpfend, speichern die höheren Pflanzen während ihres ganzen Lebens den N in Form von Proteïnstoffen, als Organ- resp. Reserveeiweiß in immer wachsenden Mengen auf, darin den Tieren die Grundbedingung ihres Daseins, die chemische Spannkraft liefernd, deren Umsetzung in lebendige Kraft (Energie) das eigentliche Wesen des tierischen Stoffwechsels ausmacht. „Soweit bekannt, wächst die im Pflanzenkörper befindliche N-Menge stetig heran, ohne daß mehr als die geringe in den abgestoßenen älteren Teilen des Pflanzenstockes vorhandene N-Quantität verloren ginge“ (Czapek). Während so die grüne Pflanze als Eiweißproduzent fungiert, ist jedes Tier in erster Linie Eiweißzerstörer und liefert wieder jene einfachen N-haltigen Endprodukte des Eiweißzerfalles, welche als „Nährstoffe“ der Pflanze fungieren. Demungeachtet kann gar nicht bezweifelt werden, daß auch im lebendigen pflanzlichen Plasma Eiweißkörper zerfallen, und unter gewissen Umständen lassen sich die Zerfallsprodukte sogar in reichlicher Menge nachweisen (so bei der Keimung). Immer jedoch treten diese Erscheinungen einer regressiven Eiweißmetamorphose ganz in den Hintergrund, wenn man sie mit den entsprechenden Vorgängen in tierischen Zellen vergleicht, so daß man in die Bedeutung des Eiweißzerfalles in der Pflanze als Energiequelle zurzeit noch keineswegs genügend klare Einsicht hat. Was vom N gilt, das gilt in gleichem auch vom S und P, die beide Bestandteile der Eiweißsubstanzen des Protoplasmas bilden. Auch sie gewinnt die grüne Pflanze aus einfachen anorganischen Verbindungen (Sulfate, Phosphate) und fügt sie als Bausteine bei der Synthese des Eiweißmoleküls ein, während das Tier diese beiden Elemente wie den N in der Regel nur in Form von Proteïden als geeignete Nahrung zu verwerten vermag und Schwefelsäure sowie Phosphorsäure als Endprodukte des Eiweißzerfalles ausscheidet, wie auch der C zum größten Teil als Kohlensäure, also in höchstoxydiertem Zustande den Tierkörper verläßt. So scheint denn auf den ersten

Blick eine unüberbrückbare Kluft zwischen den beiden großen organischen Reichen zu bestehen, denn während die (grünen) Pflanzen ganz vorwiegend organische Substanz auf synthetischem Wege bilden und so zu Speichern chemischer Spannkräfte werden, liefern die Tiere durch Zerstörung der von den Pflanzen erzeugten organischen Moleküle lebendige Kraft in Form von Bewegung und Wärme. Dabei vollziehen sich im Plasma pflanzlicher Zellen in großartigstem Maßstabe Reduktionsprozesse, während der Stoffwechsel der Tiere in erster Linie als ein Oxydationsprozeß charakterisiert erscheint.

Das organische Leben beginnt mit der Pflanze und mit ihr die Bildung organischer Verbindungen. Die Bestandteile der Luft, des Wassers und des Bodens werden zu Bestandteilen der Pflanze, die Bestandteile der Pflanze zu Bestandteilen des Tieres, die Bestandteile des Tieres aber wieder zu Bestandteilen der Luft und des Bodens. Der C der Kohlensäure der Luft wird zum C des Zuckers, der Stärke, der Cellulose, des Gummis, der Pflanzensäuren, der Eiweißstoffe, kurz aller organischen Substanzen des Pflanzenkörpers, er wird unter Vermittlung derselben zum C des Tierleibes und kehrt aus diesem wieder in der Form von CO_2 in die Atmosphäre zurück, ein Prozeß, der sich freilich auch in jeder Pflanzenzelle abspielt, aber in den grünen Pflanzen, wenigstens während des Tages, gegenüber dem entgegengesetzten Vorgang der CO_2-Aufnahme und O-Ausscheidung ganz in den Hintergrund tritt. Die Wanderungen des Stoffes stellen eine in sich geschlossene Kette dar, deren Anfangsglieder auch ihre Endglieder sind.

Das Anorganische wird organisch, um wieder anorganisch zu werden. Das ist es, was man den Kreislauf des Stoffes zu nennen pflegt. Was wir im Gesamtgebiete der Natur als Kreislauf des Stoffes bezeichnen, das nennen wir im lebenden Einzelindividuum Stoffwechsel. In jedem Zellteilchen verliert eine Zelle Substanz durch Dissimilation und ergänzt das Verlorene wieder durch Assimilation. In diesem Punkte besteht kein Unterschied zwischen Pflanze und Tier, und wenn auch bei den grünen Pflanzen die assimilatorischen Prozesse bei weitem überwiegen, wie umgekehrt bei den Tieren die dissimilatorischen, und dadurch ein anscheinend durchgreifender Unterschied vorgetäuscht wird, so besteht ein solcher in Wirklichkeit nicht, im Prinzip ist das Leben und der dasselbe charakterisierende Stoffwechsel überall im Reiche des Organischen derselbe.

Am klarsten tritt dies hervor, wenn man den Stoffwechsel der chlorophyllfreien Pflanzen untersucht, von denen, wie schon erwähnt, die niederen Pilze und Bakterien in lückenloser Reihe alle nur denkbaren Uebergänge liefern und in physiologischer wie in morphologischer Hinsicht zwischen Pflanzen- und Tierreich vermitteln.

I. Die Entstehung des Plasmas (Assimilation) bei den chlorophyllfreien Pflanzen.

A. Die Assimilation von Stickstoff und Kohlenstoff.

a) Hefe- und Schimmelpilze.

Der Umstand, daß man sich Hefezellen sowie Schimmelpilze leicht und in großer Menge als Reinkultur verschaffen kann,

macht dieselben bei der Raschheit ihrer Vermehrung zu einem für Stoffwechseluntersuchungen überaus geeigneten Versuchsobjekt. Als normale Bedingungen für das Leben und Wachsen derselben ist, abgesehen von einer nicht zu niedrigen Temperatur, vor allem eine bestimmte chemische Zusammensetzung des Nährmediums erforderlich, welches selbstverständlich alle jene Stoffe wird enthalten müssen, die für den Aufbau der lebenden Substanz der Zellen notwendig erscheinen: also außer Wasser gewisse anorganische Salze, sowie C- und N-haltige Verbindungen. Da entsteht denn zunächst die Frage, in welcher Form der N an die Zellen herantreten muß, wenn diese ihn assimilieren, d. h. Eiweiß bilden sollen.

1. Die N-Assimilation.

Die N-Nahrung, welche die Hefe an den Standorten in der Natur, wie z. B. auf Traubenbeeren, findet, ebenso wie die, welche ihr seit Jahrhunderten in den Betrieben der Alkoholindustrie geboten wird, ist ein kompliziertes Gemisch organischer Substanzen der verschiedensten Art. Doch ließ sich erwarten, daß Hefezellen auch dann zur vollen Entfaltung ihrer Lebenstätigkeit kommen können, wenn ihnen der erforderliche N nur in Form eines einheitlichen Körpers geboten wird.

Gestützt auf die Autorität LIEBIGS (68), war man früher allgemein der Meinung, daß, wie den Tieren, so auch allen Pilzzellen eiweißartige Stoffe in Substanz dargeboten werden müssen, wenn sie neues Eiweiß (Plasma) bilden sollen. Doch hatte schon DUJARDIN in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts beobachtet, daß Lösungen von Zucker, oxalsaurem und phosphorsaurem Ammon und Kochsalz sich nach einiger Zeit mit einer weißen, aus „*Bacterium termo*" bestehenden Haut bedecken. Als der eigentliche Begründer der Ernährungsphysiologie der Pilze ist aber PASTEUR (85) anzusehen, der 1858 nachwies, daß man Hefepilze durch weinsaures Ammoniak und Zucker, Schimmelpilze (*Penicillium*) aber sogar durch das erstere allein zu ernähren vermag, wobei natürlich vorausgesetzt ist, daß die Nährlösung außerdem noch die nötigen Mineralbestandteile enthält (K, Mg, Fe, P und S).

PASTEUR benutzte ursprünglich eine Lösung, welche in 100 ccm Wasser 10 g Rohrzucker, 0,1 g weinsaures Ammon und die Asche von 1 g Hefe (also 0,07—0,08 g) enthielt. In der Folge hat man als PASTEURsche Nährlösung eine solche verwendet, welche in 1000 Gewichtsteilen 838 Teile Wasser, 150 Teile Rohrzucker, 10 Teile weinsaures Ammon, 0,2 Teile $MgSO_4$, 0,2 Teile Calciumphosphatlösung, 2 Teile saures Kaliumphosphat enthält. Zu der fertigen Lösung kommt noch 0,01 Proz. $FeSO_4$ hinzu.

Wenn es nun auch seit PASTEUR (85) trotz aller Einsprüche LIEBIGS als sicher festgestellt galt, daß die *Saccharomyces*-Zellen die Fähigkeit besitzen, aus einer N-freien organischen Substanz (Zucker) und Ammoniak nebst gewissen Aschenbestandteilen auf synthetischem Wege Eiweiß zu bilden, so war es doch schon immer aufgefallen, daß es weit günstigere Bezugsquellen für N gibt, bei deren Vorhandensein das Wachstum und die Vermehrung der Hefe sehr viel lebhafter erfolgt. Schon LIEBIG wies in seinem Streite mit PASTEUR auf die sehr günstige Wirkung eines wässerigen Extraktes von Hefe hin, und das gleiche

gilt ebenso auch von gewissen natürlichen Säften (Fruchtsaft), in welchen neben Zucker N-haltige organische Stoffe enthalten sind, die in ihrer Konstitution den Eiweißstoffen nahestehen. Ersetzt man beim PASTEURschen Versuch das weinsaure Ammoniak durch gewisse Amide (Asparagin), Aminosäuren oder Albumosen, so überzeugt man sich leicht, daß innerhalb derselben Zeit weit mehr Hefe gebildet wird, als in der gewöhnlich PASTEURschen Lösung.

Obschon nun MOLISCH (75) bereits 1894 durch einwandfreie Versuche den Beweis erbracht hatte, daß die Hefezellen ihren N-Bedarf tatsächlich aus rein anorganischer Quelle zu decken vermögen, so hat es doch WILDIERS (117) noch ganz neuerdings versucht (1901), die alte LIEBIGsche Lehre wieder zur Geltung zu bringen.

Unter Verwendung von Reinzuchten einer obergärigen Bierhefe vom Typus *Saccharomyces cerevisiae* I HANSEN sowie anderer Hefearten beobachtete er, daß in einer gezuckerten Mineralsalz-Nährlösung, welche den N ausschließlich in Gestalt von Salmiak bot, weder Gärungserscheinungen noch auch Hefevermehrung erfolgten, wenn sie nur mit einer sehr geringen Menge von Hefezellen beimpft wurden. Gärung und Vermehrung traten jedoch ein, wenn noch ein Zusatz von einigen Kubikzentimetern einer Hefeabkochung beigefügt wurde. Anstatt letzterer kann auch LIEBIGS Fleischextrakt, Pepton (Albumosen) oder Würze angewendet werden. WILDIERS schloß aus diesen Befunden, daß die Hefe mit N in anorganischer Bindung allein nicht auszukommen vermag, daß vielmehr zu deren Wachstum eine gewisse Menge einer besonderen noch unbekannten Substanz erforderlich sei, die sich in den letztgenannten Nährmitteln findet und für die er die vorläufige Bezeichnung „Bios" vorschlug. Diese Substanz ist in der Asche jener Stoffe nicht enthalten, wird durch Kochen in 20-proz. H_2SO_4 zerstört, ist dialysierbar, in Wasser löslich und durch solches aus den Hefezellen (besonders beim Kochen) extrahierbar. Die Hefe enthalte zwar „Bios", sei aber unfähig, solches neu zu bilden. Mit einer kleinen Impfgabe werde davon eine für die weitere Vermehrung unzureichende Menge in die mineralische Nährlösung eingeführt; durch eine reichlich bemessene Beimpfung hingegen gelange davon so viel hinein, daß dadurch auf Kosten absterbender sich neue Zellen zu bilden vermögen. Dieser Einfluß der Menge der zum Versuch benutzten Hefezellen wurde noch genauer von KOSSOWICZ festgestellt, welcher mit Reinkulturen von *Saccharomyces ellipsoideus* I HANSEN und der Spiritushefe Rasse II der Berliner Versuchsstation experimentierte. 200 Zellen der ersteren Art lieferten, in 100 ccm gezuckerter Mineralsalz-Nährlösung gesät, in 50 Tagen 140 Millionen Zellen, während beim Einbringen nur einer Zelle in 21 von 22 Versuchen jede mikroskopisch feststellbare Entwicklung ausblieb.

Neuerdings hat DEVLOO (20) in einer sehr umfassenden Arbeit den Versuch gemacht, das „Bios" zu isolieren, welches der Hefe das Wachstum in mineralischen Lösungen ermöglichen soll. Nach einer großen Zahl vergeblicher Versuche kommt er schließlich zu dem Resultat, daß das aktive Prinzip des Bios ein Molekül ist, welches sich in den Lecithinen, wie man sie bis jetzt dargestellt hat, vorfindet. Nach IDE (47) hätte man, „um zu ziemlich reinem ‚Biosin' zu kommen", Lecithin „so rein wie möglich in wasserfreiem und alkoholfreiem Aether zu bereiten. Das Fett wird dann verseift, die organischen Basen werden durch Molybdänsäure vom Cholin befreit und das im Filtrat gebliebene Biosin kann durch $HgCl_2$ und $Ba(OH)_2$ als Hg-Verbindung gefällt und gereinigt werden". H. PRINGSHEIM (91) hat diese Arbeiten einer verdienten strengen Kritik unterzogen und vertritt die Ansicht, daß die die Entwicklung der Hefe besonders günstig beeinflussende Hefeabkochung oder Würze ihren Nährwert offenbar dem Umstande verdanken, daß sie den N, P und wahrscheinlich auch S in organischer Bindung in Form chemisch charakterisierter Stoffe enthalten, „an welche die Hefe noch besser angepaßt ist als an Pepton", welches an sich schon in hoher

Verdünnung (0,002—0,0002-proz.) das Wachstum selbst bei geringer Aussaat ermöglicht. „Bei größerer Impfgabe lebt die Hefe zuerst von der Eiweißsubstanz, die sie selber mitbringt, wobei durch Zerfall ihres Eiweißes organisch gebundene Nährstoffe in die Nährlösung übergehen. Im Falle der geringen Impfgabe ist die Menge des mitgebrachten Eiweißes zu gering, um anfängliches Wachstum zu ermöglichen. Im ersteren Falle sprossen ein paar überlebende auf Kosten absterbender Zellen in Berührung und teilweiser Ausnutzung der mineralischen Nahrungstoffe. In diesen wenigen Generationen gewöhnen sie sich an die Verarbeitung der letzteren" (H. Pringsheim).

Ganz neuerdings hat sich Rubner (99) bezüglich der Verwertbarkeit von Ammoniaksalzen wieder skeptisch geäußert und glaubt, „daß die Frage des Aufbaues von lebender Substanz aus Ammoniaksalzen erneut zu prüfen wäre". Er hält deren Nährwert für einen „sehr geringen". „Die größte Wirkung erzielen die Nährstoffe der Bierwürze."

Ohne allen Zweifel sind Albumosen und Aminosäuren (unter diesen letzteren wieder besonders das Asparagin und die Aminobernsteinsäure) die bei weitem besten N-Quellen für die Sproßpilze, doch können ganz fraglos auch Ammoniaksalze verwertet werden. Ueber die Eignung von Amiden und Peptonen (Albumosen) zur N-Ernährung liegen aus neuerer Zeit vergleichende Untersuchungen vor, die ergeben haben, daß Amide und Peptone von der Hefe weit leichter als genuine Eiweißkörper aufgenommen werden und Amide wieder leichter als Albumosen. Nach Rubner (99) werden die mit Zinksulfat fällbaren Albumosen von den Hefezellen überhaupt nicht verwertet. Im allgemeinen scheinen unter den Bedingungen der technischen Gärung Amide als Haupt-N-Quellen für die Hefezellen zu dienen, nachdem Arthur Meyer und Heyduck (38) das in allen natürlichen Maischen weitverbreitete Asparagin in seiner hervorragenden Bedeutung für die Hefeernährung erkannt hatten. Das gleiche gilt auch von den Aminosäuren, von denen Leucin, Glutamin, Glykokoll und Tyrosin vortreffliche N-Quellen darstellen.

Pringsheim (91) fand auch Phenylaminoessigsäure, Phenylamin und Hippursäure als N-Nahrung geeignet, wiewohl viel schlechter als Leucin oder Tyrosin. Nach Duclaux (21) sind auch Allantoin, Guanin und Harnsäure verwertbar.

Die dominierende Bedeutung der Peptone als N-Quellen zeigt sich sehr deutlich bei Vergleichung der Hefezahlen (Zellmengen), welche bei verschiedener N-Versorgung beobachtet werden. Immer veranlassen höhere N-Gaben auch höhere Hefezahlen. Beim Leucin liegen nach Pringsheim die Hefezahlen sehr nahe beieinander; in allen Fällen aber ist die Zahl der mit Leucin gebildeten Zellen bei gleicher N-Gabe geringer als bei Pepton. Mit Asparagin läßt sich eine größere Zahl von Hefezellen in der Volumeinheit erzielen als mit Leucin. Es kommen aber nicht annähernd so hohe Zahlen zur Beobachtung wie bei Darreichung von Pepton. Unter allen Umständen darf man behaupten, daß die Hefe irgendwelcher Aminosäurerestgruppen bedarf, wenn es zum Aufbau eines möglichst kräftigen Plasmas kommen soll. Nach Pringsheim hätte man anzunehmen, daß eine Hefe, welche Alkoholvergärung zu bewirken vermag, ohne Aminosäuren überhaupt nicht denkbar ist.

Lindner und seine Mitarbeiter Rülke und Hoffmann (69) haben

interessante Versuche über die Assimilierbarkeit verschiedener N-haltiger Stoffe nach der BEYERINCKschen „auxanographischen“ Methode angestellt, indem die Versuchshefe auf Gelatine oder Agarzuckerplatten gleichmäßig verteilt und auf der Oberfläche derselben die auf ihre Nährtüchtigkeit zu prüfende Substanz strichweise mit dem Pinsel aufgetragen wurde. Sagt dieselbe den eingesäten Hefezellen zu, so entsteht um die Auftragstelle ein dichter Haufen von Kolonien, der sich kreisförmig mehr und mehr über die Platte ausbreitet. In dieser Weise wurden Leucin, Tyrosin, Adenin, Hypoxanthin, Hystidin, Urazil, Asparagin, Asparaginsäure, Arginin, Guanidin, Lysin, Cholin, Thymin, Kaliumnitrat und Ammonsulfat geprüft. Es ergab sich, daß von den Hefen nur Tyrosin, Leucin, Adenin, Asparagin, Asparaginsäure und Ammonsulfat kräftig assimiliert werden, wobei die einzelnen Rassen sich verschieden verhalten. Am wählerischsten in bezug auf die N-Nahrung sind die obergärigen Hefen, dann folgen die untergärigen (KOHL, 58). Sehr bemerkenswert, weil mit dem Verhalten anderer Pilze (Schimmel) und höherer Pflanzen nicht in Uebereinstimmung, ist es, daß die Hefezellen anscheinend nicht imstande sind, den zur Eiweißbildung nötigen N der Salpetersäure (Nitraten) zu entnehmen, wie sich leicht zeigen läßt, wenn man in der PASTEURschen Nährlösung an Stelle des weinsauren Ammoniaks Nitrate setzt. Es findet in diesem Falle kein Wachstum statt. Es scheint, daß die schädigende Wirkung der Nitrate in einer sonst günstigen Nährlösung darauf beruht, daß durch die Reduktionstätigkeit der Zellen giftig wirkende Nitrite gebildet werden. Auch für die Mycodermen und einzellige Sproßpilze, welche in weiter Verbreitung auf Wein oder Bier, wenn diese offen an der Luft stehen gelassen werden, in Gestalt einer sehr rasch heranwachsenden faltigen Hautdecke (Kahmhaut) auftreten, darf es als sichergestellt gelten, daß sie zu ihrem Wachstum lediglich des Alkohols und als N-Quelle des Ammoniaks bedürfen. SCHULZ (102) verwendete zu seinen Versuchen eine künstliche Nährlösung, die außer phosphorsaurem Kali und Kalk noch $MgSO_4$ Alkohol, und salpetersaures oder weinsaures Ammoniak enthielt. MEISSNER (74) erhielt auch bei Anwendung des Chlorids sowie des Phosphates des Ammoniums Wachstum.

Auch für höhere Pilze (Schimmelpilze) darf es als sicher festgestellt gelten, daß sie prinzipiell die Fähigkeit besitzen, Ammoniaksalze der verschiedensten Art als N-Quelle zu benützen. Sind dieselben in erheblichem Grade elektrolytisch dissoziiert, so wird der N in der Regel nur dem Kation (NH_4) entnommen. Die Anionen (Säurereste) können indifferent sein oder wohl auch selbst als Nährstoffe dienen, indem sie dem Pilz S, P oder C zur Verfügung stellen. Doch kann auch das Anion (wie im Ammonnitrat) als N-Quelle fungieren, steht aber freilich an Bedeutung dem Kation nach. Wir verdanken CZAPEK (19) eingehende Untersuchungen über die N-Gewinnung und Eiweißbildung der Schimmelpilze, nachdem schon lange vorher RAULIN (96) gezeigt hatte, daß *Aspergillus niger* in resp. auf einer Nährflüssigkeit zu wachsen vermag, welche neben den notwendigen Aschenbestandteilen (Kalium und Magnesiumkarbonat) nur noch Zucker, Weinsäure und Ammoniaksalze (Nitrat, Phosphat und Sulfat) enthält.

Die von Raulin verwendete Nährlösung hatte eine außerordentlich komplizierte Zusammensetzung:

1000	Teile	Wasser
70	„	Kandiszucker,
4	„	Weinsäure,
4	„	Ammoniumnitrat,
0,6	„	Ammoniumphosphat,
0,4	„	Magnesiumkarbonat,
0,6	„	Kaliumkarbonat,
0,25	„	Ammoniumsulfat,
0,07	„	Zinksulfat,
0,07	„	Eisensulfat,
0,07	„	Kaliumsilikat.

Es ist selbstverständlich in jedem Falle darauf zu sehen, daß eine Nährlösung nach Möglichkeit einfach und derart zusammengesetzt sei, daß deren Ausnutzung die günstigsten Bedingungen findet. Nur dann gilt das „Gesetz des Minimums", welches besagt, „daß die Produktionshöhe einer Nährlösung von dem in minimo gebotenen Stoff abhängig ist und durch gesteigerte Darbietung eines anderen nicht vergrößert werden kann". (Lafars Handb., Bd. 1, p. 374.)

Czapek verwendete als Stammlösung von Mineralsalzen bei seinen Zuchtversuchen von *Aspergillus niger* eine solche von folgender Zusammensetzung:

Aq. destill. . .	1000	g
$MgSO_4$	0,5	„
KH_2PO_4 . . .	1,0	„
KCl	0,5	„
$FeSO_4$	0,01	„

die entweder zuckerfrei oder zuckerhaltig angewendet wurde, je nachdem außer der N-haltigen Substanz keine weitere C-Quelle geboten wurde oder aber eine solche sich als nötig erwies. Die zuckerhaltigen Nährlösungen enthielten 3 Proz. Saccharose und etwa 1 Proz. der N-bietenden Substanz. Bei Abwesenheit von Zucker wurden 4 Proz. der gleichzeitig N und C liefernden Stoffe hinzugefügt.

Die Versuche ergeben einen sehr verschiedenen Nährwert der Ammonsalze der Mineralsäuren, indem dieselben um so günstiger wirken, je verwendbarer der Säurerest (das Anion) ist.

Bei Darreichung von Salmiak fand Czapek gar keine Entwickelung und bezog dies auf eine schädliche Wirkung der nicht assimilierbaren Cl-Ionen. Ammonsulfat wirkte besser und am günstigsten Ammoniumphosphat (namentlich als glyzerinphosphorsaures Ammon).

Mit diesen Angaben stimmen Beobachtungen anderer Autoren an demselben Objekt (*Aspergillus*) nicht überein. So fand Butkewitsch (14) das Chlorid nicht nur brauchbar, sondern sogar geeigneter, als das Nitrat. Den besten Erfolg erzielte er mit dem Sulfat. Da die Menge des verbrauchten Ammoniums, von der hauptsächlich der Ernteausfall abhängt, der Stärke der Affinität der Säure zum Ammonium umgekehrt proportional ist, diese beim Sulfat am geringsten, beim Nitrat am größten ist, so scheint der erwähnte Befund leicht verständlich. Bei allen Zuchtversuchen mit organischen NH_4-Salzen wirkt die allmähliche Ansammlung der betreffenden Säure in der Nährlösung schädlich, und zwar in um so höherem Grade, je giftiger sie ist. Darauf beruht es wohl, daß man nach Nikitinsky (82) bei Abernten der Pilzdecke und Neutralisieren der Lösung mit dem Sulfat und Nitrat eine größere Reihe von Ernten erzielt, als mit dem Chlorid.

Von organischen NH_4-Salzen werden nach CZAPEK jene der Essigsäurereihe von *Aspergillus niger* gar nicht ausgewertet, während sich die Ammonsalze der Oxyfettsäuren durch einen ungewöhnlich hohen Nährwert auszeichnen. Neben den reichlich dargebotenen NH_4-Ionen kommt aber hier auch noch die Tauglichkeit der Säurereste als C-Nahrung wesentlich mit in Betracht, so daß es in manchen Fällen (milchsaures oder β-oxybuttersaures Ammon) gelingt, sogar ohne Zucker Entwicklung zu erzielen.

Während, wie schon erwähnt, Hefepilze nicht imstande sind, den N aus Nitraten zu assimilieren (nur *Saccharomyces acetaethylicus* macht eine Ausnahme), vermögen dies Schimmelpilze zwar zu leisten, immerhin ist aber der Nährwert der Ammoniaksalze im allgemeinen auch hier größer. *Aspergillus niger* wächst mit KNO_3 schlechter als mit Ammonphosphat, aber besser als mit Ammonsulfat. Ammonnitrat wirkt in der Regel besser als KNO_3 aber nicht ganz so gut, wie $(NH_4 . H_2 PO_4)$. [CZAPEK].

Es ist begreiflich, daß bei gleichzeitiger Darreichung von Ammon und Nitrat das letztere in keinem Falle stärker verbraucht wird, wohl aber ist es bekannt, daß oft beide gleich stark verarbeitet werden, oder daß das Ammon bevorzugt wird. Es sind Pilze beschrieben, besonders eine *Cylindrotrichum*-Art, welche mit Nitriten als alleiniger N-Quelle hohe Ernten liefern. Sogar *Aspergillus niger* verarbeitet Nitritstickstoff, falls nur die Anhäufung von Säuren durch Mg-Karbonat verhindert wird. (RACIBORSKI, 94.)

Wenn es auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen auch nicht zu bezweifeln ist, daß Schimmelpilze ihren N-Bedarf lediglich aus anorganischen oder organischen Ammoniaksalzen resp. Nitraten zu decken vermögen, so muß doch andererseits durchaus zugegeben werden, daß auch für sie in den meisten Fällen fertige Aminosäuren das bei weitem beste Substrat zur Eiweißsynthese liefern, besser als alle anderen organischen oder anorganischen N-Verbindungen (von den Albumosen abgesehen). Es ist diese experimentell festgestellte Tatsache von umso größerem Interesse, als ja auch die Versuche einer künstlichen Synthese von Eiweißkörpern EMIL FISCHER auf denselben so erfolgreichen Weg führten. Ebenso günstig, wie die einfachen Aminosäuren, wirken aber auch eine große Anzahl von gekuppelten Aminosäuren, Di- und Tripeptiden bei *Aspergillus*, welche offenbar leicht aufgespalten werden. (ABDERHALDEN u. TERUUCHI, 3.)

Der Vergleich des Nährwertes der einzelnen von CZAPEK untersuchten Amminosäuren ergab nur geringe Differenzen und die Erntegewichte entsprachen meist dem überhaupt möglichen Maximum der Pilzentwicklung.

Diese Erfahrungen im Verein mit dem schon erwähnten Umstand, daß aus den nächst den Aminosäuren besten N-Quellen, den Oxyfettsäuren, auch am leichtesten die Synthese der ersteren bewerkstelligt werden kann, haben CZAPEK zu der Ansicht geführt, daß, „wenn irgendeine N-haltige Substanz im Organismus assimiliert wird, d. h. zu Eiweiß verarbeitet werden kann, vorübergehend aus der N-haltigen Nahrung immer erst Aminosäuren formiert werden“, sei es daß dies durch Synthese geschieht oder, wie bei der Ernährung durch Proteïne selbst oder diesen noch nahestehende Substanzen (Albumosen, Peptone), durch hydrolytische Aufspaltung (Zersetzung). Jedenfalls gedeihen Sproßpilze wie auch Schimmel in ausgezeichneter Weise mit Aminosäuren als N-Quelle bei gleichzeitiger Darreichung von Zucker als C-Quelle, mit manchen Aminosäuren sogar ohne diesen letzteren.

Selbst das Taurin mit der Struktur einer Sulfosäure

$$\begin{array}{l} CH_2 . NH_2 \\ | \\ CH_2 . SO_3H \end{array}$$

wird vollständig assimiliert.

Im übrigen ist es sehr bemerkenswert, daß *Aspergillus niger* die Verarbeitung fertiger Aminosäuren ebenso leicht vollzieht, wenn ihm nur eine einzige beliebige Aminosäure oder ein Gemenge aus verschiedenen Repräsentanten der Gruppe von beliebiger Zusammensetzung als N-Quelle dargeboten wird.

EMMERLING (25) fand auch die erst neuerdings unter den Spaltungsprodukten der Eiweißkörper aufgefundene Pyrrolidin-Karbonsäure, sowie das Serin sehr geeignet zur Ernährung der Schimmelpilze und konstatierte außerdem, daß nur die (bei der Eiweißhydrolyse ausschließlich entstehenden) α-Aminosäuren der aliphatischen Reihe tauglich sind, nicht aber die β- und γ-Aminosäuren, welche künstlich synthetisch dargestellt werden können. Auch die Derivate von Aminosäuren sind oft ebenso gute N-Quellen, z. B. Trimethylaminoessigsäure, Benzoylaminoessigsäure. Hingegen steht das der Aminopropionsäure isomere Sarkosin (Methylaminoessigsäure) der ersteren Säure beträchtlich nach, ebenso die phenylierten Alaninderivate Phenyl-Alanin und Tyrosin.

Nichtsdestoweniger gibt es Schimmelpilze, welche besser mit anorganisch als mit organisch gebundenem N auskommen; so beispielsweise der Soorpilz, der nach LINOSSIER und ROUX (71) mit Ammon besser als mit Glykokoll, Tyrosin oder Asparagin gedeiht, Nitrate aber ganz verschmäht und mit Harnstoff oder Acetamid noch schlechter auskommt als mit Aminosäuren. Es ist bemerkenswert, daß auch zwischen nahe verwandten Arten große Verschiedenheiten in bezug auf die Wahl der N-Quellen bestehen. So gedeihen nach HERZBERG (41) *Ustilago Jensenii*, *U. avenae* und *U. perennans* am besten bei Peptonzufuhr; es folgen der Güte nach absteigend Asparagin, weinsaures und schwefelsaures Ammon und Na-Nitrate. Für *Ustila hordei* und *U. tritici* hingegen sind Asparagin, Pepton und Ammon gleichwertige N-Quellen, wenn d-Glukose als C-Quelle geboten wird.

Zugunsten seiner Ansicht hat CZAPEK auch das Verhalten verschiedener Amine bei der Ernährung der Schimmelpilze geltend gemacht. Er prüfte eine große Zahl von Alkylaminen und fand, daß es gute N-Quellen sowohl unter den primären wie sekundären und tertiären Aminen gibt, wenn außerdem noch Zucker vorhanden ist. Der Nährwert wächst im allgemeinen mit zunehmendem Molekulargewicht und scheint besonders begünstigt zu werden durch den Charakter eines primären Amins, d. h. durch die Gegenwart der Gruppe $-CH_2.NH_2$. Dies lehrt beispielsweise auch die Vergleichung von Benzylamin $\langle\!=\!\rangle CH_2.NH_2$ mit Anilin $\langle\!=\!\rangle NH_2$, von welchen das erstere bei weitem günstiger wirkt. Es erwies sich auch von Bedeutung für die Eignung als N-Quelle, daß die $-CH_2.NH_2$-Gruppe noch mit mindestens einem C-Atom, besser noch mit mehreren in Verbindung steht. So ist das Aethylamin $(CH_3-CH_2.NH_2) = (C_2H_5.NH_2)$ merklich besser geeignet als Methylamin $(CH_3.NH_2)$, und es spielt dieser Umstand wohl auch eine Rolle bei der so auffallend günstigen Wirkung der α-Aminosäuren, in welchen ja die Gruppe $\begin{matrix}-CH.NH_2\\ |\\ COOH\end{matrix}$ enthalten ist. Von Säureamiden wurde das Acetamid bereits von NAEGELI (78) als gute N-Quelle erkannt. *Aspergillus* vermag ihm sogar in Ermangelung von Zucker auch C zu entnehmen. Dagegen sind die Nitrile durchgehends sehr schlecht geeignet, N zu liefern, relativ am besten noch Phenylglykolsäurediglykosid (Amygdalin). Die für die Nitrile charakteristische Gruppe CN muß daher im allgemeinen als schlecht assimilierbar gelten; NAEGELI hielt sie sogar für gänzlich wertlos. Es wurde schon erwähnt, daß gewisse zyklische N-Verbindungen, wie Anilin, Benzylamin, sowie sämtliche Aminophenole als N-Quellen fungieren können, doch sind alle diese Stoffe nur dann Nährsubstanzen, wenn gleichzeitig Zucker als C-Quelle geboten wird, sonst unterhalten sie das Pilzwachstum gar nicht. Unter gleichen Umständen erweist sich

auch ortho-, para- und metaaminobenzoësaures Natron als immerhin brauchbare N-Quelle, doch ist der Nährwert dieser Aminosäuren unverhältnismäßig geringer als der der aliphatischen α-Aminosäuren. Die Hippursäure wird, wie PFEFFER (87) gezeigt hat, durch Pilze in Benzoësäure und Glykokoll gespalten. Wird sie als alleinige C- und N-Quelle geboten, so verläuft das Wachstum zwar nur langsam, wird aber nicht durch Stoffwechselprodukte gehemmt. Mit Zucker gemeinsam geboten, fördert sie das Wachstum zunächst sehr stark, bald aber wird die Nährlösung zu weiterer Pilzentwicklung ganz ungeeignet. NIKITINSKY (82) erklärt dies damit, daß im ersten Falle die Benzoësäure als C-Quelle dient, im letzteren aber, durch den Zucker geschützt, sich ansammelt und so eine schädliche Konzentration in der Nährlösung erreicht.

Da der Harnstoff eines der wichtigsten Endprodukte der Eiweißumsetzung im Körper der Wirbeltiere ist und daher auch eine derjenigen N-haltigen Organsubstanzen darstellt, welche saprophytischen Pflanzen mit am häufigsten zur Verfügung stehen, beansprucht die Frage besonderes Interesse, welche Bedeutung dem Harnstoff ($CO(NH_2)_2$) und seinen Abkömmlingen als N-Quelle für die Schimmelpilze (*Aspergillus*) zukommt. Die Versuche von CZAPEK haben nun gezeigt, daß weder Harnstoff noch eines seiner Substitutionsprodukte eine N-Quelle darstellen, welche an Eignung die Aminosäuren oder Alkylamine erreicht. Dagegen sind die Säureureïde durchweg gute N-Quellen.

Fassen wir alles zusammen, so zeigt sich, daß die Zellen der Hefe und insbesondere jene der Schimmelpilze sich ihren N aus den verschiedenen anorganischen und organischen Verbindungen aneignen können. Von den organischen Stoffen scheinen wenigstens für *Aspergillus niger* als geradezu ideale N-Quellen die α-Aminosäuren obenan zu stehen, wobei es sehr bemerkenswert erscheint, daß ihre Eignung fast ganz unabhängig ist von dem Werte der betreffenden Aminosäure als C-Nahrung, so daß ihre Bedeutung offenbar nur der N-haltigen Gruppe $CH.NH_2$ in α-Stellung zuzuschreiben ist. „Selbst Substitution in der NH_2-Gruppe oder Anhängung eines Benzolringes vermag nicht in allen Fällen und nur relativ schwach ihre Wirkung als N-Quelle herabzusetzten“ (CZAPEK, 19). Nächst den α-Aminosäuren sind die Ammonsalze der Oxyfettsäuren durch ihren hohen N-Nährwert ausgezeichnet, wie denn überhaupt Ammoniaksalze immer günstiger wirken als Nitrate, wenn diese auch von Schimmelpilzen ausgenützt werden können. Gute N-Quellen liefern dann auch die Amine, während Säureamide wenig günstig sind und noch weniger Nitrile.

Nach der Auffassung CZAPEKS wären α-Aminosäuren allein zum Aufbau des Eiweißmoleküls tauglich und müßten daher auch aus allen sonst überhaupt verwertbaren N-Verbindungen gebildet werden, wobei teils Spaltungen, teils mannigfache Synthesen erforderlich wären. α-Aminosäuren wären demgemäß regelmäßige Zwischenglieder in der Kette der zur Eiweißsynthese führenden chemischen Vorgänge, welches auch immer das N-haltige Ausgangsmaterial sein mag. In neuester Zeit sind aber eine ganze Reihe von Tatsachen bekannt geworden, welche einer solchen Annahme widersprechen. Es zeigte sich, daß sowohl Hefe- wie gewisse Schimmelpilze (*Aspergillus niger*) die Fähigkeit besitzen, aus N-haltigen Substanzen, vor allem auch aus Aminosäuren, in denen die Aminogruppe fest gebunden ist, NH_3 abzuspalten, so daß also wenigstens in gewissen Fällen der Aufnahme der Aminosäuren in das

Plasma der Pilze eine Desamidierung vorausgeht und der Aufbau der komplizierten Polypeptidketten bei der Eiweißsynthese vom Ammoniak auszugehen scheint.

EFFRONT (22) fand, daß eine Aufschwemmung von lebender Hefe aus Aminosäuren NH_3 abspaltet, und das gleiche konstatierte SHIBATA (105) für *Aspergillus niger*. Bei der Assimilation der aliphatischen oder aromatischen Aminosäuren bleiben nach der Desamidierung derselben durch die Pilze N-freie Verbindungen in der Lösung, die entweder assimiliert werden oder weiteren Umsetzungen und Oxydationen unterliegen. Bei der Assimilation des Tyrosins wird bei Ueberschuß einer guten C-Quelle zur Deckung der N-freien Komponente des Tyrosins ein „Alkaptonkörper" gebildet, der zwar mit der Homogentisinsäure nicht identisch ist, aber doch die Reaktionen des „Alkaptonharnes" gibt (RACIBORSKY, 94).

Von großem Interesse für die vorliegende Frage sind auch Untersuchungen, welche ABDERHALDEN und RONA (2) über die Frage anstellten, „ob es möglich ist, die Eiweißbildung von Pilzen dadurch zu beeinflussen, daß die N-Quelle verschieden gewählt wird", da es ja nicht ausgeschlossen erscheint, daß das Eiweißmolekül unter bestimmten Bedingungen gewisse Gruppen oder auch einzelne seiner Bausteine abgeben könnte, ohne daß das ganze Molekül völlig zerfällt. Sie verwendeten zur Zucht von *Aspergillus niger* die von CZAPEK angegebene Nährlösung, welche im Liter 0,5 $MgSO_4$, 1,0 KH_2PO_4, 0,5 KCl, 0,01 Ferrosulfat und 3 Proz. Saccharose enthielt. Zu dieser Lösung kam als N-Quelle 1 Proz. KNO_3 oder 1 Proz. Glykokoll oder 1 Proz. Glutaminsäure. Am besten gedieh der Pilz mit Glykokoll. Bei der Analyse der Pilzrasen wurden in allen 3 Fällen immer dieselben Aminosäuren (Glykokoll, Alanin, Leucin, Glutaminsäure, Asparaginsäure) gefunden. Von den aromatischen Eiweißspaltprodukten (Tyrosin, Phenylalanin) konnte keines mit Sicherheit nachgewiesen werden. Jedenfalls scheinen diese Beobachtungen dafür zu sprechen, „daß der Pilz sein Eiweiß ganz unabhängig von der Art der N-Quelle bildet."

So sehr alles dies für eine Rekonstruktion der Aminosäuregruppen, vom NH_3 ausgehend, zu sprechen scheint, so lassen sich doch andererseits, wie H. PRINGSHEIM (91) mit Recht hervorhebt, gewichtige Gründe zugunsten der Annahme geltend machen, „daß man auch an die gelegentliche Einverleibung der Aminosäuregruppe der in der Nährlösung gebotenen Aminosäuren und an eine Verkettung dieser Gruppen zu Polypeptidketten denken kann. Abgesehen davon, daß α-Aminosäuren im allgemeinen für Pilze die bei weitem günstigste N-Quelle darstellen, kommt auch der Umstand sehr in Betracht, daß erfahrungsgemäß eine ganze Anzahl von Pilzen und Bakterien mit NH_3 als N-Quelle überhaupt gar nicht wachsen (Pepton und Aminoorganismen im Sinne BEIJERINCKS, vgl. Kap. VI). Man wird in solchen Fällen gewiß nicht annehmen wollen, daß die betreffenden Organismen die ihnen zugänglichen hochkomplizierten organischen N-Quellen bis zu NH_3 abbauen, welches sie nicht zu assimilieren vermögen, ehe sie den Eiweißaufbau beginnen."

Besonders großen Schwierigkeiten begegnet die Aufnahme von NH_3-Stickstoff, wie schon oben erwähnt wurde, bei Hefezellen. Es bedarf hierzu, wie H. PRINGSHEIM gezeigt hat, einer gewissen Gewöhnung, während die Assimilation des Aminosäurestickstoffes ohne Schwierigkeiten vonstatten geht. Derselbe Forscher gibt auch an (91), daß *Allescheria Gayonii* auf manchen Polypeptiden besser wächst als auf Ammonsulfat.

Der erste Forscher, welcher sich bemühte, auf Grund ausgedehnter experimenteller Untersuchungen leitende Gesichtspunkte für die Beurteilung des Nährwertes verschiedener N-Verbindungen zu gewinnen, war NAEGELI (78). Er gelangte zu dem Resultate, „daß der N am leichtesten assimiliert wird, wenn er als (NH_2) vorhanden ist, weniger leicht, wenn er nur mit einem H-Atom verbunden ist (als NH), noch weniger leicht, wenn er als NO vorkommt, und gar nicht, wenn er mit anderen Elementen als H und O verbunden ist (CN)". Wenn dies auch in sehr vielen Fällen zutrifft, so sind doch auch die Ausnahmen zahlreich, wie insbesondere die, wiewohl schlechte, Verwertbarkeit der Nitrile beweist (REINKE, 97). Auch fand PFEFFER (87), daß Amygdalin oder Cyankalium den N-Bedarf zu decken vermögen.

Man sieht, daß die N-Assimilation seitens der Hefe- und Schimmelpilze im großen und ganzen eine weitgehende Uebereinstimmung zeigt, die sich vor allen Dingen darin ausprägt, daß beide organische N-Quellen entschieden bevorzugen. Während aber die Hefepilze anorganischen N (in Form von NH_3) überhaupt nur unter gewissen Bedingungen auszunützen vermögen, Nitrate aber gänzlich verschmähen, erweisen sich die Schimmelpilze in dieser Hinsicht viel leistungsfähiger, indem sie nicht nur den N aus Nitraten assimilieren, sondern auch aus den verschiedensten anorganischen und organischen Ammoniaksalzen, und zwar ohne Mithilfe anderer organischer N-Verbindungen. Bei der außerordentlich weitgehenden Verschiedenheit der Ernährungsbedingungen selbst nächstverwandter Pilzformen wird man sich hüten müssen, das Verhalten dieser oder jener Gruppe oder Species als bestimmend für die Gesamtheit anzusehen und dementsprechend aus vereinzelten Beobachtungen verallgemeinernde Schlüsse zu ziehen. Es erscheint daher auch von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß die N-Versorgung aller Hefe- und Schimmelpilze von einem gemeinsamen Prinzip beherrscht wird und daß etwa in allen Fällen entweder Aminosäuren oder NH_3 den Ausgangspunkt für den Aufbau des Plasmas bilden sollten. Vielmehr dürfte das eine wie das andere möglich sein, und wird auch für ein und denselben Pilz je nach der Beschaffenheit der dargebotenen Nahrung (Ammonverbindungen, Nitrate oder Peptone) der Gang des Chemismus ein sehr verschiedener sein können. Es ist sehr wohl möglich, daß in einem und demselben Falle NH_3 oder Nitrate, die in vielen Fällen Pilzen als N-Quelle dienen können und dann wohl zu NH_3 reduziert werden müssen, oder endlich fertige Aminosäuren die ersten Bausteine darstellen, ohne daß man letzterenfalls immer erst eine Desamidierung vorauszusetzen hätte.

Anhang: Der S- und P-Bedarf.

Wenn auch im Hinblick auf die Tatsache, daß, soweit wir wissen, alle echten Eiweißstoffe S-haltig sind, die Assimilation dieses Elementes selbstverständlich erscheint, so muß doch betont werden, daß der experimentelle Nachweis nur in den seltensten Fällen erbracht werden konnte. Gewöhnlich wird der S als Sulfat (als SO_4-Ion), den Nährlösungen zugesetzt; wird er aber fortgelassen, so unterbleibt in den meisten Fällen das Wachstum nicht, und man erklärt dies in der Regel so, daß den anderen Nährstoffen S-Verbindungen als Verunreinigungen anhaften. Schon NAEGELI (78) fand, daß die Pilzdecken, die auf scheinbar S-freien Nährlösungen sich bildeten, S-haltig waren, und spätere Autoren konnten dies nur bestätigen. Nach GÜNTHER (36) entwickelt sich *Rhizopus nigricans* auf Zucker-

lösungen ohne Sulfatzusatz fast ganz normal. Auf Glyzerinlösungen hingegen tritt ohne S-Zufuhr nur ganz geringes Wachstum ein. Es genügt aber schon ein Zusatz von 0,01 mg Na_2SO_4, um normales kräftiges Wachstum zu ermöglichen. Pasteur (85) hielt denn auch für die Essigbakterien den S für entbehrlich. Für Hefepilze stellte auch A. Mayer (72) fest, daß ein Sulfatzusatz zu den Nährlösungen nicht unbedingt erforderlich ist, indem offenbar die geringen als Verunreinigungen anderer Nährstoffe vorhandenen S-Mengen zur Ernährung der Hefe geraume Zeit ausreichen. Was die Form der Bindung anlangt, in welcher der S assimilierbar ist, so darf es als sicher gelten, daß Hefezellen sowohl Eiweißstoffe, wie auch Sulfate und Thiosulfate benützen können.

Sicher ist der Phosphor ebensowenig entbehrlich, wie Schwefel. In der Regel wird dieses Element anorganischen Phosphaten entnommen, und ist nicht nur die Orthophosphorsäure, sondern auch die Meta- und Pyrophosphorsäure tauglich. Aber auch organische P-Verbindungen erweisen sich als verwertbar. So konnte Iwanow (49) verschiedene Schimmelpilze (*Aspergillus niger, Penicillium glaucum, Mucor*) mit Thymusnukleinsäure als N- und P-Quelle ernähren. Es dürfte sich aber nach Benecke (12) wohl nicht eigentlich um Aufnahme des P aus organischer Bindung gehandelt haben, sondern vermutlich ist die aus jener Säure abgespaltene H_3PO_4 assimiliert worden. Das gleiche dürfte auch für die Untersuchungen von Schittenhelm und Schröter (100) gelten, in denen Bakterien mit Thymonukleinsäure gefüttert wurden.

Daß allenfalls nur sehr geringe Mengen von Phosphaten nötig sind, zeigte Günther (36), welcher fand, daß schon Zugabe von 0,0000001 Proz. sauren Na-Phosphates genügen, um bei *Rhizopus nigricans* geringes Wachstum mit etwas gehemmter Sporenbildung zu bedingen. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß H_3PO_4 in Fluß- und Seewasser nur in unbestimmbar geringer Menge enthalten ist. Trotzdem leben in demselben zahlreiche Pilze und Algen. Desgleichen sind organische Substanzen nur in minimaler Quantität vorhanden.

Nach J. König (Nahrungs- und Genußmittel, Bd. 2, p. 1144) enthält das Mainwasser 0,0021 Proz. organischer Stoffe. Außerdem befinden sich in demselben:

Kalk	0,008	Proz.
Magnesia	0,0028	„
Eisenoxyd und Tonerde	0,00032	„
Kali	0,0005	„
Natron	0,0026	„
H_2SO_4	0,0054	„
HNO_3	0,0029	„

Rheinwasser enthält nach demselben Autor:

Organische Stoffe	0,00168	Proz.
Kalk	0,0071	„
Magnesia	0,00147	„
Eisenoxyd und Tonerde	0,00018	„
Kali	0,00042	„
Natron	0,00067	„
H_2SO_4	0,00244	„
HNO_3	0,0062	„

In der Donau wurden gefunden (von Sommer):

Organische Stoffe	0,00042	Proz.
Kalk	0,00543	„
Magnesia	0,00128	„
Eisenoxyd und Tonerde	0,00044	„

Kali	0,0016	Proz.
Natron	0,00028	„
H_2SO_4	0,0016	„
HNO_3	0,00013	„

Für die meisten Pilze dürften diese geringen Spuren organischer Substanzen in den natürlichen Wässern nicht ausreichend sein, um den meist rasch wachsenden Organismen, die ihre Trockensubstanz in wenigen Tagen vervielfachen, ein Fortkommen zu ermöglichen.

Die H_3PO_4 ist in keiner der erwähnten Analysen aufgeführt. „Die im Flußwasser kaum nachweisbaren Spuren von Phosphaten findet man reichlich in der Asche von Wasserpflanzen, und den J- und Bromgehalt des Meerwassers hat man auch erst entdeckt, als man die Asche der Meeresalgen untersuchte, in welcher sich die Spuren von Jod und Bromsalzen, welche das Meerwasser enthält, so anhäufen." (v. Pettenkofer, 86.)

2. Die C-Assimilation.

Eine ganz ähnliche Rolle, wie sie den α-Aminosäuren der aliphatischen Reihe für die N-Assimilation der niederen Pilze zukommt, spielen Zuckerarten, insbesondere Hexosen, in bezug auf die C-Versorgung, indem sie die bei weitem geeignetsten C-Quellen darstellen und da auch für andere C-Verbindungen festgestellt ist, daß ihre Wirkung sich um so günstiger gestaltet, je leichter sie von dem betreffenden Pilz in Zucker übergeführt werden können (z. B. Glyzerin). Eine große Anzahl niederer Pilze vermag, wenn die übrigen notwendigen Elemente in geeigneter Form zur Verfügung stehen, mit Zucker als einzigem organischen Nährstoff zu leben und zu wachsen. Die Zucker sind ideale C-Quellen, wie die α-Aminosäuren ideale N-Quellen; beide zusammen dürfen daher als die weitaus beste organische Nahrung für die meisten niederen Pilze bezeichnet werden. Es wurde aber bereits erwähnt, daß für das Gedeihen eines Pilzes getrennte N- und C-Quellen keineswegs erforderlich sind, sondern daß der zur Eiweißsynthese notwendige C zugleich N-haltigen organischen Verbindungen entnommen werden kann. So bilden gerade Aminosäuren sowie Oxyfettsäuren nicht nur vortreffliche N-, sondern auch geeignete C-Quellen, wenngleich bei Darbietung von Aminosäuren allein als gemeinsame N- und C-Quelle in der Regel C-Hunger besteht, d. h. es konnte durch Zusatz von Zucker der Nährwert bedeutend gebessert werden. Im übrigen steigt der Nährwert der Aminosäuren als C- und N-Quelle mit deren C-Gehalt. Für *Aspergillus niger* fand Czapek (19) die Aminopropionsäure noch viel besser als C- und N-Nahrung geeignet, als das milchsaure Ammon. Ernährung mit Aminosäuren ist natürlich auch immer dann gegeben, wenn Pilze mit Eiweißstoffen selbst zu leben haben, da diese wohl immer erst hydrolytisch gespalten werden müssen, um assimiliert zu werden.

Kein Hefe- oder Schimmelpilz vermag den C aus einer anorganischen Verbindung zu assimilieren. Sie sind daher nicht imstande dieses Element der CO_2 zu entnehmen, sondern durchaus darauf angewiesen, es in **organischer** Bindung zu erhalten. Im übrigen ist aber die

Zahl der in dieser Hinsicht brauchbaren Verbindungen eine außerordentlich große, wiewohl eine große Verschiedenheit in der Ernährungstüchtigkeit derselben besteht, ohne daß es jedoch möglich wäre, in bezug auf den Nährwert eine Reihenfolge von einiger Gültigkeit für die Gesamtheit auch nur etwa der Schimmelpilze aufzustellen. Denn abgesehen davon, daß die eine Species mit gar vielen, die andere mit nur wenigen C-Verbindungen fortkommt, reagiert vielleicht in dem einen Falle als optimaler Nährstoff ein Körper, der in einem anderen Falle schlecht oder gar nicht ausgenützt wird und umgekehrt. Ja, es gibt, wie PFEFFER (87) bemerkt, wahrscheinlich überhaupt keine C-Verbindung, mit der alle niederen Pilze ernährt werden könnten, wenngleich dies angenähert für Zucker (Glykose) und gewisse Aminosäuren gilt.

Mit Rücksicht auf das Gesagte hat daher auch die von NAEGELI (78) bei Kulturversuchen mit einer Pilzspecies *(Penicillium glaucum)* gefundene und von den besser zu den schlechter nährenden Substanzen geordnete Reihe eben nur für diese oder nahe verwandte Arten Geltung:

1) Pepton (Albumosen) als N-Quelle, Zucker als C-Quellle
2) Leucin
3) Weinsaures NH_4 als N-Quelle, Zucker als C-Quelle
4) Pepton als N- und C-Quelle.
5) Leucin als N-Quelle, Zucker als C-Quelle
6) Weinsaures oder bernsteinsaures NH_4 oder Asparagin
7) Esssigsaures NH_4 als N- und C-Quelle.

Im Anschluß an NAEGELI hat auch PFEFFER für *Penicillium* und *Aspergillus* eine in gleicher Weise geordnete Skala einiger C-Verbindungen mitgeteilt (Pflanzenphysiol., Bd. 1, p. 372) wobei NH_4-Nitrat als N-Quelle geboten wurde. Die Reihenfolge war folgende: Trauben- und Rohrzucker, Pepton, Chinasäure, Weinsäure, Zitronensäure, Asparagin, Essigsäure, Milchsäure, Methylalkohol, Benzoësäure, Propylamin, Methylamin, Phenol, Ameisensäure.

Für eine Anzahl rein gezüchteter Bier- und Weinhefen (als Bodenhefen) hat LAURENT (64) festgestellt, daß die Essigsäure als K-, Na- und NH_4-Salz, desgleichen die Milchsäure, die Malonsäure, die Bernsteinsäure und deren Ammoniumsalz, das K- und Ca-Salz der Glyzerinsäure, das Ca-Salz der Glyzerinphosphorsäure, die Aepfelsäure und deren K- und NH_4-Salze, die Rechtsweinsäure und deren K- und NH_4-Salze, die Linksweinsäure, die Zitronensäure, Schleimsäure, Fumarsäure, die Asparaginsäure, das Asparagin und die Glutaminsäure verwendbar sind. Unter allen Umständen spielt der freie Zutritt von O eine sehr große Rolle für die Assimilation des C aus organischen Verbindungen. So sind nach den Untersuchungen von LAURENT **Bodenhefen** nicht imstande, Methyl-, Aethyl-, Propyl- und Butylalkohol (2—4 Proz. Zusatz), ferner Ameisensäure und deren K-, Na-NH_4- und Ca-Salze, Essigsäure, Propionsäure und deren K-Salz, Buttersäure, Valeriansäure, Stearinsäure, Oelsäure und deren K-Salze, Na-Butyrat, die Oxalsäure und deren K- und NH_4-Salze, die NH_4-Salze der Benzoësäure, Salicylsäure und Gallussäure sowie Harnstoff zu verwerten. Dagegen sind die **an der Oberfläche der Nährlösungen** wachsenden Hefezellen (Hautzuchten) imstande, auch Alkohol zu verarbeiten. Hier sind vor allem die Mycodermen (Kahmhefen) zu nennen, von welchen bereits A. SCHULZ (102) zeigte, daß sie zum Aufbau ihrer Körpersubstanz mit Ammoniak und Alkohol auskommen. Er verwendete zu seinen Zuchten eine künstliche Nährlösung, die außer

K-Phosphat und Kalk noch $MgSO_4$ und Alkohol (Aethylalkohol) enthielt. Als N-Quelle diente entweder $(NH_4)NO_3$ oder weinsaures Ammonium oder endlich Asparagin. MEISSNER fand bei Versuchen mit Reinzuchten von echten Mycodermen (LAFARS Handb., Bd. 4, p. 312) auch das Phosphat und Chlorid des Ammoniums als N-Quelle geeignet. Der Alkohol wurde zum Teil veratmet (zu CO_2 oxydiert), anderenteils zum Aufbau des Zellkörpers verwendet. Desgleichen sind, wie DUCLAUX (21) gezeigt hat, Schimmelpilze *(Aspergillus)* fähig, Aethylalkohol als C-Quelle zu verwerten, allerdings nur dann, wenn gleichzeitig eine andere gute C-Nahrung (Zucker) zur Verfügung steht. Neben Dextrose wird Essigsäure von allen Schimmelpilzen ausgenutzt, doch keimt nach CZAPEK (19) *Aspergillus niger* bei Darreichung von 4-proz. Ammoniumacetat allein nicht aus, ebensowenig mit Ameisensäure.

Dagegen sind bei demselben Pilz mit den Ammonsalzen von Oxysäuren deutliche Nährwirkungen zu erzielen und zwar im allgemeinen zunehmend mit steigender Hydroxylzahl und verlängerter C-Kette, so mit

glykolsaurem	NH_4	akonitsaurem	NH_4
phenylglykolsaurem	„	zitronensaurem	„
milchsaurem	„	d-weinsaurem	„
β-oxydbuttersaurem	„	oxalsaurem	„
maleinsaurem	„	malonsaurem	„
glyzerinsaurem	„	bernsteinsaurem	„
apfelsaurem	„		

Von aromatischen Verbindungen erwiesen sich Benzoësäure, Salicylsäure und m-Oxybenzoësäure als ungeeignet, das Wachstum von *Aspergillus* zu unterhalten, dagegen gedeiht er nach CZAPEK gut auf p-Oxybenzoësäure und ganz besonders auf Gallussäure, chinasaurem NH_4 und Quercit. Dieses letztere Hexahydrobenzolderivat übertrifft sogar das Glyzerin an Nährwert. Zimmtsäure, Hydrozimmtsäure und o-Toluylsäure vermag *Aspergillus* als C-Quellen nicht zu verwerten. Von Ureïden fand schon REINKE (97) die Parabansäure als C-Nahrung für Pilze geeignet. Für *Aspergillus* wirkt nach CZAPEK das Alloxan noch günstiger.

Das große Uebergewicht, welches den Zuckerarten, speziell den Hexosen als C-Quellen sowohl in bezug auf den quantitativen Enderfolg, wie auch hinsichtlich der Schnelligkeit der Eiweißbildung bei niederen Pilzen zukommt, macht sich auch hier deutlich geltend, wenn man Zuchten anlegt, bei welchen als N-Quelle eine Substanz zur Verwendung kommt, welche an sich schon geeignet ist, auch C zu liefern, wie es beispielsweise vom Asparagin gilt. Setzt man einer 3-proz. Lösung der zu vergleichenden Stoffe 1 Proz. Asparagin nebst den notwendigen Aschenbestandteilen zu, so liefern (für *Aspergillus)* sowohl Hexosen wie auch Pentosen eine unverhältnismäßig reichere Ausbeute als 4-proz. Asparaginlösungen allein. Unter den

Pentosen finden wir in der l-Xylose:

```
 H   H  OH  H
HC—C—C—C—COH
OH  OH  H  OH
```

eine Substanz, welche dem Traubenzucker an Nährwert ebenbürtig ist. In der Tat enthält aber auch ihr Molekül bereits den größten Teil des Glykosemoleküls:

```
   H   H   H  OH  H
H.C—C—C—C—C—COH
  OH  OH  OH  H  OH
```

sterisch vorgebildet. Nicht minder gut wirken d-Mannit, d-Sorbit, d-Galaktose, d-Fruktose, Maltose, Raffinose und Inulin. Weniger geeignet er-

wiesen sich d-Glykonsäure:

$$\begin{array}{c} H\ \ H\ \ OH\ \ H \\ OH\cdot CH_2-\dot{C}-\dot{C}-\dot{C}-\dot{C}-COOH \\ OH\ OH\ H\ \ OH \end{array}$$

sowie auch Zuckersäure als d-zuckersaures Natron:

$$\begin{array}{c} OH\ \ H\ \ OH\ OH \\ NaOOC-\dot{C}-\dot{C}-\dot{C}-\dot{C}-COONa \\ H\ \ OH\ \ H\ \ \ H \end{array}$$

Sehr schlecht geeignet waren unter gleichen Umständen Methylal $\left(CH_2\begin{matrix} \diagup OCH_3 \\ \diagdown OCH_3 \end{matrix}\right)$ und Aethylenglykol $\left(\begin{matrix} CH_2\cdot OH \\ CH_2\cdot OH \end{matrix}\right)$. Immerhin lieferte *Aspergillus* mit dem ersteren und Asparagin noch eine mehr als doppelt so große Ausbeute wie mit Asparagin allein. Auch die verschiedenen Hefen zeigen eine sehr verschiedene Fähigkeit, die einzelnen Zuckerarten zu assimilieren. Beijerinck (6) hat mit Rücksicht darauf dieselben folgendermaßen gruppiert:

a) *Glukomyces* (*Saccharomyces apiculatus*),
(„ *Mycoderma* etc.),
b) *Maltomyces* (*Saccharomyces cerevisiae*),
c) *Laktomyces* („ *Kefyr* etc.),
d) *Raffinomyces* (*Saccharomyces fragrans* etc.),

indem er den Namen des von den betreffenden Hefen am besten als C-Quelle ausgenützten Zuckers in den Namen der Gruppe legte.

Die folgende Tabelle nach Kohl (58) zeigt sehr deutlich, welche Zuckerarten von den einzelnen Hefen als C-Quellen ausgenützt werden können. (+ bedeutet, daß die Substanz assimiliert, — daß sie nicht assimiliert wird.)

	Maltose	Glykose	Saccharose	Laktose
Saccharomyces ellipsoides	+	+	+	—
„ *cerevisiae*	+	+	+	—
„ *Pastorianus*	+	+	+	—
„ *fragrans*	—	+	+	—
„ *Kefyr*	—	+	+	+
„ *acetaethylicus*	+	+	+	—

Die ganz besondere Eignung der Hexosen und insbesondere des Traubenzuckers als C-Quelle für niedere Pilze könnte zu der Vermutung führen, daß Zucker auch die Form ist, in welcher der C in allen Fällen bei Verwertung organischer Verbindungen assimiliert wird. Man würde dann annehmen müssen, „daß der Pilz nur dann die C-darbietende Substanz assimilieren und zur Eiweißsynthese verwenden kann, wenn er daraus Traubenzucker aufzubauen vermag“ (Czapek, 18). So wäre es verständlich, warum Glyzerin eine so gute C-Nahrung darstellt, andererseits aber auch gewisse Polysaccharide, wie Stärke, Inulin und Glykogen. Denn diese kolloidalen Kohlehydrate werden als solche ebensowenig aufgenommen, wie etwa Eiweißkörper oder deren nächste Abkömmlinge (Albumosen), sondern zunächst hydrolytisch gespalten, und dabei entsteht eben Zucker. Es darf aber andererseits nicht unbemerkt bleiben, daß Tatsachen bekannt sind, welche mit einer solchen Auffassung keineswegs übereinstimmen. So wird nach H. van Laer (Lafars Handb., Bd. 4, p. 313) Dextrose von Mycodermen in

NAEGELIS Nährlösung überhaupt nicht angegriffen, während sie in Hefewasser ein besserer Nährstoff ist als Alkohol. Auf künstlichen Nährlösungen, welche außer den notwendigen anorganischen Salzen als alleinige organische Substanz nur Dextrose oder Saccharose enthielten, oxydierten die Mycodermen die Zuckerarten, verwendeten aber einen Teil derselben auch zur Bildung neuer Zellen. RAHN (95) hat außerdem gefunden, daß selbst Paraffinkohlenwasserstoffe, die man früher kaum als geeignetes Nährmittel für irgendeinen Organismus angesehen hatte, für ein *Penicillium* verwertbare C-Quellen darstellen. „Wir können also kaum umhin, die hohe Eignung des Zuckers für die saprophytischen Pilze und die höheren Pflanzen nur als eine Spezialanpassung an die gebotenen Lebensverhältnisse aufzufassen“ (CZAPEK).

b) Bakterien.

Wie hinsichtlich ihrer morphologischen Eigenschaften, so nehmen die Bakterien auch bezüglich ihrer physiologischen Wachstumsbedingungen vielfach eine Sonderstellung ein.

Der Mangel des Chlorophylls und die in den meisten Fällen zu beobachtende Gebundenheit an die Ernährung durch organische Substanzen weisen ohne allen Zweifel auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Pilzen hin, die ja auch in der Bezeichnung Spaltpilze (Schizomyceten) ihren Ausdruck fanden. Gleichwohl erscheint es zurzeit kaum noch berechtigt, die Bakterien einfach der Klasse der Pilze zu subsumieren, vielmehr stehen sie in jeder Hinsicht zwischen Pflanzen und Tieren und bilden daher eine der phylogenetisch ursprünglichsten Gruppen von Lebewesen, in der sich die Differenzierung noch ganz frei nach sehr verschiedenen Seiten hin entfalten konnte.

In der Tat zeigen die Energiequellen, mit welchen das lebende Plasma der Bakterienzellen arbeitet, größere Verschiedenheiten als bei allen anderen lebenden Organismen zusammengenommen. Lediglich auf Grund ihrer Ernährungsverhältnisse lassen sich drei Hauptgruppen von Bakterien unterscheiden;

1) Bakterien, welche wie die grünen Pflanzen weder organischer C-Quellen noch organischer N-Quellen bedürfen. Diese sogenannten „autotrophen“ Bakterien können sowohl Kohlehydrate wie auch Eiweißstoffe aus CO_2 und anorganischen Salzen aufbauen.

2) Bakterien, die organischer C-Quellen bedürfen, die aber organischer N-Quellen entbehren können. Diese Bakterien vermögen Proteïnstoffe aus Kohlehydraten (oder organischen Säuren) und aus NH_3, HNO_3 oder elementarem N aufzubauen.

3) Bakterien, die wie die Tiere sowohl organischer C-Quellen wie organischer N-Quellen bedürfen und mit anorganischer Substanz allein weder die Kohlehydrat- noch die Eiweißsynthese auszuführen imstande sind.

Zu dieser letzteren anspruchsvollsten Gruppe gehören vor allem auch die pathogenen Bakterien, von denen es Formen gibt, welche, wie z. B. der Syphiliserreger, in ihrer Existenz ausschließlich an die Säfte und Gewebe des Menschen (resp. gewisser Affen) ge-

bunden zu sein scheinen, während andere noch bei Ernährung mit ganz einfach zusammengesetzten Nährsubstraten gedeihen (wie der Tuberkelbacillus). Bald ist der O unentbehrlich (wie beim Influenzabacillus und den nitrifizierenden Bakterien), bald kann er fehlen (wie beim Typhusbacillus), oder es handelt sich um völlig anaërobe Formen (Tetanusbacillus, das N-fixierende Clostridium Pastorianum, die denitrifizierenden Bakterien). In manchen Fällen weichen die Lebensbedingungen so weit von den gewöhnlichen normalen ab, daß die Kraftquelle gar nicht mehr in der Zersetzung von C-Verbindungen unter Entwicklung von CO_2 (der fundamentalsten Lebenserscheinung aller sonstigen Lebewesen) gesucht wird, sondern wie bei den Schwefelbakterien in der Oxydation von H_2S zu Sulfaten oder wie bei den Nitrobakterien in der Oxydation von NH_3 zu Nitriten oder Nitraten, und selbst der chemische, fast ganz inaktive elementare N kann von manchen Formen zum Aufbau der Leibessubstanz verwertet werden.

Zweifelsohne sind die pathogenen und parasitischen Formen von Bakterien unter allen die anspruchsvollsten und bieten daher ihrer Kultur in künstlichen Nährlösungen die größten Schwierigkeiten. Für viele von ihnen sind Eiweißstoffe als N-Quellen absolut unentbehrlich, ja es gibt eine ganze Anzahl Formen, die geradezu auf Substanzen des lebenden Organismus angewiesen sind, und zwar oft sogar nur einer ganz bestimmten Species, für die daher zurzeit eine Züchtung auf künstlichen Substraten von vornherein ausgeschlossen erscheint (Recurrensspirillen, Syphilis, Hundswut). Interessant sind Versuche, welche man neuerdings gemacht hat, solche Formen innerhalb des lebenden Organismus rein zu züchten, indem man sie in Kollodiumsäckchen eingeschlossen in die Bauchhöhle oder in das Unterhautbindegewebe empfänglicher Tiere brachte und so allen diffusiblen Stoffen des lebenden Körpers den Zutritt ermöglichte (Kolle und Wassermann, 59).

„Andere pathogene Bakterien, obzwar auf künstlichem Substrat gedeihend, sind noch auf eine sehr beschränkte Zahl von Nährsubstraten, auf nahe Abkömmlinge des lebenden Eiweißes angewiesen oder finden dort auf anderen Substraten nur ein sehr kümmerliches Fortkommen. So kann sich der Influenzabacillus fast ausschließlich nur auf hämoglobinhaltigem Substrat ernähren (daneben auf Eigelbnährböden). Hierbei findet in vielen Fällen eine spezifische Elektion zwischen chemisch nahe verwandten Substanzen statt, so ist z. B. Kaninchenblutserum ein elektiver Nährboden für Pneumokokken, desgleichen Hasenblutserum für den Tetanusbacillus; so ist für sicheres Wachstum des *Gonococcus* nach Wassermann (59) Anwesenheit unkoagulierten Serumalbumins Bedingung, wobei wieder das menschliche Serum einen elektiven Nährboden darstellt, jedoch nicht jedes menschliche Serum gleich gut verwendbar ist und einzelne Sera zuweilen sogar negative Resultate geben. Als elektiver Nährboden zur Züchtung des Diphtheriebacillus eignet sich nach Löffler (59) am besten mit Traubenzucker versetztes Kälberserum, nach Joos noch besser Schweine-, nächstdem Pferdeserum. Nächst den eigentlichen Eiweißkörpern kommen für die N-Ernährung vieler, namentlich auch wieder pathogener, Bakterien hauptsächlich Pepton (Albumosen) und Leimsubstanzen in Betracht, so beispielsweise für *Bac. cyaneo fuscus, Bact. indicum* und *luminosum*, während andere außerdem noch eine besondere C-Quelle (Zucker) verlangen, wie z. B. *B. Pflügeri*, *B. phosphorescens*, *B. Fischeri*, Milchsäurebakterien. Mit großer Vorliebe werden auch oft nicht sicher gekennzeichnete Spaltungsprodukte von Eiweißkörpern als N-Quelle verwertet (Aminosäuren?), so in allen Fleischwässern, in Hefewasser, Bierwürze und in den Gelatinenährböden, allenfalls noch zusammen mit anderen organischen N-Verbindungen. Beijerinck (5) gibt an, daß dem *Urobacillus*

Pasteurii als N-Quelle nur Fleisch, Bouillon, Urin und Pepton Chapoteau genehm ist, nicht aber auch Pepton Witte oder Asparagin. In einer Lösung von 2 Proz. Pepton Witte mit 0,1—0,2 Proz. Mannit findet der *Bac. typhi* sehr gute Ernährungsbedingungen. Der Cholerabacillus bedarf gar nicht einmal einer besonderen C-Quelle, sondern wächst ganz gut in Peptonwasser allein. Die meisten pathogenen Bakterien sind aber durchaus auf eine besondere C-Quelle bei künstlicher Züchtung angewiesen. Am besten geeignet erweisen sich wieder Zucker und Glyzerin. Das letztere ist insbesondere für den Tuberkelbacillus ein fast unentbehrlicher Nährstoff, am ehesten können noch Stärke oder Fruchtzucker dafür eintreten.

Auf Grund solcher Erfahrungen erscheint es sehr auffallend und unerwartet, daß dennoch viele an den eiweißreichen Nährboden des lebenden Organismus angepaßte Formen pathogener Bakterien imstande sind, auch in künstlich zusammengesetzten Nährlösungen zu gedeihen und sogar üppig zu wachsen, selbst wenn diese gar keine Eiweißstoffe enthalten, sondern den N in Form relativ einfacher organischer Verbindungen bieten.

Hier sind zunächst Versuche von Kühne (61) zu nennen, der sich zuerst bestrebte, einen eiweiß- resp. peptonfreien Nährboden für Tuberkelbacillen zu finden. Für andere Bakterien war es längst bekannt, daß sie ihre Leibessubstanz ohne Eiweißstoffe aufzubauen vermögen. Dies hatte Dujardin bereits in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts beobachtet, und Cohn (17) hat in einer meisterhaften Arbeit schon sehr detaillierte Angaben über die Ernährungsbedingungen von „*Bacterium termo*“ gemacht, indem er verschiedene organische Säuren betreffs ihres Wertes als C-Quelle prüfte und zeigte, daß der N von dem untersuchten Organismus sowohl aus Harnstoff wie aus Ammon und vielleicht sogar aus HNO_3 assimiliert werden kann.

Seit R. Koch benützt man in der Bakteriologie vielfach feste Nährböden, als deren Grundlagen zumeist Gelatine oder Agar in Betracht kommen. Das letztere ist pflanzlichen Ursprunges (Gallerte von Seetangen), ein Kohlehydrat von neutraler Reaktion, welches bei 90° schmilzt und unter 40° erstarrt. Man verbindet die Gelatine gewöhnlich mit Zusätzen von NaCl und Pepton (Albumosen). Aehnlich erfolgt auch die Herstellung des Nähragars. Für spezielle Zwecke werden sowohl der Bouillon wie Gelatine und Agar noch gewisse andere Zusätze beigegeben, wie Zucker (Glukose), Blut (Hämoglobin), vielfach auch Glyzerin. Eine große Bedeutung hat die Anwendung des Blutserums zur Herstellung fester Nährböden, namentlich zur Zucht pathogener Bakterien gewonnen, indem man seine Fähigkeit benutzte, bei etwa 65° zu einer festen durchsichtigen Gallerte zu erstarren. Koch verwendete auch Mischungen von Blutserum mit gleichen Teilen Gelatine, Hueppe solche mit Agar.

Kühne (61) setzte nach Pasteurs Vorgang an die Stelle der bis dahin empirisch angewandten Nährlösungen von komplizierter und schwer zu definierender Zusammensetzung chemisch bekannte Körper. Seine „Nährlösung“ enthält vor allem eine reiche Auswahl bekannter Spaltungsprodukte der Proteïne neben anderen für das Wachstum der Bakterien schon bewährten organischen Verbindungen, ferner eine S-Verbindung und entweder Fleischextraktasche oder eine diese ersetzende, künstlich zusammengesetzte Flüssigkeit, welche in 600 ccm Wasser enthält:

16,0 g NaCl
3,5 „ $MgSO_4$
1,5 „ $CaSO_4$ (gebrannt)

2,5 g MgO (gebrannt)
62,13 „ K_2CO_3
7,35 „ Na_2CO_3
6,20 „ Ferrum reductum
95,0 „ H_3PO_4 (von 1,3 spez. Gew.)
50—60 „ Milchsäure (von 1,2 spez. Gew.)

Die Nährflüssigkeit selbst hat folgende Zusammensetzung: auf 1 Liter Flüssigkeit kommen neben 1,2 ccm der erwähnten Lösung:

4,0 g Leucin
1,0 „ Tyrosin
2,0 „ Asparagin
2,0 „ schleimsaures Ammoniak
0,5 „ Taurin
40,0 „ Glyzerin
5,0 „ NaCl.

Daß eine derart zusammengestzte Nährlösung in der Tat vortrefflich ernährt, beweist der Umstand, daß schon 4 Wochen nach der Impfung die Oberfläche der in einem Erlenmeyerschen Kölbchen befindlichen Flüssigkeit mit einer dicken Haut Tuberkelbacillen überzogen war. Indessen läßt sich die Kühnesche Lösung noch wesentlich vereinfachen. Proskauer und Beck (93) fanden, daß zunächst das Taurin unnötig ist, ja sogar schädlich wirkt, und daß vor allem dem Asparagin und namentlich dem Leucin besondere Wichtigkeit zukommt. Das letztere ließ sich auch durch Alanin (Amidomilchsäure) und Glykokoll ersetzen und auf 0,2—0,4-proz. Lösungen aller dieser Stoffe mit 4 Proz. Glyzerin, 0,5 Proz. NaCl und dem Kühneschen „Aschenersatz" ein reichliches Wachstum der Tuberkelbacillen erzielen. Weitere, außerordentlich eingehende Versuche betrafen dann die Prüfung der einzelnen Mineralsalze auf ihre etwaige Entbehrlichkeit; es zeigte sich, daß in der Tat die Mehrzahl der bisher benützten anorganischen Substanzen überflüssig war, daß sogar das Kochsalz fortgelassen werden konnte, und daß die Anwesenheit eines Alkaliphosphates, eines Mg-Salzes und eines Sulfates ausreichte, um die Entwicklung der Tuberkelbacillen zu ermöglichen. Erhöht wird die Brauchbarkeit aller derartigen Lösungen durch den Zusatz eines Kohlehydrates, wie Dextrin, Mannose, Saccharose usw., oder eines mehrwertigen Alkohols, wie Dulcit, Mannit usw., und zwar so sehr, daß schließlich sogar die N-haltige organische Verbindung in Fortfall kommen und durch Salmiak- oder Ammoniumsulfat ersetzt werden kann. Als ausgezeichneter Nährboden bewährte sich beispielsweise folgendes Gemisch:

1,5 Proz. Glyzerin
0,2 „ Ammoniumsulfat
0,25 „ zitronensaure Magnesia
0,5 „ Kaliumphosphat
0,6 „ Mannit

oder mit Weglassung des Mannits:

1,5 Proz. Glyzerin
0,3 „ Ammoniumsulfat
0,25 „ zitronensaures Magnesium
0,5 „ Kaliumphosphat

und endlich haben Proskauer und Beck sogar eine wiewohl verzögerte Entwicklung auf einem Substrat erzielt, das nur aus

Glyzerin	1,5	Proz.
Ammoniumkarbonat	0,35	„
$MgSO_4$	0,25	„
primärem K-Phosphat (KH_2PO_4)	0,15	„ bestand

Eine große Zahl pathogener Bakterien wächst sehr gut auf einer von USCHINSKY (111) angegebenen eiweißfreien Nährlösung. Das ursprüngliche Rezept derselben:

Wasser	1000
Glyzerin	30—40
NaCl	5—7
$CaCl_2$	0,1
$MgSO_4$	0,2—0,4
K_2HPO_4	2—2,5
Ammon. lactic.	6—7
Na. asparaginic.	3—5

wurde später von FRÄNKEL (31) wesentlich vereinfacht. Er gibt an, daß auch $MgSO_4$ für die Kultur der sämtlichen auf derartigen eiweißfreien Lösungen überhaupt gedeihenden Pilze durchaus entbehrlich ist (? B.), und da das gleiche auch bezüglich des Glyzerins gilt, so enthielt die von ihm benützte Lösung im Liter nur noch:

5 g NaCl
2 „ K_2HPO_4 oder (Na_2HPO_4)
6 „ Ammonium lacticum
4 „ asparaginsaures Natron oder Asparagin
verdünntes NaOH bis zu deutlich alkalischer Reaktion.

Auf einem solchen eiweißfreien und, was besonders hervorzuheben ist, anscheinend auch S-freien Substrat entwickelten sich zahlreiche saprophytische und pathogene Bakterien in außerordentlich üppiger Weise. Unter den ersteren wären zu nennen *Micrococcus prodigiosus*, Heubacillus, *Bac. cyanogenus, acidi lactici, Proteus vulgaris* und in mäßigem Grade Leuchtbakterien. Von den pathogenen besonders *Bact. coli, Bacillus pyocyaneus, Bac. Friedländer*, Rotzbacillus und die sämtlichen Vibrionen (Cholera, Finkler, *Vibrio danubicus, berolinensis, Metschnikoff* usw.). Geringer war die Entwicklung von Milzbrand und *Streptococcus pyogenes*; kaum angedeutet beim Typhusbacillus, Diphtheriebacillus und den Staphylokokken; gänzlich fehlend bei Tetanus, Schweinerotlauf, Mäuseseptikämie und Hühnercholera.

Für den Tuberkelbacillus erwies sich die Nährlösung ebenfalls insuffizient, wenn nicht Glyzerin zugefügt wurde, dessen Unentbehrlichkeit in diesem Falle schon aus der Untersuchung von KÜHNE hervorgeht. Derselbe gedieh jedoch üppig in Gestalt einer dicken, weißen, gefalteten Haut, wenn der Flüssigkeit 3—4 Proz. Glyzerin zugefügt wurden. Der Zusatz einer S-Verbindung erwies sich dagegen auch hier als unnötig.

Als möglichst vereinfachte, für gewisse Spaltpilze aber immer noch notdürftig ausreichende Nährlösung erwies sich FRÄNKEL eine einfache wässerige Lösung von asparaginsaurem Natron. (1000 Aq. + 4 g asparaginsaures Natron), in der der Choleravibrio und *Bact. coli*, wenn auch nur kümmerlich, gedeihen sollen.

Es kann nicht beweifelt werden, daß es sich in den zuletzt erwähnten Fällen nicht wirklich um ein Wachstum bei Vorhandensein nur eines Metalles, und noch dazu des Na, ohne K, ohne Mg und ohne S, gehandelt hat. Vielmehr erscheint es wohl sicher, daß das benützte Wasser trotz mehrfacher Destillation nicht absolut frei von Nährstoffen war, auch können aus der Wand der Glasgefäße kleine Mengen von anorganischen Substanzen (K, Ca, Mg) in die Lösung übergehen, und endlich haften den verimpften Mikroben selbst immer noch Spuren ihres ursprünglichen

Nährbodens an. Es gibt in der Tat Bakterienformen, welche mit den geringen Substanzmengen, die das destillierte Wasser unserer Laboratorien enthält, auszukommen vermögen. PAPENHAUSEN (84) züchtete 10 Bakterienarten aus verschiedenen Proben destillierten Wassers.

Außer Asparagin haben sich nun eine große Reihe anderer organischer N-Verbindungen als N-Quellen für Bakterien tauglich erwiesen, insbesondere auch wieder Aminosäuren, wie bespielsweise die von NAEGELI auch für Schimmelpilze empfohlene Kombination Leucin und Zucker. LOEW fand auch Aminosulfosäuren für manche Bakterien brauchbar.

Bei der Untersuchung verschiedener Aminosäuren konnte NAWIASKY (80) bemerkenswerte Unterschiede in der Angreifbarkeit durch *Bac. Proteus vulgaris* feststellen. Die Nährlösung enthielt außer der zu prüfenden N-haltigen Substanz nur noch die erforderlichen Salze (in 100 ccm 0,5 g NaCl, 0,2 g K_2HPO_4 und 0,05 g $MgSO_4$). Werden die Aminosäuren nach der Leichtigkeit, mit der sie durch *Proteus* umgesetzt werden, geordnet, so ergibt sich folgende Reihe:

Asparaginsäure	Arginin
Leucin	Kreatin
Aminovaleriansäure	Glykocoll
Phenylalanin	Alanin.
Tyrosin	

Wie man sieht, vermögen die genannten Aminosäuren nicht nur den N-, sondern auch den C-Bedarf des betreffenden Bakteriums zu decken.

Von nicht-pathogenen Bakterien gibt es eine große Menge von Formen, welche imstande sind, den N in anorganischer Bindung zu verwerten, und zwar nicht nur als Ammonsalz, sondern auch als Nitrat; doch hängt dies in vielen Fällen von der Beschaffenheit der C-Quelle ab.

1. Die denitrifizierenden und nitrifizierenden Bakterien.

Aus Ackerböden und Stalldünger isolierten GERLACH und VOGEL (34) 7 Arten von Bakterien, welche bei Zufuhr von N in Form von $NaNO_3$ (auch von Ammoniak oder Harnstoff) sehr gut wuchsen und den Salpeterstickstoff quantitativ in „Eiweißstickstoff" überführten. Als Zwischenstufe trat salpetrige Säure auf. Dies führt direkt zur Betrachtung einer Reihe höchst merkwürdiger und wichtiger Bakterienformen, welche **„denitrifizierend"** wirken, d. h. Nitrate zu **Nitriten** oder auch zu Ammoniak reduzieren, wobei es bis zum Freiwerden von N kommen kann. In allen solchen Fällen liegt offenbar eine Wertverminderung vor, indem N-Verbindungen, die für höhere Pflanzen die vorzüglichsten N-Quellen darstellen, in schlecht oder gar nicht brauchbare verwandelt werden. Denitrifizierende Bakterien finden sich in weiter Verbreitung sowohl im Boden (besonders im gedüngten) wie auch im Wasser und in den Faeces herbivorer Tiere. Aber auch eine ganze Anzahl pathogener Formen wirken unter Umständen im angedeuteten Sinne reduzierend, und man kann ohne weiteres behaupten, daß diese Wirkung wenigstens unter gewissen Bedingungen eine bei den verschiedensten Bakterienformen (*Bact. Hartlebi*, *Bac. fluorescens liquefaciens, Bact. pyocyaneum, Bac. Stutzeri, Bac. liquefaciens, Bact. centropunctatum*, *Bact. nitrovorum* und *Bac. denitrificans*) weitverbreitete Eigentümlichkeit ist. Es mag gleich hier erwähnt sein, daß diese Reduktionsprozesse sicher nur zum kleinsten Teil der Gewinnung des für den Aufbau der Körpersubstanz erforderlichen N dienen, sondern hauptsächlich dem Betriebsstoff-

wechsel, wie sich sofort ergibt, wenn man die Quantitäten der umgesetzten Nitrate gegebenenfalls berücksichtigt. Auch ist zu betonen, daß die Denitrifikation notwendigerweise von Oxydationsprozessen begleitet sein muß, denn es ist jede Denitrifikation an sich eine Oxydation mit gebundenem Sauerstoff.

Es empfiehlt sich, den Ausdruck „Denitrifikation" (zuerst von GAYON und DUPETIT gebraucht, 33) ausschließlich auf diejenigen Vorgänge zu beschränken, bei welchen freier N als Endprodukt der Reduktion auftritt. Daß es sich gerade hierbei weniger um die Gewinnung von N zu Zwecken der Assimilation als vielmehr um die des O für die Atmung handelt, geht schon daraus hervor, daß die Denitrifikation bei Vorhandensein von O, wobei die betreffenden Bakterien übrigens sehr gut gedeihen, sehr verzögert wird, während anaërobe Zuchten (auf Salpeter-Bouillon) äußerst energisch reduzieren. „Die Denitrifikation ist demnach als eine Art anorganischer intramolekularer Atmung zu betrachten" (JENSEN, 50 und 51). Wie sehr dabei die N-Assimilation in den Hintergrund tritt, ergibt sich zur Genüge aus dem Umstande, daß der N in geeigneten salpeterhaltigen Nährlösungen in solchen Massen frei wird, daß lebhaftes Aufschäumen stattfindet. Neben beschränkter O-Zufuhr ist das Vorhandensein reichlicher organischer Substanzen als C-Quellen (Kohlehydrate, organische Säuren) eine unerläßliche Bedingung für die salpeterzerstörende Wirksamkeit der Denitrifikationsbakterien.

GILTAY und ABERSON (35) züchteten die zuerst 1882 von GAYON und DUPETIT (33) isolierten denitrifizierenden Bakterien auf einer künstlichen Nährlösung von 2 g KNO_3, 1 g Asparagin, 2 g $MgSO_4$, 5 g Zitronensäure, 2 g K_2HPO_4, 0,2 g $CaCl_2$ und einigen Tropfen $FeCl_3$ auf 1 Liter Wasser, in der unter Luftabschluß der gesamte Nitratstickstoff freigemacht wurde. Der Prozeß erfolgte aber wesentlich rascher in Salpeter-Bouillon (Bouillon + 0,3 Proz. KNO_3). Zur C-Versorgung genügt nach JENSEN auch Zitronensäure, nicht aber Zucker, Stärke oder Glyzerin allein. Milch- und Buttersäure sind hingegen dienlich. In Traubenzuckerlösungen sah dieser Forscher Denitrifikation nur dann eintreten, wenn gleichzeitig organische Säure, Fleischextrakt, Pepton oder Bouillon dargeboten wurde. Es wurde aber von anderer Seite diesen Angaben auch widersprochen und Zucker allein als C-Nahrung für ausreichend erklärt (vergl. CZAPEK, 18, Bd. 2, p. 115).

In bezug auf die Frage, welche Nitrate überhaupt von den Denitrifikationsmikroben angegriffen werden, haben AMPOLA und ULPIANI (4) angegeben, daß dies bezüglich aller Alkali- und Erdalkalinitrate gilt, dagegen trat keine Zersetzung ein bei den Nitraten von Fe, Mn, Th, Yt, Ag (giftige Wirkung der Kationen?). Denitrifiziert wurde auch der Salpetersäureäthylester ($C_2H_5.NO_3$), nicht aber Nitromethan.

Eine Reihe von Erfahrungen weisen darauf hin, daß sich der Prozeß der Denitrifikation in zwei Phasen abspielt, von denen die erste mit der sehr weitverbreiteten Fähigkeit verschiedener Bakterienformen, Nitrate zu Nitrit zu reduzieren, übereinstimmt, während die zweite durch den Zerfall der Nitrite in N_2, H_2O und O_2 charakterisiert erscheint.

Stutzer und Burri (110) beschrieben zwei denitrifizierende Bakterien als *Bac. denitrificans I* und *II* (später als *Bacterium denitrificans* und *Bacterium Stutzeri* bezeichnet), die eine auffallende Verschiedenheit zeigten; „während *Bact. Stutzeri* ganz wie die von Gayon und Dupetit und von Giltay und Aberson gezüchteten Bakterien den Salpeter ohne Zusammenwirken mit anderen Bakterien spalten konnte, zeigte *Bact. denitrificans* diese Eigenschaft nur in symbiotischen Zuchten mit *Bact. coli* oder *Bac. typhi abdom.* Die Erklärung hat Weissenberg (116) gegeben, indem er fand, daß *B. denitr.* wohl Nitrit, aber nicht Nitrat zerstören kann. Wenn aber zugleich eine reduzierende Bakterienart, wie z. B. *B. coli*, anwesend ist, kommt eine Denitrifikation der Nitrate zustande, andernfalls aber nur der Nitrite.“

Unter allen Umständen sind die aus Nitrat **Nitrit**-bildenden Bakterien von den denitrifizierenden zu unterscheiden, da es sicher Formen gibt, welche Nitrate zwar zu Nitriten, diese aber nicht weiter zu reduzieren vermögen. Jensen (52) schlägt für diese beiden Hauptgruppen denitrifizierender Bakterien die Gattungsnamen *Denitromonas* und *Denitrobacterium* vor.

Den denitrifizierenden (reduzierenden) Bakterien in jedem Sinne entgegengesetzt sind die nitrifizierenden (oxydierenden) Mikroben, die hier vor allem deswegen interessieren, weil sie rein anorganisch ernährt werden können und sowohl den C wie den N aus kohlensaurem Ammoniak zu beziehen im stande sind.

„Die oft massenhafte Entstehung von Salpeter in der Natur an Orten, wo organische Stoffe in größerer Menge der Zersetzung anheimfallen, wurde bereits von Glauber im Zusammenhang mit den Zersetzungen der Tier- und Pflanzenstoffe gebracht. Als sich die wissenschaftliche Chemie im 19. Jahrhundert mit der Salpeterbildung zu beschäftigen begann und man auch das Auftreten und die Bildung der Salpetersäure im Ackerboden, deren Abhängigkeit von klimatischen Einflüssen, die Entstehung großer Ablagerungen von ($NaNO_3$) in den Bereich der Untersuchungen zog, waren die Ansichten geteilt.“ (Lafars Handbuch, II.) Daß der Salpeter des Bodens auf Kosten des NH_3-Stickstoffes und des Luftsauerstoffes entsteht, hatte bereits Davy (1814) ausgesprochen, und Liebig hatte die Oxydation des NH_3 zu HNO_3 ausführlich begründet. Daß es sich aber hierbei um biologische Vorgänge handelt, die mit der Lebenstätigkeit von Mikroorganismen aufs engste zusammenhängen, wurde 1878 von Schloesing und Müntz (104) wahrscheinlich gemacht, indem sie zeigten, daß die Salpeterbildung beim Durchleiten von NH_3-haltigen Abfallwässern durch Röhren, welche mit Quarzsand und etwas Kalk gefüllt waren, aufhörte, wenn der Röhreninhalt mit Chloroformdämpfen geschwängert wurde. Ebenso konnte festgestellt werden, daß Ackererde durch Erhitzen auf 100° C das Nitrifizierungsvermögen verliert, aber wiedergewinnt, wenn sie mit etwas Wasser befeuchtet wurde, in dem man 1 g Ackererde verteilt hatte. Da sich außerdem herausstellte, daß gewisse Schimmelpilze und Mycodermen (*Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Mucor mucedo* u. a.), die erfahrungsgemäß eine energische Oxydation organischer Körper bedingen, Salpeter nicht bilden, so ergab sich der Schluß, daß die Funktion, gebundenen N zu nitrifizieren, nicht allen Organismen zukommt, welche die Verbrennung organischer Stoffe vermitteln, sondern eine spezielle Eigenschaft einer besonderen Gruppe von Wesen zu sein scheint. Doch gelang es erst Winogradsky 1890 (118 und 119), die betreffenden Bakterienformen durch Reinzucht zu isolieren. Es stellte sich zunächst heraus, daß die betreffenden Organismen außerordentlich empfind-

lich gegen organische Substanzen sind, welche für die meisten anderen Bakterienformen die trefflichsten Nährstoffe bilden. Sie wuchsen vor allem gar nicht auf Gelatine, und auch eine Nährlösung, welche außer Aschensalzen, NH_4Cl und als C-Quelle weinsaures Kali enthielt, ließ bei Infektion mit Erde keine befriedigende HNO_3-Bildung erkennen. Dagegen gibt eine Flüssigkeit, die auf 1 Liter reines Wasser 1 g $(NH_4)_2SO_4$ und 1 g KH_2PO_4 enthielt und unter Zusatz von je 0,5—1 g basischem $MgCO_3$ zu je 100 ccm in Kolben verteilt war, schon am 4. Tag nach der Infektion mit Diphenylamin (0,05 g in 10 ccm konzentrierter H_2SO_4 gelöst, vergl. DETMER, Praktikum, p. 58) eine gute Reaktion, die sich nach weiteren 2 Tagen zur Farbe blauschwarzer Tinte steigerte; nach 14 Tagen war alles NH_3 verschwunden. Zur Zeit der lebhaftesten Nitrifikation konnte WINOGRADSKY in der Flüssigkeit neben einem *Oidium* und einem Sproßpilz 3 verschiedene Bakterien und vorübergehend auch lebhaft schwärmende ovale Organismen nachweisen, welch letztere stets auch in reichlichster Menge die am Boden liegende Schicht von $MgCO_3$ oder $CaCO_3$ durchsetzen und dieselbe durch Zoogloeabildung in eine graue gelatinöse Masse verwandeln. Wenn man von dieser Zoogloea mit einem Kapillarrohr ein kleines Stück in frische Flüssigkeit überträgt, so ist die Nitrifikation schon nach 24 Stunden nachweisbar. Die erwähnten begleitenden und, wie sich zeigte, nicht nitrifizierenden Organismen ließen sich durch Anwendung von Nährlösungen, welche von organischen Substanzen absolut frei waren, ausschließen. Es gelang so schließlich WINOGRADSKY, jene allein nitrifizierenden, d. h. NH_3 zu salpetriger Säure oxydierenden ellipsoidischen Organismen, wenn auch nicht völlig sicher, rein zu kultivieren und er schlug vor, dieselben ihrer rundlichen Form wegen als *Nitromonas* zu bezeichnen.

Die Erfahrung lehrt, daß es am vorteilhaftesten ist, als Ammonsalz das Ammonsulfat zu gebrauchen, wobei man die Konzentration nicht über 2—2,5 ‰ hinaus steigern darf. Als kohlensaure Base nimmt man am besten bas. kohlensaure Magnesia im Verhältnis von ca. 1 g auf je 0,1 g des Ammonsalzes. Mit Kreide geht die Nitrifikation, besonders zu Anfang, langsamer. Noch minder empfehlenswert ist eine lösliche Base wie Soda. Die von WINOGRADSKY am meisten gebrauchten Nährlösungen zu Nitrifikationsversuchen hatten folgende Zusammensetzung:

1.		2.		3.	
$(NH_4)_2SO_4$	1 g	$(NH_4)_2SO_4$	2—2,5 g	$(NH_4)_2SO_4$	2 g
Kaliumphosphat	1 „	Kaliumphosphat	1 „	Kaliumphosphat	1 „
Brunnenwasser	1 l	$MgSO_4$	0,5 „	$MgSO_4$	0,5 „
Bas. kohlens. Magnes. im Ueberschuß		$CaCl_2$	Spuren	NaCl	2 „
		Aq. destill.	1 l	Eisenoxydul	0,4 „
		Bas. kohlens. Magnes. im Ueberschuß		Aq. destill.	1 l
				Bas. kohlens. Magnes. im Ueberschuß	

Solche Lösungen wurden dann mit etwa 1 g Erde geimpft, worauf nach Tagen, manchmal aber auch erst nach Wochen die Nitrifikation nachweisbar wird. Regelmäßig wird zunächst aller verfügbare NH_3-N in Nitrit-N verwandelt, worauf dann erst die Nitrit-Oxydation beginnt, bis schließlich nur Nitrat vorhanden ist. Es hat sich später herausgestellt, daß beide Wirkungen durch verschiedene Organismen bedingt werden und daß es demgemäß Nitrit- (Nitroso-) und Nitrat- (Nitro-) Bakterien gibt. WINOGRADSKY gelang es, beide Stufen des natürlichen Nitrifikationsprozesses dadurch vollkommen zu trennen, daß er die Züchtung bei Ausschluß von NH_3 in Nitritlösungen:

Natriumnitrit (Na. nitros. puriss. Merck)	1 g
Kaliumphosphat	0,5 „
$MgSO_4$	0,3 „
Na_2CO_3	0,5 „
NaCl	0,5 „
Aq. destill.	1 Liter

oder mit Nitrit-Agar als festem Nährboden in folgender Mischung:

Natr. nitros. puriss.	2 g
Soda (wasserfrei)	1 „
Kaliumphosphat	Messerspitze
Agar-Agar	15 g
Flußwasser	1 Liter

vornahm. „Beimpfte man eine solche Lösung mit Erde, so wurde schon nach einigen Tagen eine Nitritoxydation bemerkbar, und nach etwa 2 Wochen war das Nitrit verschwunden. Machte man davon Ueberimpfungen in eine frische Lösung gleicher Zusammensetzung, so war meist schon in der 2. Generation die Fähigkeit, NH_3 zu oxydieren, verloren. Denn beimpfte man davon reichlich die gewöhnliche Ammonlösung, so blieb regelmäßig jede Nitrifikation aus" (Winogradsky). Daß die Nitratation in ammoniakalischen Nährlösungen erst beginnt, wenn die Nitritation ganz beendet ist, und bei immer erneutem Zusatz von Ammoniak überhaupt nicht beginnt, erklärt sich leicht aus dem Umstande, daß Ammonsalze auf die Entwicklung des Nitratationserregers hemmend wirken.

Unzweifelhaft gibt es eine ganze Anzahl nahe verwandter, aber doch morphologisch unterscheidbarer Nitritbildner, deren Isolierung Winogradsky mit Erfolg versuchte und zwar teils unter Anwendung flüssiger, teils fester Nährböden.

Als eines sehr geeigneten festen Nährbodens bediente er sich, da organische Substanzen (Gelatine) von vornherein ausgeschlossen waren, der von Kühne seinerzeit vorgeschlagenen Kieselsäuregallerte. Dem Prinzipe nach wird eine durch Dialysieren eines Gemisches von Wasserglas (K- oder Na-Wasserglas) und HCl erhaltene wässerige Kieselsäurelösung verwendet. Um daraus einen festen Nährboden für den Nitritbildner zu gewinnen, sind folgende 4 Flüssigkeiten erforderlich:

I.		II.	III.	IV.
Ammon. sulfur.	3 g	$FeSO_4$ 2-proz. Lösung	Kochsalzlösung gesättigt	Magnesiamilch (Aufschwemmung von $MgCO_3$)
K_2HPO_4	1 „			
$MgSO_4$	0,5 „			
Aq. destill.	100 „			

50 ccm der Kieselsäurelösung werden in einem Kölbchen mit 2,5 ccm der I. und 1 ccm der II. Lösung versetzt. Von III wird nur ein kleiner Tropfen ganz zuletzt in jede fertig gegossene Platte gebracht. Ueber die Herstellung von Kieselplatten vergl. besonders Beijerinck (7, p. 38). Mg-Milch setzt man so viel zu, daß das Gemisch ein milchiges Aussehen bekommt. Zur Beimpfung wird der Kieselsäurelösung zugleich mit den Salzen eine Oese voll einer guten Zucht des Nitritbildners beigemischt. Bequemer als die Kieselsäuregallerte erwies sich als fester Nährboden Nitrit-Agar.

Zur Reinzucht der Nitratationsbakterien benutzte Winogradsky die oben erwähnte Nitritnährlösung oder das Nitrit-Agar.

Auf geeigneten Nährböden bildete der Nitratbildner (*Nitrobacter, Nitromonas*) mikroskopisch kleine, völlig einförmige Kolonien, die unregelmäßig rundlich, sehr scharf konturiert, sehr stark lichtbrechend und farblos erschienen, in enormer Zahl. Das Wachstum war immer äußerst langsam. Während der ersten Woche sieht

man von Entwicklung in der Regel gar nichts. „Vor 10 Tagen kann nur ein geübtes Auge in den kleinsten, stark lichtbrechenden Körnchen die jungen Kolonien erkennen. Nach 2 Wochen haben die inneren Kolonien der Platten das Aussehen von runden, ovalen, eckigen, herz- oder linsenförmigen Körperchen, deren Durchmesser 30—50 μ, selten mehr mißt. Wenn die Nitritreaktion ganz verschwunden ist (nach 3—4 Wochen), zeigen die Kolonien keine Wachstumserscheinungen mehr. Morphologisch ist der Nitratbildner am besten charakterisiert durch sein geringes Färbungsvermögen. Bei Anwendung von wässerigen Anilinfarben (besonders Gentiana) kann man in einer unreinen Kultur zwischen gefärbten Stäbchen und Kokken sehr kleine farblose Zellchen massenhaft finden, welche gerade dem Nitratbildner angehören. Dieselben besitzen eine Schleimhülle, wie schon BURRI und STUZER angegeben haben. Karbolfuchsin färbt nur die Stäbchen, ohne die Hüllen irgendwie hervortreten zu lassen und deshalb fallen dann die ersteren durch ihre außerordentliche Kleinheit auf. Sie messen in der Länge unter 1 μ und sind nur etwa 0,3—0,4 μ dick". Der oben erwähnte, von WINOGRADSKY zuerst isolierte ellipsoidische Organismus (*Nitrosomonas*) ist nicht ein Nitrat-, sondern der Nitritbildner. Der Nitratbildner bildet keine beweglichen Formen (Schwärmer), die für den Nitritbildner so charakteristisch sind.

Nach einer vorläufigen Mitteilung von KASERER (55) gehören noch viele andere Bakterien zu dieser Gruppe. Unter anderem beschreibt er einen *Bacillus nitrator* (*Nitrosomonas nitrator*), der Ammoniumkarbonat direkt zu HNO_3 oxydiert, und einen *Bac. azoto-fluorescens*, der dieses Salz nur bis zum elementaren Stickstoff unter gleichzeitiger Bildung von Ameisensäure oxydiert. Beide Bakterien sind beweglich und vermögen auf Gelatine zu wachsen.

Es steht nach den Untersuchungen WINOGRADSKYS über jeden Zweifel fest, daß sowohl die Nitrit- wie die Nitrat-bildenden Organismen normal wachsen und ihre spezifische Wirkung in einem Medium ausüben, welches keine Spur von organischen C-Verbindungen enthält. Daraus folgt aber mit Notwendigkeit der Schluß, daß dieselben die Fähigkeit besitzen müssen, CO_2 zu assimilieren, ähnlich wie grüne Pflanzen, aber offenbar durch einen vom Lichte unabhängigen Prozeß. WINOGRADSKY konnte in der Tat die allmähliche Anreicherung der Nährlösungen an organisch gebundenem C direkt nachweisen. HUEPPE (46) verglich den Ernährungsvorgang bei *Nitromonas* mit einer „Chlorophyllwirkung ohne Chlorophyll" und glaubt, daß der aus der CO_2 frei werdende O direkt zur Oxydation des NH_3 verwendet wird. GODLEWSKY prüfte noch einmal die Richtigkeit der Angabe WINOGRADSKYS, daß sich die nitrifizierenden Organismen ohne jede Spur von organischen C-Verbindungen entwickeln können. Da vielleicht Luftstäubchen als C-Quelle dienen konnten, so leitete er die Luft vorher durch H_2SO_4 und Kalipermanganat. Die Nitrifikation ging ganz normal vor sich, dann aber nicht, wenn die Luft durch KOH-Lauge von CO_2 befreit worden war. GODLEWSKY zieht daraus den Schluß, daß die von den Salpeterbildnern verwendete CO_2 nicht aus den Karbonaten, sondern aus der umgebenden Luft stammte. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß nach späteren Versuchen von WINOGRADSKY und OMELIANSKY (119) die Darreichung von Alkalikarbonat (Na_2CO_3) **neben** freier CO_2 sich als unentbehrlich herausgestellt hat, wobei das Na_2CO_3 nicht allein durch seine alkalische Reaktion eine Rolle spielt, da es durch NaOH nicht ersetzt werden kann. Alle Versuche, die CO_2 durch organische Nähr-

stoffe zu ersetzen, schlugen fehl. Gibt man den Zuchten der Nitritbildner neutrale Karbonate und kleine Mengen (0,2 Proz.) von Glukose, Pepton oder Glyzerin bei, hält sie aber streng kohlensäurefrei, so kommt niemals Entwicklung oder Nitrifikation zustande, ja „es wird durch die Anwesenheit gerade der besten der organischen Nährstoffe die Entwicklung des **Nitrit**bildners schon bei geringen Konzentrationen gehemmt bezw. gänzlich aufgehoben" (Winogradsky), und zwar ist dies in um so höherem Grade der Fall, „je komplizierter, zersetzbarer und für die Mehrzahl der Mikroben assimilierbarer das Molekül einer organischen Substanz ist". Die nitrifikationswidrige Wirkung von Pepton und Glukose ist demgemäß größer als die entwicklungshemmende Wirkung mancher Antiseptica. Ebensowenig wie der C kann der N der Proteïnkörper, Amide, sowie der Amine von den nitrifizierenden Bakterien ausgewertet werden, vielmehr erstreckt sich die oxydierende Tätigkeit des Nitritbildners ausschließlich auf Ammoniak-N, wie die der Nitratbildner auf den N der Nitrite. Für diese letzteren ist die Anwesenheit organischer Substanzen in viel geringerem Grade schädlich als für die die Nitritation vermittelnden Organismen. Dagegen übt das Ammon auf die **Nitrat**bildner, wie schon erwähnt, einen höchst schädlichen Einfluß, und es übertrifft das Ammoniak in dieser Beziehung die kräftigsten Antiseptica. Ohne allen Zweifel sind die Untersuchungen Winogradskys sehr geeignet, betreffs unserer Vorstellungen von Nährstoffen oder Giftwirkungen zur Vorsicht zu mahnen. „Alle diese unerwarteten Tatsachen", sagt er mit Recht, „beweisen aufs neue, wie tiefgehende Unterschiede der physiologischen Eigenschaften in der Mikrobenwelt vorhanden sind. Sie sind es bis zu dem Grade, daß die Nahrungsbedürfnisse oder im allgemeinen die Lebensbedingungen fast diametral entgegengesetzt sein können. Die für die eine Art besten Verhältnisse können für eine andere geradezu verderblich sein, und dieselbe Substanz kann bald das beste Nährmittel, bald ein gleichgültiger Stoff, bald endlich ein kräftiges Antisepticum sein." Der Zucker, der so allgemein als hervorragender Nährstoff gilt, übertrifft in seiner schädlichen Wirkung auf die Nitromonaden die Wirkung des Phenols und das NH_3 bei weitem die des Sublimates und der stärksten Antiseptica. Es sind eben, wie Czapek bemerkt, die verschiedenen Organismen in bezug auf die nährenden und giftigen Stoffe verschieden gestimmt, ähnlich wie hinsichtlich des O-Bedarfes die aëroben Wesen, und Winogradsky hat der Entdeckung des Lebens ohne O durch Pasteur ein würdiges Seitenstück zugesellt, das „Leben ohne Zucker" (Czapek, 18).

Eine ähnliche Empfindlichkeit gegen Zucker ließ sich auch bei Bakterien voraussetzen, welche in einem an organischen Nährstoffen so armen Medium, wie Quellwasser, leben. Dies zeigte sich in der Tat bei Untersuchungen, welche E. Kohn, ein Schüler Czapeks, ausführte. Manche derartige Bakterienformen werden schon durch 3—5 Proz. Glukose sehr merklich in ihrer Entwicklung gehemmt und zeigen demnach dieselbe Erscheinung wie die Salpeterbakterien, wenngleich in schwächerem Maße. Czapek faßt die quantitativ differenten Anpassungen an ein zuckerarmes Nährsubstrat als „Saccharophobie" zusammen und stellt sie der Aërophobie" der obligat anaëroben Bakterien als Gegenstück an die Seite.

Man ersieht leicht die ungeheure Bedeutung, welche der Tätigkeit der vorstehend besprochenen Bakterienformen im Haushalte der Natur zugewiesen erscheint. Sie sind es, welche in erster Linie den „Kreislauf des Stickstoffes“ ermöglichen, indem die einen (die Harnstoffbakterien) den an sich für die Ernährung der höheren Pflanzen nicht brauchbaren Harnstoff in kohlensaures Ammoniak verwandeln $[CO(NH_2)_2 + 2H_2O = (NH_4)_2 CO_3]$, das nun schon, wenigstens in manchen Fällen, assimiliert werden kann. Im allgemeinen aber wird der N seitens der höheren Pflanzen am liebsten und bisweilen ganz ausschließlich Nitraten entnommen. Den Nitrit- resp. Nitrat-bildenden Bakterien bleibt daher noch die wichtige Aufgabe vorbehalten, diese Umwandlung des NH_3-Stickstoffes im Boden zu bewirken.

I $(NH_4)_2 CO_3 + 3O_2 = CO_2 + 2 HNO_2 + 3 H_2O$ (Nitritbildung)

II $HNO_2 + O = HNO_3$ (Nitratbildung).

Dieser für die Entwicklung der Pflanzenwelt so wichtigen Kette bakterieller chemischer Prozesse scheinen nun allerdings die denitrifizierenden Bakterien entgegenzuwirken, indessen dürfte dies kaum wesentlich ins Gewicht fallen, da ihre salpeterzerstörende Tätigkeit, wie früher schon erwähnt wurde, an Bedingungen geknüpft erscheint, die in der Natur nur selten ausreichend gegeben sein dürften.

2. H zu H_2O oxydierende Bakterien.

In neuerer Zeit ist noch eine höchst merkwürdige Bakterienform bekannt geworden, welche, ähnlich wie die salpeterbildenden, CO_2 zu assimilieren vermag, sich aber dadurch ganz wesentlich von ihnen unterscheidet, daß sie den C ebenso gut oder sogar besser organischen Verbindungen entnehmen kann und daher auf fast allen gebräuchlichen Nährböden wächst. KASERER (54), welchem wir die Entdeckung dieses in der Ackererde weitverbreiteten Mikroben verdanken, nannte denselben daher *Bacillus pantotrophus* (*Hydrogenomonas* JENSEN). Es kommt aber noch ein zweiter Umstand hinzu, welcher diesem Organismus besondere Aufmerksamkeit sichert, nämlich sein Vermögen, freien elementaren Wasserstoff bei Gegenwart von O und CO_2 zu Wasser zu oxydieren.

Die ersten Beobachtungen über eine durch Mikroorganismen vermittelte Oxydation von H hat schon 1892 IMMENDORFF (48) gemacht, indem er zeigte, daß Knallgas durch bakterienhaltige frische Erde zum Verschwinden gebracht wird, was nicht geschieht, wenn die Erde vorher chloroformiert wurde. „Wenn der Analogieschluß zutrifft, schreibt IMMENDORFF, „so würde bei dem von mir beobachteten Vorgange der freie H als Respirationsmittel benutzt und Wasser als Atmungsprodukt gebildet.“

Die Reinkultur gelang KASERER mit einer mineralischen Nährlösung von folgender Zusammensetzung:

K_2HPO_4	0,05	Proz.
$MgSO_4$	0,02	„
NH_4Cl	0,1	„
$NaHCO_3$	0,05	„
$FeCl_3$	Spuren	

auf Kieselsäureplatten, unter einer Glocke, welche evakuiert und mit einer Mischung von 3 Teilen H und 1 Teil CO_2 beschickt wurde. Bei 28—30° C wuchsen auf den aus einer flüssigen Reinkultur oder von Gelatine geimpften Platten nach einigen Tagen dicke, hellgelbe Strichkolonien heran. Sauerstoff ist unentbehrlich, doch ist der Bedarf offenbar ein sehr geringer, da unter den erwähnten Umständen,

die im unreinen H und der CO_2 enthaltenen, sowie die am Glase usw. adhärenten O-Mengen vollständig genügten. (Der Bacillus ist im Sinne Beijerincks „mikroaërophil".)

Die mikroskopische Untersuchung zeigt sehr kleine monotriche Kurzstäbchen von 1,2—1,5 μ Länge. Ist der Mikrobe einmal auf der Kieselsäureplatte angewachsen, so wächst er auch in Knallgas mit nur wenig CO_2 weiter, nur zum Anwachsen ist unbedingt eine im Verhältnis zur O-Menge beträchtliche CO_2-Menge erforderlich.

Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß die CO_2-Assimilation nur dann erfolgt, wenn keine organischen C-Quellen vorhanden sind, andernfalls werden nur diese ausgenützt. Dies ist um so auffallender, als wir in den nitrifizierenden Bakterien das Vermögen CO_2 zu assimilieren, mit einer vollkommenen Unfähigkeit, sich organisch zu ernähren, verbunden fanden.

Einiges Licht fällt auf das so sehr abweichende Verhalten des *Bacillus pantotrophus*, wenn man die besondere Art der CO_2-Assimilation berücksichtigt. Kaserer glaubt nämlich zeigen zu können, daß diese Mikrobe befähigt ist, H und CO_2 zu Formaldehyd zu vereinigen und dieses als Nährstoff zu verwenden, ein Vorgang, der sich etwa durch folgende Gleichung ausdrücken läßt:

$$CO\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + 2\,H_2 = CO\begin{matrix}H\\H\end{matrix} + 2\,H_2O$$

Der Nachweis von Formaldehyd gelang Kaserer in flüssigen Kulturen, welche in Glaskölbchen hergestellt waren; außer der geimpften mineralischen Nährlösung enthielten dieselben ein Gasgemisch aus CO_2, H und O im Verhältnis von 1:2:$1^1/_2$. Nach etwa 2 Wochen ist es dann möglich, in der Flüssigkeit Formaldehyd nachzuweisen, freilich nur in überaus geringen Mengen. Bei Beimpfung von mineralischen Nährlösungen, welche mit sehr kleinen Mengen Formaldehyd (1:25000 bis 35000) versetzt waren, zeigte sich, daß *B. pantotrophus* tatsächlich diesen Körper als C-Quelle zu verwenden vermag, denn die Aldehydreaktion verschwand nach mehreren Tagen, während sie in bacillenfreien Kontrollproben erhalten blieb. Da nun mit der Assimilation des Aldehyds zugleich die Assimilation organischer Nahrung erwiesen zu sein scheint, ist gleichzeitig die Erklärung gegeben, warum der seltsame Organismus auch unschwer auf allen gebräuchlichen Nährböden zur Entwicklung zu bringen ist.

In der Folge fanden die Resultate Kaserers durch Untersuchungen von Nabokich und Lebedeff (79) im wesentlichen Bestätigung. Um nitrifizierende Organismen völlig auszuschließen, ersetzten die genannten Autoren in der mineralischen Nährlösung das Ammoniumsalz durch Nitrat. Die Lösung, die im Liter Wasser

0,5 g Na_2HPO_4
2,0 „ KNO_3
0,2 „ $MgSO_4$
1,0 „ $NaHCO_3$
Spur Fe_2Cl_6

enthielt, wurde zu 100—150 ccm in große Glaskolben (etwa 1 Liter Kapazität) gebracht und mit Erdpartikelchen geimpft. Hierauf wurde der Hals des Kolbens zugeschmolzen und nach dem Evakuieren von einem Seitenrohr her mit CO_2-haltigem Knallgas gefüllt. Dieses Gasgemisch wurde nach und nach völlig aufgezehrt, so daß in allen Kulturen (nach 25—30 Tagen) immer ein volles Vakuum gefunden wurde, was sich nur unter der Voraussetzung erklären läßt, daß in den Kolben außer H-Bakterien, welche H zu Wasser verbrannten und CO_2 zerlegten, keine anderen Mikroorganismen sich entwickelt haben konnten.

Auch Niklewsky (83) hat aus Leipziger Erdboden ein dem *B. pantotrophus* entsprechendes H-oxydierendes Bakterium gezüchtet. Er fand, daß die betreffen-

den Bakterien auf mineralischer Nährlösung eine üppige Kahmhaut bildeten und Wasserstoff intensiv oxydierten (bis zu 0,13 ccm Knallgas pro Stunde und pro 1 ccm Kahmhaut), wodurch die zur Bildung der ersteren nötige Betriebsenergie geliefert wird. Freie CO_2 kann durch Karbonat nicht ersetzt werden.

3. CO-assimilierende Bakterien.

Der Reihe merkwürdiger Bodenbakterien schließt sich ein zuerst von Beijerinck und van Delden (7) gezüchteter Bacillus an, der im Laboratorium in rein mineralischen Nährlösungen und auf Kieselsäureplatten in Form trockener, schwer benetzbarer Häute wächst, die aus äußerst kleinen unbeweglichen Bakterien bestehen. Als C-Quelle schien er mit Spuren eines in der Luft vorhandenen Stoffes zufrieden zu sein, und Beijerinck nannte ihn dieser Anspruchslosigkeit wegen *Bacillus oligocarbophilus*. Die Entwicklung desselben schien nun merkwürdigerweise nur in der Laboratoriumsluft gut vonstatten zu gehen, viel schlechter oder gar nicht aber in freier reiner Luft. Auch Kaserer hat diesen Bacillus in seinen Rohkulturen H-oxydierender Bodenbakterien fast regelmäßig gefunden und gelangte auch schließlich zur Aufklärung seiner höchst merkwürdigen Ernährungsverhältnisse. Im direkten Gegensatz zu *Bac. pantotrophus* verhält er sich organischen Substanzen gegenüber völlig ablehnend und vermag auch CO_2 nicht zu assimilieren; dagegen besitzt er die bisher einzig dastehende Fähigkeit, **CO** als C-Quelle zu benutzen.

Kaserer (54) konnte den Mikroben in Reinkultur auf Kieselsäureplatten unter Glocken heranziehen, die mit einem Gemenge aus CO- und Luft und außerdem mit KOH-Lauge beschickt waren, um die entstehende CO_2 zu absorbieren.

Die Tatsache, daß *Bac. oligocarbophilus* CO als Stoff- und Energiequelle zu verwenden vermag, steht mit dem von Beijerinck und van Delden beobachteten Verhalten desselben in voller Uebereinstimmung. Denn die Luft des Laboratoriums enthält immer bedeutende Mengen CO infolge der unvollkommenen Verbrennung des Leuchtgases.

4. CH_4-assimilierende Bakterien.

Das Vorkommen eines CO-assimilierenden Organismus im Boden erscheint um so auffallender, wenn man berücksichtigt, daß in der Luft außerhalb der Städte keine irgend erheblichen CO-Mengen gefunden werden. Es kann das auch nicht überraschen, wenn man den relativ geringen Umfang der Bildung von CO durch unvollkommene Verbrennung berücksichtigt. Dagegen entsteht eine andere einfache Verbindung des C, das Sumpfgas CH_4 (Methan), in ungeheuren Mengen in der Natur, und sind Bakterien hierbei in erster Linie beteiligt. Da dieses Gas außerdem eine feste, sehr beständige Verbindung darstellt, so muß sein fast völliges Fehlen in der Atmosphäre immerhin als auffallend bezeichnet werden, und der Gedanke, daß bei seinem Verschwinden ebenso wie bei seinem Entstehen Bakterien beteiligt sein könnten, drängt sich um so eher auf, als bei der Oxydation von CH_4 zu CO_2 und Wasser eine nicht unerhebliche Energiemenge frei wird.

Es gelang nun in der Tat Söhngen (106), im Boden, sowie in Jauche oder Grabenwasser Bakterien aufzufinden, welche Methan als C-Nahrung und Energiequelle gebrauchen (*Bacillus methanicus*).

Zur Reinzucht diente wieder eine rein mineralische Nährlösung, welche in

100	g	Aqu. destill.
0,05	„	K_2HPO_4
0,1	„	$MgNH_4PO_4$ 6 Aq.
0,01	„	$CaSO_4$

enthielt und in einem Glaskolben den Boden etwa 1 cm hoch bedeckte. Der übrige Raum wurde mit einem Gemisch von O und Methan angefüllt. Nach 2—4 Tagen entsteht an der Oberfläche der Flüssigkeit eine rasch an Dicke zunehmende rötlichbraune Haut, die der Hauptsache nach aus einer einzigen Bakterienart besteht von der Form kurzer dicker Stäbchen von 4—5 μ Länge, welche nachweislich das Methan verschwinden lassen und eine entsprechende Menge CO_2 erzeugen.

5. Die N-fixierenden Bakterien.

1) *Clostridium.* Ein unerschöpflicher Vorrat von N, freilich in ungebundenem Zustande, liegt in der atmosphärischen Luft, der den Pflanzen nicht nur in dieser, sondern auch im Wasser gelöst geboten wird. Bis in die neuere Zeit galt in der pflanzlichen Ernährungslehre der von Boussingault aufgestellte Satz, daß der freie N für Pflanzen bedeutungslos sei, indem er von ihnen nicht assimiliert werden könne. Es ist nun aber neuerdings gezeigt worden, daß dies dennoch geschieht, und zwar in erster Linie von seiten einiger Bakterien, die entweder für sich im Boden leben oder mit höheren grünen Pflanzen vergesellschaftet sind.

Schon Berthelot hatte beobachtet, daß sehr N-arme Bodenproben einen merklichen Zuwachs an N gewinnen, wenn sie längere Zeit unter Verhältnissen aufbewahrt werden, wo nur gasförmiger N zutreten kann, und daß diese Anreicherung gänzlich fehlt, wenn die Proben vorher durch Erhitzen auf 100° sterilisiert werden. Der Erfolg bleibt aus bei niederer Temperatur, tritt aber sonst sowohl in geschlossenen Gefäßen, wie in freier Luft ein und ist im Dunkeln mehr ausgeprägt, als im Lichte. Es war hierdurch die Mitwirkung lebender Organismen bei jenen Vorgängen, durch welche N fixiert wurde, erwiesen. Berthelot machte auch bereits den Versuch, dieselben zu isolieren und in künstlichen Kulturmedien zu züchten, um ihre Eigenschaften näher zu studieren.

Ziemlich gleichzeitig mit Berthelot hatte sich auch Winogradsky (118) die Aufgabe gestellt, die betreffenden Bakterienformen zu isolieren. Als Kulturflüssigkeit benützte er Lösungen von Mineralsalzen und sehr reiner Dextrose, welche absolut N-frei waren. In 1000 g Wasser waren enthalten:

Kaliumphosphat	1	g
$MgSO_4$	0,5	„
NaCl, $FeSO_4$	0,01—0,02	„

Zu je 100 ccm dieser Lösung wurden 2—4 g Glykose und $CaCO_3$ im Ueberschuß hinzugefügt und dann ein Spur Erde ausgesäet. Die Kulturgefäße standen unter einer hermetisch schließenden Glasglocke, durch welche ganz reine Luft strich. Solche Kulturen zeigen bald ganz konstante Eigenschaften. Man beobachtet regelmäßig eine Gasentwicklung, die Bildung einer Säure (Buttersäure) und die Bildung warzenförmiger Zoogloeamassen, die durch Gasblasen aufgebläht erscheinen, solange noch Zucker in der Lösung zur Verfügung steht. Es ließen sich drei Arten von Mikroben in denselben unterscheiden: 1) ein *Clostridium*, welches vorherrscht, 2) ein sehr feiner Bacillus in langen welligen Fäden, 3) ein großer Bacillus (2 μ) in langen gegliederten Fäden. Es stellte sich heraus, daß nur das *Clostridium*

die Fähigkeit besitzt, den Zucker unter Buttersäureentwicklung zu zersetzen und gleichzeitig freien N zu assimilieren, während die beiden anderen Formen für sich in derselben N-freien Nährlösung nicht zu wachsen vermögen. Sie sind in ihrer Existenz auf das Vorhandensein von *Clostridium* angewiesen; Spuren von NH_3 reichten aber hin, um eine ziemlich kräftige Vegetation derselben hervorzurufen. Keiner von beiden gab Gas oder Buttersäure, welche in allen Versuchen stets sichere Symptome der Assimilation des gasförmigen N waren.

Der charakteristische Bacillus *Clostridium* hat die Gestalt zylindrischer Stäbchen (1,2 μ breit und 2—4mal so lang); vor der Sporenbildung nimmt er die Form einer langen Ellipse an und wird mit Ausnahme der beiden Pole durch Jod blauschwarz gefärbt. In gleicher Nährlösung, die sich in den einzelnen Versuchen nur dadurch unterschied, daß die Menge der zugesetzten Glykose variierte, und daß entweder gar kein gebundener N oder verschiedene, aber immer nur sehr kleine Mengen von Ammonsulfat beigefügt wurden, erschien der N-Gewinn am Ende des Versuches, nach völliger Zerlegung des Zuckers im allgemeinen proportional der Menge des letzteren. Je einem Gramm zersetzter Glykose entsprachen 0,0025—0,003 g N.

Was nun die Isolierung des N-fixierenden *Clostridium* betrifft, so gelang dieselbe in luftleeren, zugeschmolzenen Röhren auf Mohrrübenschnitten, nachdem WINOGRADSKY aus dem Auftreten von Buttersäure auf die Vermutung gekommen war, es könnte sich hier um einen anaëroben Bacillus handeln. In zuckerhaltiger Nährflüssigkeit, die in dünner Schicht der Luft ausgesetzt war, wuchs das isolierte *Clostridium* nicht weiter. Wenn man aber die beiden anderen Bacillen zusetzte, oder gewisse Schimmel, so entwickelte sich der spezifische Bacillus kräftig. Offenbar haben hier die aëroben Mikroorganismen den O der Luft verbraucht und so die Entwicklung des anaëroben Bacillus ermöglicht. Dies erklärt auch das scheinbare Paradoxon, daß der N-Bacillus in dem so gut durchlüfteten Boden gedeiht, er lebt eben hier nur in Gemeinschaft mit starken O-Verzehrern. Es handelt sich also um eine besondere Art von „Symbiose" zwischen verschiedenen Mikroorganismen.

Die Fixierung des N durch diese Mikroben in Reinkultur erhält man am schönsten, wenn man die zuckerhaltige Flüssigkeit ohne gebundenen N entweder in wenig tiefer Schicht und in Berührung mit einer Atmosphäre von reinem N anwendet, oder noch besser einen Strom von reinem N fortdauernd durch die Kulturgefäße leitet. Das Wachsen des Bacillus ist dann ein sehr energisches. In Bouillon oder auf Gelatine wächst er nach WINOGRADSKY nicht, was aber neuerdings von BREDEMANN (15) bestritten wurde, der ihn sowohl in Dextrosegelatine, wie in Bouillon (Pepton, Fleischextrakt, Saccharose, āā 1,0, Wasser 100) vorzüglich gedeihen sah. Als festen Nährboden fand BREDEMANN Nähragar am besten geeignet (Dextrose 1,0 Proz., Pepton WITTE 1,2 Proz., LIEBIGS Fleischextrakt 0,8 Proz., NaCl 0,2 Proz. und 1,6 Proz. Agar).

Man hat es bei diesem von WINOGRADSKY als *Clostridium Pasteurianum* bezeichneten Mikroben mit einem Organismus zu tun, welcher anaërob im Zustande völliger Reinheit den freien N der Luft zu assimilieren und sich daher in einem Medium zu entwicken vermag, welches absolut frei ist von den geringsten Spuren gebundenen Stickstoffes. Notwendige Vorbedingung des Gedeihens ist unter allen Umständen das reichliche Vorhandensein von Zucker, welcher während der Entwicklung des *Clostridium* in Buttersäure, Essigsäure,

CO_2 und H gespalten wird, welches letztere zuweilen 70 Proz. der entwickelten Gase ausmacht.

Sehr charakteristisch ist die Fähigkeit dieser Bakterienform, Reservestoffe zu speichern in Form von Glykogen (Bakterienglykogen) und einer mit Jod sich bläuenden, bisher gewöhnlich als Granulose bezeichneten Substanz, für die A. Meyer (72), um anzudeuten, daß sie wahrscheinlich nicht mit Stärke identisch ist, den Namen „Iogen“ vorschlug. Diese Fähigkeit teilt das *Cl. Pasteurianum* mit einer Anzahl anderer anaëroben Bakterienformen, die bisher als *Amylobacter* und *Granulobacter* beschrieben wurden. Nach einer außerordentlich eingehenden vergleichend-morphologischen und physiologischen Untersuchung einer ganzen Anzahl dieser Formen (*Cl. Pasteurianum, Cl. americanum, Bac. amylobacter, Bac. saccharobutyricus, Granulobacter butyricum, Gr. pectinivorum* etc.) gelangte Bredemann (15) zu dem überraschenden Ergebnis, daß sie alle identisch sind und zu der Species *Bacillus amylobacter* zusammengefaßt werden müßten. Von besonderer Wichtigkeit ist der Nachweis, daß sie auch alle die Fähigkeit besitzen, freien N zu binden. War dieselbe in einem gegebenen Falle verloren gegangen, so erwies sich als besonders günstiges Mittel zur Regeneration die Kultur auf Erde.

2) *Azotobacter.* In der Folge beschrieb Beijerinck (6) noch zwei weitere N-fixierende Mikroben, die er in die neue Gattung *Azotobacter* rechnet: *A. chroococcum* mit rundlichen unbeweglichen Zellen und den lebhaft beweglichen *A. agilis.* Beide Formen bedürfen Spuren von N-Verbindungen, wenn sie wachsen sollen, während in möglichst N-freien Nährlösungen das Wachstum bald aufhört. Sie gehören demnach zu den von Beijerinck als „oligonitrophil“ bezeichneten Bakterien, d. h. solchen, welche in Nährsubstraten „ohne absichtlich zugefügte N-Verbindungen, aber auch ohne daß Fürsorge getroffen wird, um die letzten Spuren solcher Verbindungen zu entfernen“, leben können.

Beijerinck fand *A. chroococcum* stets vergesellschaftet mit einer anderen Bakterienform (*Bacillus radiobacter*), von der er annahm, daß sie ebenfalls N zu fixieren vermag und durch ihr Zusammenleben mit jenem dessen Potenz zur N-Assimilation steigere. Das letztere fand Stocklasa (108) für Reinkulturen des *Azotobacter* nicht bestätigt.

Zur Herstellung solcher beimpft man mit frischer Erde eine Nährlösung, welche in 100 Teilen Leitungswasser 2 g Mannit und 0,02 g K_2HPO_4 enthält. Von den an der Oberfläche sich entwickelnden Bakterienmassen wird dann weiter gezüchtet, und man kann leicht mittels Mannitagarplatten (Zusatz von 2 g Agar zu 100 ccm der Nährlösung) Reinkulturen erhalten. Die Kolonien fallen schon nach 24 Stunden durch ihre kleisterartige Beschaffenheit auf, und werden auch durch die auftretende Braunfärbung außerordentlich charakteristisch und sofort erkennbar. Die einzelnen Zellen bieten je nach der Art der Ernährung und des Alters der Kulturen ein durchaus verschiedenes Aussehen. In sehr N-armen Substraten zeigen sich vornehmlich dicke kurze Stäbchen, die oft zu riesigen Diplokokken verbunden sind. Bei vereinzelten Zellen ist in jungen Kolonien eine langsame, durch eine polare Cilie verursachte Bewegung zu bemerken. Bei Eintritt der Braunfärbung nehmen die Bakterien an Größe ab, und ihre Form wird mehr kugelig. Beijerinck hat bereits festgestellt, daß *Azotobacter* außer Mannit eine ganze Reihe anderer organischer Stoffe als C-Quelle verwenden kann. So Propionate, Glukose, Lävulose, Galaktose, Saccharose, Maltose, gequollene Stärke, nicht aber Milchzucker; auch Glyzerin, sowie Aethylalkohol sind als Nährstoffe für *Azotobacter* nicht ungeeignet. Ferner werden noch assimiliert Butyrate, Laktate, Malate, Succinate, Acetate, Citrate, nicht aber Formiate und Tartrate.

Nach STOCKLASA erweist sich Arabinose als der vorzüglichste Nährstoff, und da sich unter den ihr an Nährwert zunächst stehenden Zuckerarten auch die Xylose befindet, so schließt er, daß diese Pentosen im Boden eine der wichtigsten C-Quellen für *Azotobacter* bilden. Gewisse Meeresalgen (*Fucus, Laminaria*), auf denen sich große Mengen des Bakteriums finden, sind nach STOCKLASA in der Tat sehr reich an Pentosen.

Wird dem *Azotobacter* in mannithaltiger Nährlösung $NaNO_3$ als N-Quelle geboten, so erfolgt Reduktion zu salpetriger Säure und weiter zu NH_3. Es erfolgt auch, wie die Analysen zeigen, Eiweißsynthese, aber nach einiger Zeit scheint dieser Prozeß zum Stillstand zu kommen. Es scheint daher die HNO_3 als N-Quelle für *Azotobacter* hinter dem elementaren N zurückzustehen und die Assimilation des letzteren zu hemmen. STOCKLASA hat schon früher darauf hingewiesen, daß für die Bakterien, die elementaren N assimilieren, HNO_3 keine gute N-Quelle ist und daß sie immer mit Denitrifikanten vereinigt leben, die ihnen aus der HNO_3 den elementaren N in statu nascendi liefern. Versuche mit *Azotobacter* und *Radiobacter* bestätigten diese Ansicht. Die letztere Form wirkt energisch denitrifizierend. In 4 Kulturen, in denen beide Bakterien gemeinsam in mannithaltiger Nährlösung mit wechselnden Mengen Nitrat gezüchtet wurden, verschwand der gesamte anorganische N, ohne daß N-Verlust (durch Freiwerden von elementarem N) festzustellen war. Bei Anwesenheit von reichlichen Mengen von Nitrat war nur der in diesem enthaltene N nachher in organischer Form nachzuweisen. Bei Gegenwart geringerer HNO_3-Mengen fand außerdem eine Assimilation von Luft-N statt, die um so stärker war, je weniger HNO_3 die Lösung enthielt. STOCKLASA schließt aus diesen Beobachtungen, daß *Azotobacter* den ihm durch *Radiobacter* gelieferten elementaren N assimiliert.

Als Stoffwechselprodukte wurden (in Glukosekulturen) neben CO_2 Aethylalkohol, Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Milchsäure und Wasserstoff festgestellt. STOCKLASA schreibt dem letzteren eine besondere Aufgabe bei der Bindung des elementaren N zu. Er vermutet, daß Cyanwasserstoff die Grundlage der Eiweißsynthese abgibt, und will diesen Körper „unter bestimmten Kautelen in den zerrissenen Zellen der jungen Kultur von *Azotobacter*“ nachgewiesen haben. Von der außerordentlichen Intensität, mit welcher diese Bakterien Kohlehydrate umsetzen (verbrennen), gibt der Umstand Zeugnis, daß 1 g Bakterienmasse, auf Trockensubstanz berechnet, in 24 Stunden 1,2729 g CO_2 ausatmet (STOCKLASA).

Wie in künstlichen Nährlösungen, so müssen die N-bindenden Bakterien auch im Boden organisches Nährmaterial zur Verfügung haben, und es richtet sich danach die Verbreitung derselben. STOCKLASA konnte *Azotobacter* (resp. *Radiobacter*) in allen Ackerböden, die gut bearbeitet und gedüngt worden waren, nachweisen. Nicht gefunden wurden sie in sogenannten jungfräulichen Böden, namentlich in Torfböden und in den Böden beträchtlicher Höhen. In jungfräulichen Verwitterungsböden, die eine üppige Vegetation blauer und grüner Algen aufwiesen, wurde *Azotobacter* gefunden. „Die grünen Algen liefern während der Abwicklung ihrer Lebensvorgänge den Bakterien Sauerstoff und ferner nach ihrem Absterben abbaufähige Kohlehydrate.“ Nach HEINZE (39) findet sich *Azotobacter* auch in der schwarzen Erde der jungfräulichen Böden der Nord- und Südtiroler Kalkalpen. Seine Verbreitung scheint an eine gewisse Basizität des Bodens ($CaCO_3$) geknüpft zu sein. In der Entwicklung von *Azotobacter*, die eine bestimmte Menge Erde in einer Mannit und K_2HPO_4 enthaltenden Nährflüssigkeit bewirkt, kann man geradezu einen biologischen Ausdruck für den Gehalt des Bodens an $CaCO_3$ (resp. $MgCO_3$) erhalten. Außer $CaCO_3$ kann *Azotobacter* auch Kalk aus $CaHPO_4$, sowie aus Salzen organischer Säuren gewinnen, wogegen $Ca_3(PO_4)_2$ und $CaSO_4$ nicht verwertbar scheinen. Als Phosphorsäurenahrung werden die Ka- und Na-Phosphate, sowie $CaHPO_4$ und Thomasmehl sehr leicht ausgenützt, während Triphosphat

$Ca_3(PO_4)$ schwer zugänglich ist. Nach Benecke und Keutner (10) kommt sowohl *Clostridium Pasteurianum* wie *Azotobacter chroococcum* im Schlick des Meeresgrundes sowie im Plankton der Ostsee und endlich im Süßwasserplankton vor.

3) Die Knöllchenbakterien. Wenn schon Symbiose von Bakterien untereinander bei manchen N-fixierenden Formen eine wichtige Rolle spielt, so gilt dies doch noch in ungleich höherem Grade von der merkwürdigen Vergesellschaftung gewisser höherer (grüner) Pflanzen mit derartigen Mikroben. Schon seit den ältesten Zeiten ist es bekannt, daß manche Pflanzen (wie die Leguminosen) den Reichtum an Bodendüngerstoffen steigern. Ja, es findet sich schon in verhältnismäßig früher Zeit sogar die Ansicht, wenn auch nur vermutungsweise, ausgesprochen, daß jene Pflanzen den N aus der Atmosphäre zu binden vermögen.

So bemerkt Davy schon 1814: „Erbsen und Bohnen scheinen in allen Fällen sehr geeignet, einen Boden für Weizen zuzubereiten, und in manchen reichen Gegenden, wie in dem aufgeschwemmten Erdreiche von Parret (am Fuße der südlichen Dünen in Sussex) werden eine Reihe von Jahren hindurch abwechselnd die Felder mit ihnen bestellt. Erbsen und Bohnen enthalten eine geringe Menge einer dem Eiweißstoffe analogen Substanz; es scheint aber, daß dieser N, welcher einen Bestandteil dieser Substanz ausmacht, von der Atmosphäre herrühre." Auf experimentellem Wege ist dann zuerst Boussingault der Frage näher getreten. Er konnte zeigen, „daß während der Kultur von Klee in einem absolut düngerfreien Boden und unter alleinigem Einflusse der Luft und des Wassers diese Pflanzen C, H, O und eine durch die Analyse feststellbare Menge N gewinnen, während der Weizen, genau unter denselben Bedingungen gezogen, an die Luft und an das Wasser C, H, O abgibt, aber die Analyse nach Beendigung der Kultur weder einen Gewinn noch einen Verlust an N konstatieren kann". Aehnliche Erfahrungen machte Boussingault auch mit Erbsen, kam aber in der Folge dennoch wieder ganz von der Meinung zurück, daß von irgendeiner Pflanze N aus der Atmosphäre assimiliert werden könne (1854). So blieb ein anscheinend unlösbarer Widerspruch zwischen den alten Erfahrungen der praktischen Landwirte und den genauesten wissenschaftlichen Untersuchungsergebnissen bestehen, zumal nachdem Schultz-Lupitz den unwiderleglichen Beweis geliefert hatte, daß die Leguminosen in der Tat als N-Sammler gelten müssen und demnach bodenbereichernd wirken. Auf seinen Lupinenwiesen hatte der genannte Landwirt durch 15 Jahre unter Düngung mit Kainit Lupinen gebaut, und nach diesem Zeitraum, während dessen niemals mit N gedüngt worden war, erwies sich der Boden an N nicht ärmer, sondern sogar reicher. Die klassischen Untersuchungen von Hellriegel (40) und zahlreichen anderen Forschern führten dann endlich zur Lösung des Rätsels und haben gezeigt, daß die Leguminosen imstande sind, unter Umständen in einem von gebundenem N völlig freien Boden üppig zu gedeihen, in dem andere Pflanzen unfehlbar verkümmern (Lafar, Handbuch, Bd. 3).

Einen absolut N-freien Boden kann man sich leicht durch Glühen und Auswaschen von reinem Quarzsand herstellen; fügt man demselben pro Kilo 4 g $CaCO_3$, 0,15 g K_2HPO_4, 0,07 g KCl, 0,07 g $MgSO_4$ (die letzteren 3 Salze in 150 ccm H_2O gelöst) und etwas phosphorsaures Eisenoxyd hinzu, so hat man einen zum Versuche geeigneten Nährboden. Pflanzt man in denselben Hafer- und Erbsenkeimlinge aus, so findet man, daß jene ohne Zufuhr von gebundenem N (salpetersaurem Kalk) nur höchst kümmerlich gedeihen, während die Erbsen unter gleichen Umständen sich oft recht kräftig entwickeln. Bestimmt man in der Trockensubstanz der geernteten Pflanzen den N-Gehalt, so findet man, daß die in nitratfreiem Boden gewachsenen Erbsen oft reichliche N-Mengen enthalten, während die unter denselben Verhältnissen entwickelten Haferpflanzen höchstens um einige Milligramm N-reicher

sind als die ausgelegten Samen. Schon aus diesem Versuch ergibt sich demnach unzweifelhaft, daß die Erbsen (und ihnen analog verhalten sich die anderen Papilionaceen) bei Abwesenheit von Nitraten im Boden den elementaren N zur Eiweißbildung zu verwenden vermögen.

Ueber die näheren Bedingungen, unter welchen dies stattfindet, geben folgende Versuche Aufschluß. Sterilisiert man auf das sorgfältigste den Sand, die N-freie Nährlösung und die benützten Gefäße, sowie die auszusetzenden Samen (Erbsen), so zeigt sich, daß sämtliche Keimlinge zunächst ganz normal wachsen. Nach 3 bis 4 Wochen geraten sie aber augenfällig in einen Hungerzustand, und die Pflanzen fristen fortan ein kümmerliches Dasein. Ihr Trockensubstanzgewicht ist bei Abschluß der Versuche (etwa nach 3 Monaten) sehr gering, und N-Bestimmungen ergeben, daß sie nicht mehr N enthalten als die ausgelegten Samen. Fügt man aber anderen Kulturgefäßen, welche sonst ganz ebenso behandelt wurden, einen geringen Zusatz (etwa 25 ccm) eines Extraktes von fruchtbarer Gartenerde bei, so sieht man die Erbsenpflanzen auf das üppigste gedeihen, blühen und Früchte bilden, sie erzeugen reichliche Trockensubstanz und Eiweißmengen.

Die Erbsen (und Papilionaceen überhaupt) haben also die überaus bemerkenswerte Fähigkeit, bei Abwesenheit von N-Verbindungen im Boden reichliche Eiweißmengen zu produzieren, während andere Pflanzen dies anscheinend nicht können; sie gedeihen nur normal, wenn ihnen N-Verbindungen als Nahrungsmittel zu Gebote stehen. Die Papilionaceen müssen demnach imstande sein, den freien atmosphärischen N zur Eiweißbildung zu verwerten. Der zuletzt erwähnte Versuch scheint nun ohne weiteres darauf hinzuweisen, daß es sich hier um eine Art von Infektion handelt, und in der Tat hat sich herausgestellt, daß bei den in Rede stehenden Vorgängen parasitische niedere Pilze die wesentlichste Rolle spielen. Wenn man eine Erbsenpflanze (oder überhaupt Papilionacee) kurz vor der Blütezeit aus fruchtbarem Boden, in dem sie gewachsen war, heraushebt, so findet man, daß ihre Wurzeln eine oft sehr erhebliche Zahl zuweilen recht großer Knöllchen tragen, die zur angegebenen Zeit meist rosenrot erscheinen; untersuchen wir die im N-freien Sande gezogenen Pflanzen, dann ergibt sich, daß allein die Wurzeln derjenigen Pflanzen mit Knöllchen versehen sind, die sich unter Mitwirkung des nicht sterilisierten Bodenauszuges entwickelten. Bei Abwesenheit des Bodenextraktes oder bei Gegenwart sterilisierten Bodenextraktes kommen dagegen die Knöllchen nicht zur Ausbildung.

Ihr Sitz ist meist seitlich an den Nebenwurzeln; ihre Größe schwankt von 1 mm bis 1 cm, ebenso ihre Form. Bald ist sie kugelig *(Phaseolus)*, oval *(Trifolium)*, handförmig *(Vicia cracca)*, gelappt *(Rolinia)* etc. Schon Marcellus Malpighi (1675) beschreibt diese wunderbaren Gebilde in seiner Pflanzenanatomie als eine Besonderheit der Wurzeln von *Vicia Faba* und hielt sie für Insektengallen. Im Jahre 1852 wurden dann zum ersten Male von Schlechtendal eigentümliche bakterienähnliche Körperchen in den Wurzelknöllchen von *Phaseolus* beschrieben. 1866 fand sie Woronin ebenfalls in den Knöllchen von *Lupinus* und hielt sie für pflanzliche Parasiten. Die Annahme, daß es sich um Pilzgallen handle, war dann in der Folge ziemlich allgemein verbreitet.

Als Inhalt der zentralen großen Zellen der Knöllchen findet man kleine bakterienförmige Körperchen („Bakteroïden"), welche häufig eigentümlich verzweigt erscheinen in Form eines T oder Y. Auch in ihren Reaktionen, namentlich Farbstoffen gegenüber, verhalten sie sich

ganz wie Bakterien. Die jüngsten Zellen des Bakteroïdengewebes findet man durchzogen von eigentümlich verzweigten, protoplasmatischen Fäden, welche die Zellmembranen durchsetzen und hier und da kleine eiförmige oder rundliche Anschwellungen erkennen lassen. In der Folge wurden diese hyphenartigen Fäden in sehr verschiedener Weise gedeutet. Prazmowsky (89) faßt sie als eine Art von Zoogloea auf, innerhalb deren die spezifischen Bakterien liegen, welche später sich zu den Bakteroïden umbilden. Nach außen schließt sich an das Bakteroïdengewebe ein Parenchym an, welches von Gefäßbündeln durchzogen wird, die mit den Gefäßbündeln der die Knöllchen tragenden Wurzeln in Zusammenhang stehen. An der Oberfläche der Knöllchen ist eine Rindenschicht entwickelt, die aus mehreren Lagen verkorkter Zellen besteht. Es hat sich nun herausgestellt, daß die im Bakteroïdengewebe auftretenden Fäden Stränge oder Schläuche sind, die zahlreiche Bakterien enthalten und diese offenbar nach bestimmten Zellen hinzuleiten bestimmt sind. Es handelt sich also unzweifelhaft um Infektion der Wurzeln mit einem ursprünglich im Boden vorhandenen Bakterium, welches Beijerinck (8 u. 9) als *B. radicicola* bezeichnet hat.

Es finden sich diese Bakterien in der Ackererde sehr häufig und dringen von hier aus in die Wurzeln der geeigneten Wirtspflanzen ein. Prazmowsky, dem zuerst die künstliche Hervorrufung von Knöllchenbildung in einer Reinkultur von Knöllchenbakterien, und zwar bei der Erbse, gelang, konnte feststellen, daß hier die Eingangspforten der Bakterien die Wurzelhaare darstellen. Wahrscheinlich werden sie durch Ausscheidungen der letzteren angelockt (chemotaktisch). Die Spitzen derselben erleiden durch die Einwirkung der äußerlich ansitzenden Bakterien eigentümliche Formänderungen, anscheinend durch gewisse von den Bakterien ausgeschiedene Stoffe. Hiltner (44) konnte dieselben durch Filtration mittels Chamberlandkerzen von den Bakterien trennen. Auf diese „Angriffsstoffe“ kommt es offenbar bei der Infektion an, denn die Bakterien werden auch durch Wurzelausscheidungen anderer Pflanzen (Nicht-Leguminosen) angelockt. Die infizierten Wurzelhaare verkrümmen sich hirtenstabähnlich, und sehr bald sieht man im Innern eine schleimige Kolonie der Bakterien, von welcher aus sich ein glänzender, mit Bakterien erfüllter Schlauch (Infektionsfaden) abzweigt, der sich den Rindenzellen zuwendet und sich darin verzweigt. Durch sein Vorschreiten und die damit einhergehende außerordentliche Vermehrung der aus den Schläuchen allmählich sich freimachenden Bakterien werden diese Zellen zu lebhafter Teilung angeregt und drängen sich dicht, wodurch ihr Umriß viereckig wird. Dadurch entsteht das schon erwähnte Bakteroïdengewebe. In der Folge werden nun die Bakterienkörper in eigentümlicher Weise hypertrophisch, d. h. sie verwandeln sich unter Vergrößerung bis auf das 5-fache ihrer ursprünglichen Größe in keulen- oder gabelförmige Gebilde von sehr hohem Eiweißgehalt. Gleichen Schritt mit der Vermehrung und Umbildung der Bakterien hält die Entwicklung der Knöllchen, die nicht nur größer, sondern auch immer reicher an organisch gebundenem N werden.

In Erbsenknöllchen betrug nach Frank (30) der N-Gehalt 6,94 Proz., in solchen von Buschbohnen sogar 7,44 Proz. Unter Zugrundelegung des Faktors 6,25 würde dies einem Eiweißgehalt von 43,4 bezw. 46,5 Proz. entsprechen.

Es ist das große Verdienst von BEIJERINCK (8 u. 9), zuerst den Nachweis erbracht zu haben, daß die Knöllchenbakterien auch auf künstlichen Nährböden außerhalb der Pflanze gezüchtet werden können.

Er ersetzte die gewöhnliche Fleischpeptongelatine durch einen Absud von *Vicia Faba*-Stengeln, der mit 8 Proz. Gelatine erstarrte, und dem vorher $^1/_4$ Proz. Asparagin und $^1/_2$ Proz. Trauben- oder Rohrzucker zugesetzt wurden. Die erwünschte Acidität soll in 100 ccm etwa 0,6 ccm Normalsäure betragen. Nach sorgsamer Sterilisation der Rinde wurden die zerriebenen Knöllchen beigemischt oder mit dem Inhalt derselben Impfstriche auf der erstarrten Gelatine gezogen. Im einen wie im anderen Falle bildet *Bact. radicicola* kleine schleimige, die Gelatine nicht verflüssigende Kolonien an der Oberfläche, die PRAZMOWSKY treffend mit Stearintröpfchen vergleicht. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man zweierlei Elemente, Stäbchen und Schwärmer, welch letztere außerordentlich klein sind, kleiner als die kleinsten pathogenen Mikroben. Die Stäbchen messen in der Länge 4—5 μ. Wie STUTZER und HILTNER (109) fanden, sind die kurzen stumpfen Auszweigungen, welche die Bakteroïdenform charakterisieren, auch in Kulturen hervorzurufen, nnd scheint ein großer Ueberschuß an C-reichem Nährmaterial in den Nährlösungen, besonders an Kohlehydraten (Traubenzucker, Maltose, Mannit, Galaktose, Arabinose, Xylose, Rohrzucker, Stärke, Laktose, Lävulose) dafür maßgebend zu sein. LAURENT (65) benützte als Nährboden Gelatine mit Erbsenabsud oder bloß den letzteren ohne Asparagin. Im ersteren Falle entstehen weißliche, an der Oberfläche glänzende Kulturen. Im Absud allein findet man einen schleimigen Bodensatz, in dem sich zahllose Y- und T-förmige Bakteroïden finden. Die ersten Versuche, *Bact. radicicola* in rein mineralischen Nährlösungen mit oder ohne N zu züchten, sind von PRAZMOWSKY gemacht worden. Wie dieser Forscher, sah auch LAURENT die Knöllchenbakterien in ganz N-freien Lösungen gedeihen. Er benützte destilliertes Wasser, welches keinen gebundenen N enthielt, unter Zusatz von 0,1 Proz. KH_2PO_4, 0,01 Proz. $MgSO_4$ und 5—10 Proz. Rohrzucker (auch Maltose, Laktose, Dextrose, Mannit oder Glyzerin waren brauchbar). Zutritt von Luft ist unbedingt erforderlich, und nur in dünnen Schichten der Nährlösung erfolgt Wachstum, da *Bact. radicicola* entschieden aërob lebt.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch das Verhältnis zwischen den Bakterien der Wurzelknöllchen und ihren Wirtspflanzen, welches nicht ohne weiteres als „Symbiose" aufgefaßt werden darf in dem Sinne, daß beide Genossen immer voneinander Vorteil hätten, indem die Bakterien der Wirtspflanze den notwendigen N liefern, von dieser aber den zu ihrer Entwicklung erforderlichen C in geeigneter Form erhalten. Daß die Knöllchen als Eiweiß (N-)Speicher von der grünen Pflanze nutzbringend verwertet werden können, unterliegt heute keinem Zweifel mehr, wenngleich die verschiedenen Papilionaceen in verschiedenem Grade von der Knöllchenbildung Nutzen ziehen dürften. Ebensowenig kann es bezweifelt werden, daß die N-Bildung in den Wurzelknöllchen selbst erfolgt und hier an die Tätigkeit der Bakterien geknüpft ist. Demungeachtet fehlt noch der einwandfreie Nachweis, daß die Wurzelbakterien in Reinkultur elementaren Stickstoff zu fixieren imstande sind. BEIJERINCK beobachtete allerdings bei Züchtung in Nährlösungen während 2-monatlicher Dauer eine Anreicherung an N (9—18 mg pro Liter), und auch MAZÈ (73) berichtet über positive Erfolge. Doch ist diesen Angaben umsoweniger Beweiskraft zuzuerkennen, als HILTNER und STÖRMER (44) bei ihren Kulturversuchen keinen N-Gewinn erzielten.

Nach den Untersuchungen von Nobbe und Hiltner (45) scheint es, daß die Verarbeitung des freien N erst dann beginnt, wenn die Knöllchenbakterien in sogenannte Bakteroïden sich umgewandelt haben, welche aus jenen, wie schon erwähnt, durch Vergrößerung und Verzweigung hervorgehen. Es scheint dies entschieden darauf hinzuweisen, daß gerade in den „Bakteroïden“ jene chemischen Prozesse sich abspielen, welche zur Bindung des elementaren N führen. Abgesehen von jenen Veränderungen der Form der Knöllchenbakterien treten bei der Umbildung zu Bakteroïden auch noch Aenderungen im plasmatischen Inhalt ein, welche Hiltner und Störmer für besonders wichtig halten. Es handelt sich dabei einerseits um das Auftreten von Vakuolen, andererseits um eine Differenzierung des Plasmas in eine mit Jodtinktur sich rotbraun färbende, stark lichtbrechende Partie, welche oft Neigung zeigt, aus den Bakteroïden auszusprossen, und eine zweite, die nur gelb wird. Noch neuerlich ist die Meinung geäußert worden, daß es sich bei der Bildung der Bakteroïden um eine Art von Degeneration, um eiweißreiche „Involutionsformen“ handle, welche von der Pflanze als Eiweißreservebehälter verwertet werden. Frank (30) hat die Vorgänge in den Wurzelknöllchen direkt mit denjenigen bei insektenfressenden Pflanzen verglichen. „Die pilzfressenden Pflanzen, um die es sich hier handelt“, so schreibt er, „wissen mit noch raffinierteren Einrichtungen Pilze als ihre auserkorenen Opfer in ihr Protoplasma einzufangen, darin groß zu züchten und schließlich zu verdauen, um so von der reichen Eiweißproduktion der Pilze Nutzen zu ziehen. Es geht hierbei also der eine der beiden Symbionten im Organismus des anderen derart auf, daß er wie ein stofflicher Bestandteil des letzteren erscheint, der im Stoffwechsel schließlich verbraucht wird“ (Frank).

Tatsächlich liegt die Sache nun aber ganz anders. Zunächst liegt zurzeit kein Grund vor, die Bakteroïden als „Involutionsformen“ aufzufassen, denn wir wissen, daß Verzweigungen und Bildung von Keulenformen bei vielen anderen Bakterien auch vorkommen und hier gerade als Ausdruck einer ganz besonderen Wachstumsenergie auf dem Höhepunkt der Entwicklung zu betrachten sind. Dies geht schon daraus hervor, daß solche Formen unter ungünstigen Bedingungen (wo überhaupt kein Wachstum mehr möglich ist und am ehesten Degeneration zu erwarten wäre) überhaupt nicht auftreten, so bei Uebertragung von Bacillen der menschlichen Tuberkulose in den Froschkörper. Dagegen entwickeln sie sich immer dann am sichersten, wenn die Ernährungsverhältnisse die allergünstigsten sind (Friedrich, 32). Es sind solche Verzweigungen bei einer ganzen Reihe pathogener Bakterien bekannt geworden (Rotz, Pest, *Pyocyaneus* usw.). Was speziell die Knöllchenbakteroïden anbelangt, so zeigt schon ihre Fähigkeit, sich lebhaft zu vermehren und sich wieder in normale Bakterien umzuwandeln, daß es sich nicht um Involutionsformen handeln kann. Es kann aber auch von einem „Einfangen“ der Bakterien seitens der Leguminosen gar nicht gesprochen werden, vielmehr handelt es sich um eine aktive Einwanderung derselben, eine richtige Infektion. „Das Verhältnis zwischen den Bakterien und der Wirtspflanze ist kein Freundschaftsverhältnis, sondern ein richtiges Kampfverhältnis“ (Hiltner). Die Knöllchenbakterien verhalten sich zunächst durchaus wie Parasiten, gegen deren Eindringen die Pflanze sich wehrt,

und es hängt ganz von dem Virulenzgrad der Bakterien ab, der sich, wie Hiltner und Nobbe gezeigt haben, so weit steigern läßt, daß die Bakterien einer bestimmten Pflanzenart gegenüber als reine Parasiten wirken. Sie verwandeln sich dann innerhalb der Knöllchen garnicht in Bakteroïden; daher unterbleibt auch die N-Sammlung, und die Ernährung der Bakterien erfolgt lediglich auf Kosten der Pflanze, und diese wird demnach geschädigt. Demgegenüber kann der Virulenzgrad in anderen Fällen so gering sein, daß die Bakterien in die Wurzeln gar nicht eindringen können und die Infektion unterbleibt, so wenn z. B. Bohnenpflanzen mit Rotkleeknöllchen geimpft werden. Es mangelt diesen Bakterien offenbar der wirksame „Angriffsstoff“, der aber auch von ihnen erzeugt werden kann und ihnen für Bohnen Infektionsvermögen verleiht, wenn sie allmählich angepaßt werden. Können Bakterien zwar eindringen, sind sie aber der Pflanze gegenüber zu schwach (zu wenig virulent), so werden sie großenteils gleich resorbiert, und es kommt nur zu unbedeutenden Knöllchenbildungen, die später wieder ganz schwinden. Werden Pflanzen mit tätigen Knöllchen mit Bakterien höherer Virulenz geimpft, so wird dadurch Zahl und Größe der Knöllchen, sowie der Ertrag noch wesentlich gesteigert. „Tätige Knöllchen verleihen der Pflanze Immunität gegen Bakterien von gleichem oder niedrigerem Virulenzgrad, als ihn die in den Knöllchen bereits enthaltenen Bakterien besitzen; nur Bakterien von höherer Virulenz vermögen noch in die Wurzeln einzudringen.“

Aus der Gesamtheit der sehr ausgedehnten Untersuchungen von Hiltner und seinen Mitarbeitern scheint hervorzugehen, „daß die Pflanze die eingedrungenen Bakterien nur dann zu resorbieren vermag, wenn entweder die Bakterien an die betreffende Pflanzenart nicht vollkommen angepaßt sind, wenn sie nicht virulent genug sind, oder wenn die Pflanzen in ihrem Kampfe gegen die Bakterien längere Zeit hindurch reichlich mit Boden-N versorgt und dadurch besonders gekräftigt werden. Erfolgt eine solche Resorption, so geht dieser Resorptionsprozeß schon sehr frühzeitig vor sich, und es unterbleibt jede N-Assimilation. In den meisten Fälleu aber vermögen sich die Bakterien gerade durch die Umwandlung in Bakteroïden vor der Resorptionskraft der Pflanzen zu schützen, und im letzten Grunde ist die N-Assimilation darauf zurückzuführen, daß die Pflanzen den Bakteroïden beständig Eiweiß entziehen, daß diese aber den Verlust eben durch Assimilation des freien N wieder zu ersetzen vermögen, ohne dabei an Lebenskraft einzubüßen. Nur in diesem Sinne entwickelt sich allmählich ein symbiotisches Verhältnis zwischen den ursprünglichen Gegnern.“ (Hiltner.)

Elektion (Wahl) der Nährstoffe.

Aus dem Gedeihen eines Pilzes mit verschiedenen organischen Körpern geht hervor, daß für eine C- oder N-Verbindung eine andere erfolgreich substituiert werden kann. Unter diesen Umständen drängt sich naturgemäß die Frage auf, ob, wenn z. B. zwei oder mehr Verbindungen des C oder N gleichzeitig dargeboten werden, von denen eine jede für sich eine ausreichende Nahrung ist, nunmehr beide

substituierbaren Körper in den Stoffwechsel gerissen werden oder ob und inwieweit der eine den anderen vor der Verarbeitung zu schützen vermag und bevorzugt wird.

Bei Versuchen, welche Pfeffer (87, 88) bezüglich dieser Frage mit *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* anstellen ließ, ergab sich, daß, wenn Dextrose oder Pepton, zwei ausgezeichnete und ungefähr gleichwertige Nährstoffe, je in Vereinigung mit einem minderwertigen Nährstoff dargeboten werden, das Resultat sehr verschieden ausfiel, je nachdem Glyzerin (oder Milchsäure) einerseits, Essigsäure andererseits geboten wurden. Denn wohl vermag eine genügende Menge Dextrose (6 Proz.) oder Pepton das Glyzerin (1 Proz.) oder die Milchsäure vor Verarbeitung zu schützen, nicht aber die Essigsäure, welche reichlicher als die zugleich verarbeitete Dextrose dem Pilze zur Beute fällt. Doch vermag die Essigsäure so wenig wie das Glyzerin die Glykose zu schützen, die auch in Spuren bei weit überwiegender Menge jener Stoffe völlig aufgezehrt wird. Immerhin haben diese schlechteren Nährstoffe einigen Einfluß auf den Verbrauch der Dextrose, und besonders bei *Penicillium* erzielt eine reichliche Menge von Glyzerin unverkennbar eine gewisse Einschränkung in der Verarbeitung der Dextrose. Aus Versuchen, welche van Laer (63) mit Mycodermen anstellte, ergab sich, daß „bei gleichzeitigem Zusatz verschiedener C-Quellen zur Nährlösung diejenige, welche am leichtesten assimilierbar ist, zuerst abgebaut wird". Wenn dem Hefewasser Maltose, Saccharose und Dextrose zugesetzt wurden, so wurde letztere zuerst angegriffen, während die Disaccharide anfänglich nicht abgebaut wurden. Das Leucin, welches, wie wir sehen werden, bei der alkoholischen Gärung in Amylalkohol umgewandelt wird, läßt sich durch Gegenwart anderer N-Quellen, wie Asparagin, Pepton und $(NH_4)_2SO_4$, die nicht in höhere Alkohole überführbar sind, teilweise vor dem Angriff der Hefe schützen (H. Pringsheim, 91).

Wie bekannt, ist weinsaures Ammoniak sehr geeignet, von Bakterien aufgenommen zu werden, indem sowohl der C der Weinsäure als auch der N des Ammoniaks verwendet werden kann. Wortmann (121) benützte daher diese Substanz, um den Einfluß leicht assimilierbarer C-Verbindungen auf Stärkelösungen näher zu untersuchen. Es ergab sich das bemerkenswerte Resultat, daß, „solange auch nur noch eine Spur von Weinsäure neben der Stärke vorhanden war, diese letztere von den Bakterien nicht im mindesten angegriffen wird; daß aber nach dem Verschwinden jener leichter aufnehmbaren Verbindung an der Stärke sofort die Erscheinungen der Lösung sichtbar werden".

Jensen (50) züchtete denitrifizierende Bakterien in einer neutralen anorganischen Nährlösung, welche 2 Prom. KNO_3 und 1 Proz. Aethylalkohol, und außerdem 2 Prom. Traubenzucker enthielt. Es ergab sich, daß diese Bakterien sich nicht um das Kohlehydrat kümmerten, solange noch hinreichend Alkohol zur Verfügung stand.

Nach dem Nährwert der einzelnen Stoffe kann natürlich nicht der Nährwert der Mischung beurteilt werden. Denn im Grunde genommen, wird stets bei Mangel eines notwendigen Nährstoffes erst mit der Zufuhr das notwendige Zusammenwirken und damit die Bedingung für Wachstum und Ernährung hergestellt. Ferner gibt es auch Bakterien, die der Vereinigung von Pepton und Zucker bedürfen, also mit einer

einzelnen C-Verbindung nicht fortkommen. Für *Aspergillus* und *Penicillium* ist aber sowohl Pepton allein wie Zucker (und Ammonsalz) allein, eine zureichende und ungefähr gleichwertige Nahrung. Doch begünstigt die Vereinigung beider in erheblichem Grade das Wachstum. Der Vorteil einer solchen Kombination ist auch wohl zu verstehen, da einerseits das N-Bedürfnis aufs beste gedeckt und in dem Zucker ein ausgezeichneter Nährstoff für Befriedigung der anderweitigen Bedürfnisse geboten ist. So scheint es natürlich, daß Pepton den Zucker nicht zu schützen vermag, und dementsprechend wird, wie PFEFFER (87) fand, eine kleine Menge Dextrose neben viel Pepton völlig aufgezehrt, und es ist andererseits kaum zu bezweifeln, daß etwas Pepton durch viel Dextrose auch dann nicht gedeckt wird, wenn ein Ammonsalz zugegen ist.

Außerordentlich interessante Beispiele von Elektion zwischen nächstverwandten (isomeren) Körpern liefern die durch Mikroorganismen verursachten „Spaltungen" sogenannter racemischer Verbindungen in ihre optisch differenten Komponenten. Am längsten bekannt ist die Zerlegung der optisch inaktiven Traubensäure in zwei optisch aktive stereoisomere Säuren, die Rechts- und Linksweinsäure.

Alle drei besitzen dieselbe Zusammensetzung: $\begin{array}{l} CH\cdot OH - COOH \\ \vert \\ CH\cdot OH - COOH \end{array}$

liefern dieselben Zersetzungsprodukte und unterscheiden sich nur durch ihr verschiedenes Verhalten dem polarisierten Lichte gegenüber. Die Rechtsweinsäure lenkt die Polarisationsebene ebensoviel nach rechts ab wie die Linksweinsäure nach links. Auch die Salze beider aktiven Säuren sind sehr ähnlich und meist isomorph, zeigen aber entgegengesetzte hemiëdrische Flächen. Durch Mengen beider Säuren entsteht die optisch inaktive (racemische) Traubensäure, deren Spaltung auf chemischem Wege am besten mittels des Natrium-Ammoniumsalzes: $\begin{array}{l} CH\cdot OH - COONa \\ \vert \\ CH\cdot OH - COONH_4 \end{array}$ gelingt. Sättigt man saures traubensaures Natrium mit NH_3 und läßt es kristallisieren, so bilden sich große rhombische Kristalle mit teils rechts, teils links liegenden hemiëdrischen Flächen. Sondert man die gleichen Kristalle, so findet man, daß erstere die Polarisationsebene nach rechts drehen und gewöhnliche Rechtsweinsäure geben, während aus den anderen Linksweinsäure erhalten wird.

PASTEUR (85) machte nun die epochemachende Entdeckung, daß die Spaltung der Traubensäure in ihre beiden Komponenten auch durch gewisse Pilze bewerkstelligt wird, welche die Rechtsweinsäure verzehren, so daß die Linksweinsäure übrig bleibt. Dies geschieht sowohl durch *Penicillium glaucum* wie durch gewisse Bakterien, für welche demnach die Rechtsweinsäure ein besser ernährender Körper ist als die Linksweinsäure. Dies ist aber keineswegs immer der Fall. Es gibt, wie PFEFFER mitteilt, auch eine Bakterienart („Linksbakterium"), welche umgekehrt die Linksweinsäure bevorzugt, und ferner eine Anzahl Pilze, welche beide aktiven Weinsäuren gleich leicht verarbeiten, also keine Spaltung der Traubensäure herbeiführen (so *Aspergillus fumigatus*, *Saccharomyces ellipsoideus*, *Bacillus subtilis* u. a.). Wie schon bemerkt, hängt diese Elektion

mit dem Nährwert zusammen. Für diejenigen Pilze, welche die Rechtsweinsäure bevorzugen, ist die Linksweinsäure ein sehr schlechter, teilweise kaum ein Nährstoff. Auf angesäuerter Nährlösung mit 1,57 Proz. der Linksweinsäure wächst das so omnivore *Penicillium glaucum* fast gar nicht; ein wenig weiter brachten es auf gleicher Lösung *Aspergillus niger* und *flavescens*. Die Linksweinsäure ist aber ein guter Nährstoff für das Linksbakterium, sowie für die Organismen, welche die Traubensäure nicht spalten (Pfeffer). Gewiß ist es nun sehr bemerkenswert, daß die nur durch ein asymmetrisches C-Atom unterschiedenen Weinsäuren, die, soweit bekannt in allen chemischen Reaktionen, in elektrischer Leitfähigkeit, in Diffusionsschnelligkeit, also auch in osmotischer Leistung übereinstimmen, sich in physiologischer Hinsicht so wesentlich verschieden verhalten. Freilich sind ähnliche Verhältnisse für manche andere stereoisomere Körper und überhaupt für chemisch nächstverwandte Körper reichlich bekannt. So beobachtete z. B. Lewkowitsch (67) die physiologische Zerlegung der optisch inaktiven Mandelsäure in Rechts- und Linksmandelsäure durch *Penicillium glaucum*, welches vorwiegend die letztere verzehrt.

Nach Versuchen von Mc Kenzie und Harden (56) erzeugt *Aspergillus niger* aus inaktiver Mandelsäure Links-Mandelsäure, während *Aspergillus grisens* gerade umgekehrt Rechts-Mandelsäure übrig läßt. Pfeffer hatte übrigens schon vorher festgestellt, daß in 4 Fällen *Penicillium glaucum* die aktiven Komponenten gleichmäßig verzehrte, in 3 anderen dagegen die Rechtsmandelsäure bevorzugte. Durch die Untersuchungen der genannten Forscher sind noch eine Menge anderer inaktiver Säuren bekannt geworden, welche mehr oder weniger deutlich durch Schimmelpilze in ihre optisch aktiven Komponenten zerlegt werden.

Seit lange kennt man eine rechtsdrehende Milchsäure, welche im Muskelfleisch bei der Tätigkeit, sowie beim Absterben (Totenstarre) gebildet wird (Paramilchsäure, Fleischmilchsäure) neben der optisch inaktiven Gärungsmilchsäure, welche in saurer Milch sowie in anderen sauer gewordenen Produkten (Sauerkohl, saure Gurken etc.) auftritt. Die erstere Modifikation wird, wie Nencki und Sieber (81) fanden, auch durch gewisse, von ihnen aus rauschbrandkranken Tieren gezüchtete Bakterien in zuckerhaltigen Nährmedien gebildet (*Micrococcus acidi paralactici*). Im darauffolgenden Jahre gelang es Schardinger, aus einer anorganische Salze und Rohrzucker enthaltenden Lösung mittels einer im Brunnenwasser einer ungarischen Militärstation gefundenen Bakterie (*Bacillus acidi laevolactici*) eine linksdrehende Milchsäure darzustellen. Salze derselben, mit solchen von Rechtsmilchsäure zusammengebracht, lieferten bei Erwärmung Salze der optisch inakiven Gärungsmilchsäure. Damit war festgestellt, daß die gewöhnliche inaktive Milchsäure (Aethylidenmilchsäure = α-Oxypropionsäure)

$$\begin{matrix} CH_3 & & OH \\ & \overset{+}{C} & \\ H & & COOH \end{matrix}$$

aus zwei optisch aktiven Säuren besteht und daß es außer der bekannten Rechtsmilchsäure auch eine Linksmilchsäure gibt. Welche von beiden bei der bakteriellen Spaltung des Milchzuckers

übrig bleibt, hängt von den spezifischen Eigenschaften des betreffenden Organismus ab. Bei gewisser Lufttemperatur scheint in der Milch sich vorwiegend der später noch zu besprechende *Streptococcus lacticus* (*Bact. acidi lactici* = *Bacillus acidi paralactici*) zu entwickeln, und es tritt daher Rechtsmilchsäure in reichlichster Menge auf. Die Bildung inaktiver (racemischer) Milchsäure sowie der linksdrehenden Komponente scheint namentlich durch höhere Temperatur begünstigt zu werden und ist an das Vorhandensein anderer, der sogenannten *Aërogenes*-Gruppe angehörigen Bakterien geknüpft. Es kann nun freilich zurzeit nicht allgemein als sicher festgestellt gelten, ob das Auftreten der beiden Komponenten der racemischen (optisch inaktiven) Gärungsmilchsäure auf dem Vermögen der betreffenden Bakterien beruht, die letztere zu zersetzen, indem sie eine der beiden stereochemischen Modifikationen aufzehren, obschon THIELE (112) tatsächlich nachgewiesen hat, daß das *Bacterium acidi lactici* LEICHMANN aus der inaktiven Säure unter Aufbrauch der Linksmilchsäure Rechtsmilchsäure erzeugt. Auf alle Fälle aber ist „das Auftreten inaktiver Milchsäure, bei der spontanen Milchsäuregärung das Produkt des Zusammenwirkens von Rechts- und Linksmilchsäure bildenden Bakterien, und das noch häufigere Vorkommen von Rechtsmilchsäure allein oder in Mischung mit inaktiver Milchsäure bedeutet das überwiegende Vorhandensein der ersteren in Gestalt des gewöhnlich die Säuerung der Milch bewirkenden *Bact. lactis acidi* LEICHMANN (= *Streptococcus lacticus* KRUSE).“ (WEIGMANN, 113.)

Von dem in bulgarischer geronnener Milch („Yoghurt“) vorkommenden *Bacillus bulgaricus* ist es bekannt (BERTRAND und DUCHAČEK, 13), daß er die von ihm angreifbaren Zuckerarten (außer Laktose, noch Glykose, Galaktose, Fruktose und Mannose) in ein Gemisch von genau gleichen Teilen, d- und l-Milchsäure, überführt. Dieses Gemenge verändert in einem künstlichen geeigneten Nährboden (ein Absud von Malzkeimen unter Zusatz von Pepton und $CaCO_3$) seine Zusammensetzung nicht, wogegen im natürlichen Nährsubstrat (Milch) ein Teil der l-Milchsäure verschwindet oder aber ein Teil der beiden Säuren und dabei die linksdrehende rascher als die rechtsdrehende.

Elektive Verarbeitung von Gärungsmilchsäure unter Zurücklassung von d-Milchsäure ist übrigens auch für *Penicillium glaucum* festgestellt worden.

SCHULZE und BOSSHARD (101) zeigten, daß *Penicillium* unter gewissen Bedingungen auch das synthetische, optisch inaktive Leucin (Normalaminocapronsäure) in optisch aktives umzuwandeln resp. in zwei optisch, aber in entgegengesetztem Sinne, aktive isomere Körper zu spalten vermag, von denen nur der eine (rechtsdrehende) vom Pilze verzehrt wird, während die linksdrehende Komponente übrig bleibt. Es fand sich, daß die Menge des zurückbleibenden lävogyren Leucins annähernd die Hälfte von dem inaktiven ausmacht, welches dem Pilz dargeboten wurde, und ferner, daß, nachdem der Prozeß nahezu vollendet war, so daß nur noch sehr wenig inaktives Leucin in Lösung sich befand, frisch eingeführtes *Penicillium* sich nur spärlich entwickelte. Ganz analog wirkt *Penicillium* auch auf die optisch inaktive Glutaminsäure. Wie WEHMER (114 und 115) fand, besteht auch zwischen der Fumar- und Malleinsäure eine physio-

logische Ungleichwertigkeit. Das Molekül der letzteren $\begin{array}{c} H.C.COOH \\ \| \\ H.C.COOH \end{array}$ wird wie das der mit ihr isomeren Fumarsäure $\begin{array}{c} COOH.C.H \\ \| \\ H.C.COOH \end{array}$ jedoch merklich träger und in der Wirkung kaum mit dieser vergleichbar, im Stoffwechsel von Bakterien und Pilzen verarbeitet, so daß ihr C unter Umständen noch als Quelle für den Organismus aufbauende C-Verbindungen Verwendung finden kann. Das gilt für einige Bakterien, weniger für Mycelpilze.

Hierher gehört auch die schon erwähnte Tatsache, daß nur die α-Aminosäuren der aliphatischen Reihe von Schimmelpilzen verarbeitet werden können, nicht aber die β- und γ-Aminosäuren. Wie ABDERHALDEN und PRINGSHEIM (1) zeigten, vermögen manche Pilze und Hefearten nicht nur d-Alanin, sondern auch das bis jetzt in der Natur nicht nachgewiesene l-Alanin anzugreifen. In einer Nährlösung, welche 3 Proz. Dextrose, 0,5 Proz. l-Alanin, 0,1 Proz. Weinsäure und Salze enthielt, wuchsen *Aspergillus niger*, *A. Wentii*, *Mucor corymbifer*, *Monilia candida* und *Allescheria Gayoni* sehr gut, *Mucor mucedo* dagegen, sowie *Rhizopus tonkinensis* und Hefe (Rasse XII) nur mäßig oder schwach.

Wie F. EHRLICH (23) gezeigt hat, vermögen auch Hefezellen racemische Aminosäuren zu spalten, indem sie nur die eine optisch aktive Komponente assimilieren, während die andere übrig bleibt. Enthält beispielsweise die Nährlösung neben einem Ueberschuß an Kohlehydraten eine racemische Aminosäure, wie etwa r-Leucin, so tritt zugleich mit der Vermehrung der Hefe eine Spaltung der Aminosäure ein, und man gewinnt bei richtiger Wahl der Versuchsbedingungen reines, vom Racemkörper freies d-Leucin. Außer beim r-Leucin gelang F. EHRLICH auch die Zerlegung von r-Alanin und r-α-Aminoisovaleriansäure. Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß in allen 3 Fällen außer der natürlich vorkommenden (rechts-) Komponente stets auch ihr optischer Antipode von der Hefe angegriffen wird, da immer nur $^2/_3-^3/_4$ der theoretisch berechneten Menge der einen optisch aktiven Modifikation zu gewinnen war. Auch die racemischen Formen der Asparaginsäure, Glutaminsäure und des Tyrosins, deren natürlich vorkommende Verbindungen sehr leicht von der Hefe assimiliert werden, ließen sich mit gutem Erfolge spalten, desgleichen auch in der Natur bisher nicht nachgewiesene synthetische Aminosäuren, wie z. B. die Methyl-Aethyl-Aminoessigsäure

$$\begin{array}{l} CH_3 \\ C_2H_5 \end{array} \!\!>\! CNH_2.COOH.$$

Es muß zugegeben werden, daß zurzeit eine genauere Erkenntnis des Vorganges der Spaltung von Racemkörpern und inaktiven Gemischen optisch aktiver Antipoden sowohl nach der chemischen wie auch nach der physiologischen Seite hin noch fehlt. HARDEN (37) sprach die Vermutung aus, daß es sich um eine Enzymwirkung handelt. HERZOG und MEIER (42) halten es für wahrscheinlich, daß der eine Antipode durch Oxydation (nicht Assimilation) zum Verschwinden gebracht wird. Sie konnten zeigen, daß Schimmelpilze (*Penicillium glaucum*) gewisse Oxysäuren (Milchsäure, Traubensäure,

Aepfelsäure, Mandelsäure, β-Oxybuttersäure) unter CO_2-Bildung rasch oxydieren, wobei die verschiedenen Antipoden verschieden schnell verbrannt werden. Rechtsweinsäure wird sehr viel besser verbrannt als die Linksmodifikation, die racemische Traubensäure steht in der Mitte. Ein ähnlicher Unterschied besteht bei den Milchsäuren und Mandelsäuren. Säuren ohne asymmetrisches C-Atom, wie Mesoweinsäure und Glykolsäure, bewirken keine Steigerung der CO_2-Produktion.

Ein weiterer Fall, der sich unmittelbar an die genannten anschließt, betrifft das *Verhalten gewisser Zuckerarten gegen Hefepilze*. Durch Oxydation des dreiwertigen Alkohols *Glyzerin* $\begin{array}{l} CH_2OH \\ \cdot \\ CH\ OH \\ \cdot \\ CH_2OH \end{array}$ lassen sich zwei isomere Körper gewinnen, von denen der eine als das *Aldehyd* $\begin{array}{l} CH_2OH \\ \cdot \\ CHOH \\ \cdot \\ COH \end{array}$, der andere als das *Keton* $\begin{array}{l} CH_2OH \\ \cdot \\ CO \\ \cdot \\ CH_2OH \end{array}$ des Glyzerins zu betrachten ist. Sie werden als *Glyzerosen* (Triosen) bezeichnet und besitzen schon durchaus zuckerartigen Charakter. Unter dem Einfluß von verdünntem Alkali erleiden die Glyzerosen eine Polymerisation. Zwei Moleküle treten zusammen, und das Produkt ist jetzt ein Zucker mit 6 C, welcher die größte Aehnlichkeit mit natürlichen Zuckern besitzt und als *Akrose* bezeichnet wird. Es fehlt ihm nur die Fähigkeit, das polarisierte Licht zu drehen. Eine wässerige Lösung dieser synthetischen Akrose (des inaktiven Fruchtzuckers) wird nun durch Hefe nach kurzer Zeit zersetzt. Die vorher optisch inaktive Flüssigkeit dreht nunmehr stark nach links. Sie enthält lediglich den in der Natur nicht vorkommenden linksdrehenden Fruchtzucker, welcher von den Hefezellen übrig gelassen wird, während die andere Komponente des Akrosemoleküls, der rechtsdrehende Fruchtzucker (d-Lävulose), von der Hefe zerstört wird. Ebenso bleibt im Gegensatz zum gewöhnlichen Traubenzucker (Dextrose) der linksdrehende Antipode in Berührung mit Hefe ganz unverändert. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich ferner, daß auch andere Hefearten gegenüber verschiedenen Zuckerarten ganz außerordentlich wählerisch sind.

Wird eine Lösung optisch inaktiver (racemischer) *Mannose* mit Bierhefe versetzt, so wird die rechtsdrehende Komponente vollständig zerstört, während die linksdrehende übrig bleibt. Dasselbe gilt von der inaktiven *Galaktose*. Wie EMERLING (26) bemerkt, ist die *d-Mannose* in der Natur sehr verbreitet und steht daher den Pilzen allenthalben zur Verfügung, „so daß dieselben sich offenbar an diese Form gewöhnt haben und im geometrischen Aufbau ihrer aktiven Substanzen Beziehungen zu dem der *d-Mannose* zeigen". Ueberhaupt gilt es als Regel, *daß bei allen derartigen Spaltungen racemischer Körper immer die in der Natur vorkommende optisch aktive Modifikation der Vernichtung durch den betreffenden pflanzlichen oder tierischen Organismus anheimfällt.*

CHR. HANSENS Untersuchungen (Lit. KOHL, 58) haben ergeben, daß die gewöhnlichen Hefen keine einheitlichen Formen, sondern Gemenge sind, denn sie können durch Züchtung in eine größere Zahl scharf voneinander gesonderter Arten und Rassen zerlegt werden,

welche sich durch ihr Verhalten gegen die einzelnen Zuckerarten scharf voneinander unterscheiden. Beijerinck hat es geradezu versucht, die Hefen nach ihren physiologischen Leistungen in ein System zu bringen. Er unterscheidet Glykosehefen, d. h. Arten, welche Glykose und Fruktose assimilieren, nicht aber Saccharose, Laktose, Maltose und Dextrin *(Saccharomyces apiculatus, Mycoderma cerevisiae* und *vini)*, ferner Saccharosehefen *(S. fragrans)*, welche Glykose, Lävulose und Saccharose assimilieren, nicht aber Laktose, Maltose und Dextrin. Drittens die Maltosehefen, welche Glykose, Fruktose, Maltose und gewöhnlich auch Saccharose, nicht aber Laktose und Dextrin assimilieren *(S. cerevisiae, ellipsoideus, minor)*. Viertens Laktosehefen, welche Glykose, Fruktose, Saccharose und Laktose assimilieren, jedoch nicht Maltose und Dextrin *(S. Kefyr, S. Tyrocola)* und endlich Polysaccharosehefen, welche auch Dextrin (Stärke?) zu verarbeiten vermögen *(Sacch. acetaethylicus)*. Hieraus, sowie aus den vorher angeführten Beispielen ergibt sich unmittelbar, „daß der Nährwert einer C-Verbindung nicht nach dem durch die Verbrennungswärme bemessenen Energiegehalt abgeschätzt werden kann, der z. B. für die physiologisch so verschiedenwertigen optischen Antipoden und viele Zuckerarten identisch ist. Freilich muß im Umsatz die genügende Energie zur Verfügung stehen, da alle Betriebskraft in letzter Instanz auf chemische Energie zurückführt.

Die Tatsache, daß bestimmte Hefen sich nur bei Vorhandensein ganz bestimmter Zuckerarten zu entwickeln vermögen, während mit anderen Kohlehydraten jedes Wachstum unterbleibt, läßt sich in sehr anschaulicher Weise mittels der sogenannten „auxanographischen Methode“ von Beijerinck nachweisen, indem man das Wachstum der Hefezellen als Reagens auf einen bestimmten Zucker verwendet. Als fester Nährboden dient eine Mischung aus

Gelatine 100 g
KH_2PO_4 0,5 „
Chlorammonium 0,5 „ (oder Pepton sicc. 10 g oder Asparagin 5 g)
Leitungswasser 1000

Vor dem Erstarren (bei 37 ° C) werden die betreffenden Hefezellen beigemischt und in Petri-Schalen ausgegossen. Bringt man die auf ihren Nährwert zu prüfende Zuckerlösung in kleinen Tröpfchen auf die erstarrte Gelatinefläche, so entsteht nur an den Stellen durch Auswachsen und Vermehrung der Hefezellen eine Trübung, wo ein assimilierbarer Zucker geboten wurde („Auxanogramme“).

In bezug auf die Ursache, weshalb chemische isomere Verbindungen in vielen Fällen einen so verschiedenen Nährwert besitzen, verdanken wir E. Fischer (27, 28, 29) wichtige Aufschlüsse. Bei Versuchen, welche er mit reingezüchteten Heferassen angestellt hat, ergab sich, daß von den 9 bekannten Aldohexosen, d. h. den Hexosen, welche eine Aldehydgruppe enthalten, der gewöhnliche Traubenzucker und die d-Mannose sehr leicht, die Galaktose dagegen etwas schwerer zersetzt wird, während die übrigen geometrischen Isomeren diese Eigenschaft nicht besitzen. Von den Ketohexosen, d. h. den Hexosen mit einer Ketongruppe, ist allein der gewöhnliche rechtsdrehende Fruchtzucker (Lävulose) gärfähig, während der ihm optisch isomere linksdrehende Fruchtzucker und die Sorbose nicht verändert werden.

Vergleicht man die Raumformeln durch Hefe zersetzbarer Zucker miteinander:

$CH_2 \cdot OH$	$CH_2 \cdot OH$	$CH_2 \cdot OH$	$CH_2 \cdot OH$
HO·C·H	HO·C·H	HO·C·H	HO·C·H
HO·C·H	HO·C·H	H·C·OH	HO·C·H
H·C·OH	H·C·OH	H·C·OH	H·C·OH
HO·C·H	H·C·OH	HO·C·H	CO
CHO	COH	CHO	$CH_2 \cdot OH$
(Dextrose)	(d-Mannose)	(d-Galaktose)	(d-Fruktose) = Lävulose

so leuchtet sofort ein, daß die Zersetzbarkeit durch Hefe in engem Zusammenhang mit dem geometrischen Aufbau des Moleküls stehen muß. Dextrose und Mannose, welche sehr leicht angegriffen werden, unterscheiden sich nur äußerst wenig, indem die Gruppen an dem ersten der Aldehydgruppe benachbarten C-Atom eine andere Stellung besitzen. Auch der Fruchtzucker hat den gleichen geometrischen Bau. Für die Galaktose, deren Struktur schon merklich verschieden ist von der der Dextrose, ist auch die Angreifbarkeit durch Hefe schon wesentlich geringer. Einzelne Hefen vermögen sie überhaupt nicht zu zerlegen. Tritt endlich noch eine weitere Verschiebung der Gruppen an einem C-Atom ein, wie bei der Talose, die zur Ga-

$CH_2 \cdot OH$
HO·C·H
H·C·OH
H·C·OH
H·C·OH
COH

laktose in demselben Verhältnis steht, wie die Mannose zum Traubenzucker, so erlischt die Zersetzbarkeit durch Hefe gänzlich. Wir bemerken also eine stufenweise Abnahme dieser Eigenschaft nach der allmählichen Aenderung des geometrischen Aufbaues in der Molekel. Bestimmte Konfigurationen des Hexosenmoleküls, wie die Talosen, Gulosen sind durch Hefe überhaupt nicht angreifbar, während ganz wesentlich verschieden zusammengesetzte Zuckerarten, wie die Glyzerose ($C_3H_6O_3$) und die Mannononose ($C_9H_{18}O_9$), glatt in Alkohol und CO_2 durch Hefe gespalten werden. Die Zerlegbarkeit eines Zuckers und seine Eigenschaft, den Hefezellen als Nährstoff zu dienen, hängt demnach mehr von dem geometrischen Aufbau des Moleküls als von der Zusammensetzung ab; nur bestimmte Formen desselben vermögen dem Lebensbedürfnis der Zelle Genüge zu leisten.

Fischer und Thierfelder (27) haben eine Erklärung dieser auffallenden Erscheinung auf hypothetischem Wege versucht. Sie führen dieselbe auf stereochemische Verhältnisse der Substanzen zurück, welche bei den Lebensäußerungen der Zelle tätig sind. Unter diesen spielen natürlich die Eiweißkörper die Hauptrolle, Substanzen, welche ebenfalls optisch aktiv sind und daher auch einen asymmetrischen Bau der Molekel besitzen müssen, bei deren Bildung außerdem Kohle-

hydrate in den meisten Fällen und gerade bei der Hefe eine wichtige Rolle spielen. Nimmt man an, daß bei dieser Umbildung der geometrische Bau der Molekel im wesentlichen ein ähnlicher bleibt, so könnte man daraus weiter folgern, daß *die Hefezellen bloß solche Zuckerarten zu spalten vermögen, deren molekularer Buu nicht zu weit von demjenigen des Traubenzuckers abweicht.* Allerdings müssen trotzdem in dem Protoplasma der einzelnen Hefearten feinere Strukturunterschiede bestehen, welche das verschiedene Verhalten derselben bedingen.

Ein sehr interessantes Beispiel für den Einfluß der stereochemischen Konstitution einer Verbindung auf ihre Verwertbarkeit als Nahrung für Pilze und Bakterien liefert auch das von Bertrand entdeckte *Sorbosebakterium*, welches gewisse mehrwertige Alkohole (Sorbit, Mannit, Glyzerin) oxydiert, denen gemeinsam ist, daß in ihrem Molekül die den sekundären Alkoholen eigentümliche Gruppe

```
  |
H·C·OH
  |
```

derart angeordnet ist, daß eine OH-Gruppe kein H-Atom zur Seite hat:

```
         H                          H  H  OH H
         |                          |  |  |  |
CH2OH—C—CH2OH            CH2OH—C—C—C—C—CH2OH
         |                          |  |  |  |
         OH                         OH OH H  OH
     (Glyzerin)                     (d-Sorbit)
```

Beim *Xylit* und *Dulcit*, die nicht verwertet werden, ist dies nicht der Fall, hier stehen alle OH-Gruppen neben H-Atomen:

```
        H  OH H              |         H  OH OH H
        |  |  |              |         |  |  |  |
CH2OH—C—C—C—CH2OH         | CH2OH—C—C—C—C—CH2OH
        |  |  |              |         |  |  |  |
        OH H  OH             |         OH H  H  OH
        (l-Xylit)            |         (d-Dulcit)
```

Man darf gewiß noch weitere interessante Aufschlüsse erhoffen, wenn erst auch mit verschiedenen *Pilzen* und *Bakterien* ähnliche Versuche angestellt sein werden, wie sie E. Fischer mit Hefepilzen in ihrem Verhalten gegen verschiedene Zucker durchführte. Es ist ja nicht unwahrscheinlich, daß auch hinsichtlich der verschiedenen Aminosäuren und Polypeptide von einzelnen Bakterienarten eine Auswahl getroffen wird und daß es unter denselben solche gibt, welche spezifische Nährstoffe bestimmter Species darstellen, so daß sie allein oder mit kleinen Mengen anderer Substanzen zusammen den ganzen Energieumsatz bestreiten können (Nawiasky, 80). In der Tat liegen aus neuester Zeit (1909) von Abderhalden und Pringsheim (1) Beobachtungen über spezifisch verschiedene Wirkungen verschiedener Schimmelpilze (und Hefen) auf Polypeptide vor.

B. Die mineralischen Nährstoffe der niederen Pilze.

Daß zur Bildung des Pilzplasmas, wie auch in jedem anderen Falle, außer den organischen und anorganischen Verbindungen, welche C, N, H, O liefern, auch noch gewisse andere Elemente absolut er-

forderlich sind, wurde schon mehrfach hervorgehoben, und es lehrt dies in jedem Falle die Untersuchung des Verbrennungsrückstandes, der Asche, über deren Zusammensetzung eine ganze Reihe von Angaben vorliegen, deren Zuverlässigkeit allerdings, namentlich bezüglich der Bakterien, wegen nicht genügender Reinheit des Materials nur eine bedingte ist. STOKLASA (108) erhielt durch massenhafte Züchtung von *Azotobacter* genügende Mengen zur Ausführung von Aschenalysen. Diese ergaben, daß die Reinasche fast ganz aus K_2O und P_2O_5 besteht. Hieraus läßt sich auf die Notwendigkeit dieser beiden Stoffe für die Ernährung dieser Bakterienform schließen. Im allgemeinen darf man wohl sagen, daß in der Asche aller daraufhin untersuchten Pilze Kali und Phosphorsäure vorherrschen. Wie überhaupt in der physiologischen Chemie, hielt man auch die Asche der Hefezellen lange Zeit für etwas Nebensächliches, für eine sozusagen zufällige Verunreinigung. Diese Auffassung war ja auch in der Eiweißchemie früher allgemein vorherrschend. Die Frage nach der Unerläßlichkeit von Mineralstoffen für die Entwicklung niederer Pilze (Hefe) konnte erst dann entschieden werden, als es gelungen war, eine Nährlösung aufzufinden, in welcher die erforderliche N-Nahrung nicht in Gestalt der (stets aschehaltigen) Eiweißkörper geboten wurde. Dies hat, wie schon erwähnt, zuerst PASTEUR mit Erfolg versucht. Zur Deckung des Aschebedarfes für die Zwecke der künstlichen Züchtung empfahl er die Asche von Bierhefe und fügte davon seiner Nährlösung, welche aus 100 ccm Wasser, 10 g Rohrzucker, 0,1 g weinsaurem NH_4 bestand, den Verbrennungsrückstand von 1 g Hefe zu. Der Gehalt an Mineralstoffen der Hefetrockensubstanz beträgt durchschnittlich 5 Proz. Die Asche besteht zum größten Teil (bis zu 80 Proz.) aus Kali und Phosphorsäure. Diese Mineralbestandteile braucht sie demgemäß als Nährstoffe in großen Mengen (vgl. WOLFF, Aschenanalysen I, II 1880). Später hat dann AD. MEYER (72) festgestellt, daß von den mineralischen Nährstoffen für die Entwicklung der Hefe unbedingt erforderlich sind: K, Mg, P, S und Fe. Wir werden sehen, daß in dieser Beziehung wesentliche Unterschiede gegenüber dem Plasma höherer Pflanzen und Tiere bestehen, zu dessen Bildung einerseits mehr Elemente (so z. B. Ca und Mg) erforderlich sind, während andererseits gewisse Stoffe, welche von manchen Pilzen noch notdürftig assimiliert werden können, (wie Rubidium und Caesium) für jene kaum verwendbar erscheinen. MAYER ersetzte die Hefeasche durch ein künstliches Salzgemisch von folgender Zusammensetzung: 0,1 g KH_2PO_4, 0,01 g $Ca_3(PO_4)_2$, 0,1 g $MgSO_4$, auf 20 ccm Wasser. Es muß besonders betont werden, daß nach unserem derzeitigen Wissen die Salze in ihren Lösungen mehr oder weniger dissoziiert sind, und daß daher mit Ionen-Wirkungen unter allen Umständen gerechnet werden muß, wenngleich die Kompliziertheit der Salzgemische in den üblichen Nährlösungen eine Uebersicht der Dissoziationsverhältnisse im gegebenen Falle kaum ermöglicht. Wenn daher von der Unentbehrlichkeit oder Entbehrlichkeit irgendeines Metalles die Rede ist, welches in Form eines Salzes dargeboten wurde, so bleibt es zunächst durchaus dahingestellt, ob die Assimilation des Metalles als freies Kation oder mit irgendeinem Anion verbunden erfolgte, sowie ebenso auch die Rolle der freien Anionen fraglich erscheint. Dies gilt in Gleichem bei Darreichung anorganischer wie organischer Metallsalze, und es wäre letzterenfalls

ganz wohl denkbar, daß das Metallion mit einem organischen Anion der Nährlösung assimiliert wird.

Es war schon früher davon die Rede, daß CZAPEK den Nährwert gewisser organischer Salze nach dem Grade ihrer elektrischen Dissoziation beurteilt.

In allen Fällen spielt der Gehalt der Nährlösungen an freien H- resp. OH-Ionen (die saure oder alkalische Reaktion) eine sehr wichtige Rolle. Ziemlich allgemein war und ist die Ansicht verbreitet, daß Sproß- und Schimmelpilze am besten bei saurer Reaktion der Nährlösungen gedeihen, während Bakterien nur bei neutraler und noch besser bei schwach alkalischer Reaktion wachsen. Dies kann nun keineswegs als ausnahmslose Regel gelten, vielmehr sind Fälle bekannt, wo Schimmelpilze auch schwach alkalische Reaktion zu ertragen vermögen.

Die größte Konzentration freier H-Ionen scheint *Aspergillus niger* ertragen zu können (NIKITINSKY, 82), während *Rhizopus nigricans*, sowie *Saccharomyces cerevisiae* sehr empfindlich sind. Bei organischen Säuren spielt auch die Art der Säure (d. h. die Anionen bezw. die undissoziierten Moleküle) eine große Rolle. So vermögen Schimmelpilze noch auf sehr konzentrierten Lösungen von Weinsäure, Aepfelsäure, Zitronensäure zu wachsen, *Aspergillus niger* sogar nach auf 30-proz. Lösungen von freier Weinsäure. Ein gutes Beispiel dafür, daß nicht bloß die Säuerung als solche, sondern auch die Art der Säure von Bedeutung ist, liefert die sonst stark säureempfindliche *Saprolegnia*, welche nach MAURIZIO so viel Salicylsäure und Borsäure verträgt, daß sie durch einen Zusatz davon gegen Bakterien geschützt werden kann. Auch den Hefezellen schadet Borsäure nur wenig, und man kann sie bei geeigneter Wahl der Konzentration auch durch Zusatz von Mineralsäuren (HCl, H_2SO_4) gegen das schädliche Aufkommen von Bakterien schützen. Nach WILHELMI (LAFARS Handbuch, Bd. 1, p. 376) wächst *Saccharomyces guttulatus* nur dann gut, wenn der Nährboden einen Säuregehalt entsprechend einer 0,5-proz. HCl hat.

Sehr eingehende und gewissenhafte Versuche über die zur Ernährung von Schimmelpilzen und Bakterien notwendigen Metalle verdanken wir namentlich MOLISCH (75) und W. BENECKE (9a). Es ergab sich vor allem die absolute Unentbehrlichkeit des Kaliums. Bei *Aspergillus*, *Penicillium* oder *Mucor* tritt keine oder nur spurweise Keimung ein, wenn dieses Alkalimetall fehlt. Die erforderlichen Mengen sind allerdings oft minimal und einwandsfreie Versuche oft sehr schwer anzustellen. BENECKE konnte noch einen Unterschied in der Entwicklung der Pilze konstatieren, je nachdem 0,00002 Proz. KCl zugesetzt wurden oder nicht. $^2/_{100}$ eines Milligramms in 100 ccm etwa werden vom Pilze eben noch „empfunden". Neuerdings hat KOSSOWICZ (60) den Einfluß des K auf Hefezuchten eingehend geprüft und gezeigt, daß größere Mengen eines Kalisalzes die Vermehrung von *Saccharomyces ellipsoideus* und anderen Hefenrassen stark beeinträchtigen. Das Optimum lag bei etwa 1,2 Proz. KCl.

Für Bakterien ist bei dem äußerst geringen Bedarf an Aschebestandteilen die Unentbehrlichkeit des K noch schwerer zu entscheiden, da eine genügende Reinigung der dargebotenen Nährstoffe sehr schwer durchführbar ist. Dasselbe gilt bezüglich der Frage, ob das Na für gewisse Meeresbakterien (besonders Leuchtbakterien) den Wert eines Nährelementes besitzt. Für das Wachstum von *Azotobacter* soll nach GERLACH und VOGEL weder K noch Na, wohl aber Ca und P_2O_5 erforderlich sein.

In einer neuen Arbeit (1907) weist BENECKE nochmals nachdrücklich auf die Schwierigkeiten hin, welche derartigen Untersuchungen gerade bei Bakterien entgegenstehen, indem die Löslichkeit der Wandung der Kulturgefäße hier eine sehr große Rolle spielt. Er benützte neuerdings Kölbchen aus geschmolzenen Bergkrystall, bei dem in alkalischen Nährlösungen höchstens Spuren von Kieselsäure übergehen können. Ferner Kolben aus Jenenser Geräteglas, das ganz kaliumfrei ist, aber etwas Mg enthält, auch Spuren von Zink und möglicherweise von Ca abgibt. Die Chemikalien wurden natürlich auf das sorgfältigste gereinigt.

Es zeigte sich, daß *Bacillus fluorescens liquefaciens* FLÜGGE und *Bac. pyocyaneus* GESSARD in ganz einfach zusammengesetzten Nährlösungen, die außer einer günstigen C- und N-Quelle (z. B. Asparagin 0,25 Proz.) nur die Ionen des K und Mg, sowie der H_3PO_4 und der H_2SO_4 enthielten (Magnesiumphosphat und K_2SO_4), sehr gut gedeihen, daß also in diesem Falle Ca nicht erforderlich erscheint. Dagegen entstanden in K-freien Lösungen (mit $MgSO_4$ statt K_2SO_4) [bei Anwendung von Bergkristallgefäßen oder in Jenenser Gläsern] niemals Bakterienvegetationen, in Darmstädter Resistenzglas, das sehr kaliarm ist und Mg enthält, waren sie mäßig, in allen anderen Gläsern aber unterschiedslos kräftig entwickelt. Bei Versuchen, die zur Beantwortung der Frage angestellt wurden, wieviel K in einer Lösung mindestens vorhanden sein muß, ergab sich, daß, wenn der Gehalt an K_2SO_4 unter $^1/_{50}$ mg in 100 ccm sinkt, die Entwicklungshöhe K-reicher Kulturen nicht mehr erreicht wird. Sinkt aber der Gehalt an Salz auf etwa $^1/_{150}$ mg im 100 ccm, so ist nur mäßige Entwicklung zu beobachten. Beträgt der Gehalt an Ka_2SO_4 endlich weniger als den 10000. Teil eines Milligrammes in 100 ccm, so ist das Wachstum von dem verschwindend geringen Wachstum in den K-freien Lösungen nicht zu unterscheiden.

Zur Entscheidung der Frage nach der Notwendigkeit des Mg verwendete BENECKE eine Nährlösung, die Asparagin, K_2SO_4 und ein Alkaliphosphat an Stelle des Magnesiumphosphates enthielt. Es wurde in Quarzkolben kein Wachstum beobachtet. Wurde aber eine minimale Spur eines Mg-Salzes zugesetzt, so traten alsbald Wachstum und Farbstoffbildung ein. Jenaer Glas, das für K-Versuche so wertvoll ist, eignet sich ebensowenig, wie das Resistenzglas für Mg-Versuche, für die dagegen das Mg-freie Wiener Normalglas zu empfehlen ist. Ebenso wie K, ist also auch Mg für die genannten Bakterien unbedingt erforderlich.

Bezüglich der Vertretbarkeit des K durch andere Alkalimetalle hat sich ergeben, daß Na und Li hierzu schlechterdings untauglich sind; auch von einer nur teilweisen Ersetzbarkeit durch sie ist nichts zu bemerken. WEHMER (115a) nahm zwar eine solche an (für Na), doch konnten seine Ergebnisse von anderen Forschern nicht bestätigt werden.

Lithium wirkt (auf *Aspergillus niger* und auch auf Bakterien) sogar direkt giftig. Doch kann diese Giftwirkung, wie BENECKE fand, durch Zusatz von K-Salzen ganz aufgehoben werden. 0,2 Proz. von ($LiNO_3$), als N-Qelle einer vollständigen (Weinsäure als C-Quelle und 0,05 Proz. KH_2PO_4 als K-Quelle führenden) Nährlösung zugefügt, bedingte eine noch kräftigere Entwicklung, als wenn (KNO_3) an Stelle des ($LiNO_3$) vorhanden gewesen wäre.

Auffallenderweise nimmt das Rubidium insofern eine besondere Stellung ein, als es zwar das K nicht ganz, wohl aber zum Teil vertreten kann, insofern es Mycelbildung, aber keine Sporenbidung erlaubt. Für Bakterien (*Bac. fluoresc. liquefac.* und *Bac. pyocyaneus*) ist nach BENECKE das K durch Rb und Caesium vertretbar, doch sind die Wirkungsgrenzen nach oben und nach unten enger gesteckt, als die des K. Während ein Zusatz von 0,0000015 Proz.

(KCl) zu einer alkalifreien Nährlösung vollauf genügt, um das Wachstum gegenüber dem in K-freien Lösungen merklich zu fördern, muß die Ionenkonzentration des (RbCl) mindestens 10mal, die des (CsCl) sogar etwa 100mal so groß gemacht werden, damit die Reizschwelle überschritten wird.

Für Sproßpilze hatte auch schon Naegeli (78) die Vertretbarkeit des K durch Rb experimentell behandelt, eine Tatsache, die dann auch Winogradsky für *Mycoderma vini* behauptet. Falls wirklichbei Pilzen das Rb an Stelle des K treten kann, ist dies der einzige bekannte Fall einer totalen gegenseitigen Vertretung zweier Elemente.

Wenn bei den Alkalimetallen von einer wenigstens teilweisen Vertretbarkeit des K durch Rb und Cs gesprochen werden konnte, so ist eine solche innerhalb der Reihe der Erdmetalle ganz ausgeschlossen. Hier spielt das Magnesium allein und ausschließlich eine Rolle. Nachdem schon Ad. Mayer (72) darauf hingewiesen hatte, daß für Gärungsorganismen (Hefepilze) dieses Metall sicher bedeutungsvoller sei als etwa das Cu, hatte dann Naegeli behauptet, daß Mg, Ca, Ba, Sr, wenn auch vielleicht nicht gleichwertig seien, so doch jedes für sich allein den Pilz ernähren könne. Winogradsky wies dann die Unentbehrlichkeit des Mg für *Mycoderma* nach. Benecke, Molisch und Günther (36) zeigten dasselbe für Schimmelpilze und erwiesen gleichzeitig die Nichtverwertbarkeit durch andere Erdmetalle. Nach allen bisherigen Erfahrungen darf man daher wohl mit einiger Sicherheit sagen, daß das Mg ein Metall ist, dessen keine Pflanze zu ihrer vollkommenen Entwicklung entraten kann, das vielmehr in das Leben einer jeden Zelle eingreifen muß und eine für das Leben des Protoplasmas integrierende Substanz ist. Bezüglich der Bakterien liegen ja allerdings nur wenige und ungenügende Erfahrungen vor, und manche Formen scheinen in der Tat ohne Mg auskommen zu können. Interessant ist, daß die Hefe- und Schimmelpilze sowie die meisten Bakterien im Gegensatz zu den meisten Chlorophyllpflanzen und sicher auch den tierischen Zellen des Ca nicht bedürfen, wenigstens nicht für die Entwicklung von Spore zu Spore.

Für *Azotobacter chroococcum* hat Christensen (16) die Unentbehrlichkeit des Ca (resp. Mg) nachgewiesen, während das K für diese Bakterien keinen unentbehrlichen Nährstoff bildet, wenn es gleich einen gewissen fördernden Einfluß auf die Entwicklung des *Azotobacter* ausübt. Außer $CaCO_3$ kann *Azotobacter* auch Kalk aus $CaHPO_4$ sowie in Verbindung mit organischen Säuren (Milchsäure, Zitronensäure) ausnützen, dagegen nicht in Form von $Ca_3(PO_4)_2$, $CaCl_2$ und $CaSO_4$. Bemerkenswerterweise können einige Fäulnisbakterien auch Tricalciumphosphat ausnützen, ein Beweis dafür, daß die unlöslichen Phosphate des Bodens in aufnehmbare Form übergehen können. Offenbar spielen dabei Säuren, welche von den Bakterien gebildet werden, die wichtigste Rolle; es scheint sich hauptsächlich um flüchtige Fettsäuren zu handeln (Essigsäure, Buttersäure).

Bei den Versuchen der genannten Autoren ergab sich, daß durch Zugabe von Dextrose in Kulturen mit verschiedenem Impfmaterial (*Bac. mycoides, Bac. mesentericus*, Erde, Jauche) günstige Bedingungen für reichliche Säurebildung geschaffen und sowohl die H_3PO_4 des Knochenmehls wie auch des Tricalciumphos-

phates und des Thomasmehls löslich gemacht wurde, allerdings in sehr verschiedenen Graden. War aber den Kulturen $CaCO_3$ zugefügt, so trat in keinem einzigen Falle ein Löslichwerden des H_3PO_4 ein, da die hierzu erforderliche freie Säure dann durch den kohlensauren Kalk sofort beschlagnahmt wurde.

Nach GRIGORIEW-MANOILOW (35a) wird das Ca-Phosphat des Knochenmehls durch den *Bac. osteomyelitidis* in Lösung gebracht.

Ueber die eigentliche Bedeutung der Metalle (K, Mg) für die lebenden Pilzzellen sind wir leider noch ganz im Unklaren, es ist nicht bekannt, ob sie nur bei der Bildung von Baustoffen eine Rolle spielen oder, wie es wahrscheinlich ist, auch ganz spezifische Aufgaben zu erfüllen haben. Erwähnenswert ist die oft konstatierte Tatsache, daß in K-freien Zuchten von Schimmelpilzen meist gar keine Neigung zur Fruchtbildung besteht. Doch erscheint es noch zweifelhaft, ob ohne Spuren von K überhaupt Entwicklung erfolgt. Angeblich soll K und Mg für die Farbstoffbildung (Fluoreszenz) seitens gewisser Bakterien (*Bac. pyocyaneus* und *viridans*) unerläßlich sein. Desgleichen wird ein maßgebender Einfluß von Mg-Salzen auf die Farbstoffbildung gewisser Saccharomyceten behauptet.

In einer Nährlösung, welche 5 Proz. Saccharose, 0,4 Proz. KCl, 0,4 Proz. $MgSO_4$, 0,04 Proz. $CaH(PO_4)$ und 0,4 Proz. $(NH_4)_2HPO_4$ enthält, bilden *S. ellipsoideus I* und *S. cerevisiae I* einen fleischroten und Spiritushefe Rasse II der Berliner Station einen rötlichgelben Farbstoff, dessen Entstehung sich abhängig zeigte von der Anwesenheit und Menge des Mg-Sulfates. Bei 0,04 Proz. tritt sie ein, wächst mit steigendem Gehalt, um bei vollständiger Sättigung der Nährlösung mit $MgSO_4$ das Maximum zu erreichen.

Für die Farbstoffbildung einiger fluoreszierender Bakterien genügen schon sehr geringe Spuren von $MgSO_4$ (0,00001—0,01 Proz). Der *Bac. fluorescens putidus* bedarf aber zur Hervorbringung der Fluoreszenz 0,04 Proz. Für *Bac. prodigiosus*, den Bacillus des blutenden Brotes, stellte KUNTZE (61a) fest, daß ohne Mg zwar noch Wachstum, aber keine Farbstoffbildung erfolgt, doch genügen schon 0,001 Proz. $MgSO_4$, um diese zu ermöglichen. Da bei Darreichung von Mg-Salzen nach Untersuchungen von COUPIN (17a) die Natur der Säure sich als gleichgültig herausstellte, so darf man schließen, daß es nur auf die Mg-Ionen ankommt.

Eine etwas fragwürdige Rolle spielen die Schwermetalle bei der Entwicklung der Pilze. Seit RAULIN (96) weiß man, daß Zusätze von Fe- oder Zn-Salzen zu Kulturen von *Aspergillus* günstig wirken und unter Umständen das Trockengewicht der Pilzernten um das Mehrfache steigern können. Jedes der beiden Metalle soll seine Funktion haben und eines das andere nicht ersetzen können. Eigentümlicherweise schien das Zink noch wichtiger zu sein als das Eisen. RAULIN hat auch schon die Frage nach der Vertretbarkeit des Eisens durch Mangan aufgeworfen und fand eine geringe Steigerung der Ernte durch Mn-Zugabe, ließ aber unentschieden, ob dies einer Wirkung des Mn oder einer Verunreinigung mit Fe zuzuschreiben sei. Neuerdings kam dann MOLISCH (75a) zu dem Resultat, daß das Fe ein integrierender Bestandteil der Pilznahrung sei, ohne dies freilich streng beweisen zu können. Auch BENECKE (9a) ist dies nicht gelungen, doch neigt er sich der Ansicht MOLISCHS zu. Er hält es für möglich, daß die Spaltpilze Fe brauchen, aber in ganz geringen Spuren, die sich jedem Nachweis entziehen.

Vielleicht liegt die Bedeutung der genannten Schwermetalle nicht sowohl darin, daß sie in die Zusammensetzung der lebenden Substanz

eingehen, als vielmehr in dem Umstande, daß sie, wie Pfeffer (86a) bemerkt, sozusagen auslösende oder nur regulierende Reize bilden, welche die Tätigkeit des Wachstums beeinflussen und fördern.

Auf Veranlassung Pfeffers hat Richards (98a) den Einfluß kleiner Zutaten verschiedener Mineralsalze auf das Ernte-(Trocken-)Gewicht von *Aspergillus niger* geprüft und fand namentlich $ZnSO_4$, $FeSO_4$, $NiSO_4$, $CoSO_4$, NaFl und Na_2SiO_3 sehr förderlich (Tabelle in Czapeks Biochemie).

In einem seiner Versuche ergab sich, daß eine ohne $ZnSO_4$ herangezüchtete Decke von *Aspergillus niger* 335 mg wog, eine mit Zusatz von 0,002 Proz. gezüchtete aber 730 mg. Ein Zusatz von 0,016 Proz. bewirkte sogar ein Hinaufschnellen des Trockengewichts auf 770 mg. Diese Zahlen gelten für eine gezuckerte Mineralsalznährlösung. Bei Zuführung von Albumose anstatt $(NH_4)NO_3$ als N-Quelle trat der fördernde Einfluß des Zn stark zurück. Daß auch Cu-Salze bei richtig gewählter Konzentration als Reizmittel wirken können, zeigte Ono (Lafars Handb., Bd. 1, p. 380). Ein Zusatz von 0,004 Proz. $CuSO_4$ hatte bei *Aspergillus niger* in gezuckerten Mineralsalznährlösungen eine Verdoppelung des Erntegewichtes zur Folge, 0,064 Proz. hingegen erwies sich schon als beeinträchtigend. Es ist wahrscheinlich, daß es sich hier nicht sowohl um eine fördernde Wirkung der unzersetzten Salzmoleküle handelt, sondern vielmehr um eine solche der Metallionen (Kationen).

Wie für Schimmelpilze, so ist neuerdings durch Kossowicz (60) auch für Hefe der fördernde Einfluß des Fe nachgewiesen worden. *Saccharomyces cerevisiae I* Hansen vermehrte sich in einer gezuckerten Nährlösung ohne Fe-Zusatz von 10000 auf 226 Mill. Zellen, mit 0,001 Proz. $FeSO_4$ aber auf 320 Mill., mit 0,005 auf 340 Millionen. H. Schulz (102a) fand, daß man auch durch Zusatz von Sublimat, Jod, JK, Chromsäure, Salicylsäure oder Ameisensäure in geringer Konzentration fördernde „Reizwirkungen“ auf „Bäckerhefe“ erzielen kann.

„Chemische Reizwirkungen“ sind auch von seiten organischer Stoffe bekannt, und es gehört hierher die fördernde Wirkung, welche nachweislich gewisse Stoffwechselprodukte auf das Wachstum mancher Pilze ausüben. Schon Raulin hatte gefunden, daß bei wiederholtem Abernten und Neubesäen derselben Nährlösung mit *Aspergillus niger* die zweite Ernte oft erheblich größer ausfällt als die erste, so daß ungeachtet des Stoffverbrauchs die Nährlösung während der ersten Wachstumsperiode „besser“ wird. Auch Nikitinsky (82) sieht sich zu dem Schlusse gedrängt, daß der genannte Pilz einen oder mehrere Stoffe „in die Kulturflüssigkeit ausscheidet, die nicht als Nährstoffe, sondern als Reiz auf den Pilz wirken“. Auch von organischen Giften sind derartige katalytische Wirkungen bekannt (Richards).

Die Wirkung chemischer Reize erstreckt sich nicht allein auf das Wachstum im allgemeinen, sondern nicht selten auf ganz spezielle Lebenserscheinungen niederer Pilze.

So weiß man, daß zum Auskeimen der Sporen nicht allein Wasser und eine entsprechende Temperatur erforderlich sind, sondern vielfach auch das Vorhandensein gewisser gelöster Stoffe in kleinsten Mengen. So keimen zwar die Sklerotien von *Aspergillus niger* in reinem Wasser aus, nicht aber auch die Konidien, für deren Keimung eine minimale Menge organischer Stoffe durchaus erforderlich ist (Literatur in Lafars Handbuch, Bd. 1, 2. Aufl., p. 340). Nach Duggar keimen zwar die Sporen von *Botrytis vulgaris*, *Oedocephalum album* und *Uromyces caryophyllinus* auf reinem Wasser, nicht aber auch die von *Aspergillus*, *Penicillium*, *Phycomyces*. Es genügt aber schon, daß das Wasser über (wasserunlöslichem!) Paraffin stand, um die Keimung von *Aspergillus* zu ermöglichen. Benecke fand, daß Konidien von *Aspergillus niger* auf Zuckerlösung auskeimen, aber nur dann, wenn (bei schwach saurer Reaktion) Magnesiumsalze nicht fehlen. Die Konidien von *Eurotium*

(Aspergillus) repens keimen auf Pepton nur, wenn der Lösung anorganische Salze, etwa KNO_3, zugesetzt werden. Die Sporen mancher Pilze keimen überhaupt nur unter ganz besonderen Bedingungen und scheinen demnach auf Vorhandensein gewisser, vorläufig nicht näher bekannter Stoffe oder Stoffkombinationen durchaus angewiesen zu sein. So entwickeln sich die Sporen der mistbewohnenden Basidiomyceten weder auf Wasser noch in Zuckerlösungen, wohl aber in Mistdekokten, bei anderen ist es erforderlich, daß sie den Darmkanal bestimmter Tierarten passieren etc. Besonders parasitische Pilze liefern in dieser Beziehung eine Fülle merkwürdiger Beispiele (KLEBAHN, 57a).

Sehr genau hat POTTS (88a) die Keimungsbedingungen der Sporen von *Dictyostelium mucoroides*, eines auf Pferdemist lebenden Myxomyceten, festgestellt. Die Versuche zeigten, daß Phosphate, organische Verbindungen und Sauerstoff unbedingt erforderlich sind. Weder in einer reinen Saccharoselösung noch auch in KNOPscher Lösung für sich fand Keimung statt, wohl aber, wenn beide gemischt wurden. Von den Salzen, welche die KNOPsche Lösung enthält ($Ca(NO_3)_2$, K_3PO_4, $MgSO_4$ und KNO_3), erwies sich nur das Phosphat wirksam. „Die Notwenigkeit organischer Verbindungen für das Keimen ist dadurch erwiesen, daß in K_3PO_4 und sogar in KNOPscher Lösung kein Keimen stattfindet. Wenn man aber ein wenig von irgendeiner organischen Substanz, wie Kohlehydrate, Asparagin, Leucin etc. — sei sie N-haltig oder nicht — beifügt, so keimen die Sporen gut. Die benötigte Quantität organischer Materie ist sehr klein; die in Leitungswasser vorhandene Menge genügt, wie das gute Keimen in Leitungswasser + K_3PO_4 zeigt. Welcher Art diese Substanzen sind, ließ sich bei ihrer geringen Menge nicht ermitteln."

Ueber die Bedingungeu der Keimung der Sporen höherer Pilze (Hutpilze) hat neuerdings RUMBOLD (99a) Mitteilung gemacht.

Es ist von hohem Interesse, die Rolle, welche anorganische Stoffe für die Entwicklung und die normalen Funktionen der niederen Pilze spielen, mit den Ergebnissen zu vergleichen, zu welchen HERBST (40a) bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe gelangt ist. Auch hier erwies sich Zufuhr von K, Mg, SO_4 (Ionen), aber außerdem noch Na, Ca, Cl, ein Karbonat und ein nicht zu tiefer Grad von Alkalinität als unentbehrlich. K war in ziemlichem Ausmaße durch Rb und Cs vertretbar, während Ca nicht durch Sr und Ba ersetzt werden konnte. Es ist an dem genannten tierischen Objekt auch gelungen, einige weitere Aufschlüsse darüber zu erhalten, ob gewisse anorganische Stoffe für ganz bestimmte Prozesse notwendig, für andere aber entbehrlich sind, sowie darüber, „ob sich ihre Unentbehrlichkeit über den ganzen Entwicklungsverlauf erstreckt oder ob gewisse Stoffe nur in späteren Stadien verfügbar sein müssen. Daß die unentbehrlichen Aschebestandteile spezifische Rollen zu spielen haben, ergibt sich übrigens schon aus der Tatsache, daß eine Vertretbarkeit dieser Stoffe nur in ganz geringem Umfange möglich ist. Es müssen dieselben daher im Organismus Zustände chemischer und physikalischer Art herbeiführen, die durch andere Stoffkombinationen nicht herbeigeführt werden können" (HERBST).

Als ein sehr erfreuliches Resultat des Einflusses der physikalischen Chemie auf die Physiologie, namentlich auch auf die der kontraktilen Substanzen sind schon eine ganze Anzahl solcher spezifischer Wirkungen gewisser Metallionen (Na, Ca) bekannt geworden, doch kann hier auf diesen Punkt nicht näher eingegangen werden.

Zusammenfassung.

Die vorstehende Darstellung der Assimilationsvorgänge bei niederen Pilzen, bei der ich im wesentlichen die zusammenfassenden Arbeiten von W. Benecke in Lafars Handb. d. technischen Mykologie, Bd. 1, und von Czapek (Biochemie der Pflanzen) zugrunde legte, macht selbstverständlich keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Vielmehr kam es mir nur darauf an, an der Hand passend gewählter Beispiele eine Uebersicht der Ernährungsphysiologie dieser so überaus interessanten Organismengruppe zu geben. Wer eingehendere Belehrung sucht, wird dieselbe in den genannten beiden großen Werken, sowie an der Hand der dort sehr vollständig angeführten Literatur finden.

Das hervorstechendste Ergebnis aller bisher besprochenen Untersuchungen über die Ernährung der niederen Pilze ist, wie man leicht sieht, die außerordentliche Verschiedenheit der Ansprüche, welche die einzelnen Formen, und zwar oft ganz nahe verwandte, an die chemische Zusammensetzung einer ihnen zusagenden Nahrung stellen. Im physiologischen Sinne darf man wohl diejenigen Pilze als die am wenigsten differenzierten, tiefststehenden ansehen, welche bei rein anorganischer Ernährung („autotroph") zu wachsen vermögen[1]. Bezeichnender Weise findet sich unter den Hefe- und Schimmelpilzen keine einzige Form, welche in diesem Sinne als autotroph zu bezeichnen wäre, dagegen gibt es eine ganze Anzahl Bakterien, welche rein anorganischer Nahrung entweder ausschließlich angepaßt sind oder sie doch wenigstens im gegebenen Falle auch ausnützen können. Hier sind in erster Linie die nitrifizierenden Bakterien zu nennen, von denen es feststeht, daß sie in einem Medium sich zu entwickeln vermögen, welches keine Spur organischer C- oder N-Verbindungen enthält, und denen daher, wie den grünen Pflanzen die Fähigkeit zukommt, CO_2, die sie zum größten Teil der Luft, teilweise wohl auch anorganischen Karbonaten entnehmen, als einzige C-Quelle zu benutzen. Der N entstammt entweder NH_4-Salzen (bei den Nitritbildern) oder Nitriten (bei den Nitratbildnern).

Ein weiteres Beispiel rein anorganischer Ernährung liefert der von Beijerinck entdeckte *Bacillus oligocarbophilus*, der aber nicht CO_2, sondern CO assimiliert. Ammoniumsalze liefern auch hier

1) Es sind für die verschiedenen Ernährungsweisen eine ganze Anzahl Synonyme in Gebrauch, über die die nachstehende Tabelle eine Uebersicht gibt:

Art der Ernährung	Bezeichnung nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl.	Andere Autoren
Assimilation der CO_2 und der anorganischen Salze	autotroph	holophytisch (Bütschli, Klebs) prototroph (Fischer) autophytisch (Beijerinck) pflanzlich (Klebs)
Aufnahme organischer Nahrung, daneben CO_2-Assimilation	mixotroph	halbsaprophytisch
Nur Aufnahme organischer Stoffe und anorganischer Salze	heterotroph (allotroph)	rein saprophytisch

den N. Auch der *Bac. methanicus* (SÖHNGEN) verschmäht organisch gebundenen C und N und verwendet Methan (Sumpfgas) als C-Nahrung, Endlich ist noch die auch in anderer Hinsicht so merkwürdige Gruppe der Schwefelbakterien zu nennen, welche später noch eingehender besprochen werden, die wie die nitrifizierenden Bakterien sich rein anorganisch ernähren und wahrscheinlich CO_2 assimilieren können. Für gewisse S-Bakterien des Meeres hat NATHANSON (79a) den Nachweis erbracht, daß sie außer CO_2 oder Karbonaten keiner anderen C-Quelle bedürfen. Daß übrigens auch höhere Pilzformen unter Umständen äußerst wenig organische Substanz zu ihrem Wachstum brauchen, zeigt unter anderem eine Beobachtung von KERNER (Pflanzenleben, I, p. 93). Wie wenig es angeht, die Ernährungsphysiologie der niederen Pilze schematisch zu behandeln, zeigen auf das deutlichste Formen, welche, wie der *Bac. pantotrophus*, ebensogut auf rein anorganischen Nährböden gedeihen, wie auf organischen. Bei Gegenwart von O und CO_2 verbrennt derselbe H zu H_2O unter Bildung von Formaldehyd, kann aber auch auf fast allen üblichen organischen Unterlagen gezüchtet werden. Da der nötige Stickstoff NH_4-Salzen, Nitriten oder Nitraten ebensogut entnommen werden kann, wie andererseits organischen N-Verbindungen, so hat man es hier offenbar mit Organismen zu tun, welche den Uebergang zu der ungeheuren Mehrzahl niederer Pilzformen bilden, die wenigstens in bezug auf ihren C-Bedarf durchaus auf organische Verbindungen angewiesen sind. PFEFFER stellte diese als „heterotrophe“ (allotrophe) Formen jenen „autotrophen“ gegenüber.

Als „autotroph“ („prototroph“ nach A. FISCHER) in bezug auf N können außer gewissen Bodenbakterien (*Clostridium Pasteurianum* und *americanum*, *Amylobacter*, *Azotobacter*), sowie den auf Leguminosenwurzeln parasitierenden Knöllchenbakterien (*B. radicicola*) vielleicht auch einige Schimmelpilze bezeichnet werden, welche ebenfalls die Fähigkeit besitzen, den freien elementaren Stickstoff assimilieren zu können. Gleichzeitig besteht aber für C die ausgeprägteste Heterotrophie, indem geeignete organische C-Verbindungen (Zucker, Mannit u. a.) in reichlicher Menge dargeboten werden müssen. Auch ist zu erwähnen, daß zwar *Clostridium Pasteurianum* gebundenen N vollkommen entbehren kann, nicht so aber die Arten von *Azotobacter*, welche zu ihrem Gedeihen außer freiem N auch Spuren von N-Verbindungen unbedingt benötigen, sie sind, wie BEIJERINCK es bezeichnet, „oligonitrophil“. Auch die Knöllchenbakterien scheinen zwar bei völliger Abwesenheit von gebundenem N leben zu können, vermögen jedoch N auch aus organischen Verbindungen zu entnehmen und tun es unbeschadet der Speicherung freien N's unter normalen Verhältnissen gewiß immer.

Indem wir uns nun der Frage zuwenden, welche N-freien organischen Verbindungen überhaupt seitens der Pilze als C-Quellen ausgenützt werden können, so muß vor allem hervorgehoben werden, daß es trotz aller Bemühungen, allgemeine Beziehungen zwischen dem Nährwert und der Konstitution der betreffenden Körper aufzufinden, bis heute nicht gelungen ist, irgendwelche Gesetzmäßigkeiten in dieser Richtung festzustellen, und ebensowenig war dies hinsichtlich der organischen N-Quellen möglich. Wenn man, hauptsächlich gestützt auf die Untersuchungen NAEGELIS, eine Zeitlang die gegenteilige Ansicht vertrat, so erwies sich dies leider als eine Täuschung, denn es stellte sich sehr bald heraus, daß es auf diesem Gebiete nicht

möglich ist, auf Grund von Beobachtungen an nur wenigen Arten Schlüsse auf die Gesamtheit oder auch nur innerhalb einer einzigen Gattung zu ziehen. „Der Nährwert und ebenso andere physiologische Effekte hängen eben“, wie Pfeffer bemerkt, „ganz wesentlich von Eigenschaften ab, welche in der Strukturformel und den zur chemischen Klassifikation benützten Qualitäten nicht zum Ausdruck kommen.“ Es kommt, wie insbesondere die elektive Wirkung von Giften lehrt, für die Wirkung eines Stoffes ebensosehr auf die besonderen, leider noch ganz unbekannten Qualitäten der zu beeinflussenden lebenden Substanz an. „Wie aber eine Nuß bei richtiger Angriffsweise leicht durch eine Kraft gesprengt wird, die bei anderer Angriffsweise den Zusammenhalt nicht vernichtet, so mag man sich bildlich vorstellen, daß es nur dann zur Zertrümmerung eines Körpers in den Protoplasten kommt, wenn die aus den beiderseitigen Qualitäten entspringenden Wechselwirkungen zur genügenden Lockerung der molekularen Verbindung ausreichen“.

Tatsächlich sind Körper mit den verschiedensten C-Bindungen assimilierbar, und man darf es vielleicht als eine durchaus zweckentsprechende Anpassung ansehen, da gerade kompliziertere C-Verbindungen als besonders geeignete Nährstoffe gelten müssen. Jedenfalls darf es als sicher gelten, daß für die allermeisten heterotrophen Pilze die Kohlehydrate und speziell die Zucker die wichtigsten C-Quellen sind. Aber auch hier lassen sich allgemeine Regeln nicht aufstellen, denn selbst systematisch nächstverwandte Formen, wie beispielsweise verschiedene Arten der Gattung *Saccharomyces*, verhalten sich, wie gezeigt wurde, verschiedenen Zuckern gegenüber total verschieden. Es kann auf Grund der vorliegenden Tatsachen kaum bezweifelt werden, daß der geometrische Aufbau der Moleküle für die Angreifbarkeit oder Nichtangreifbarkeit derselben von ausschlaggebender Bedeutung ist, wie es die hochgradigen Differenzen zwischen isomeren Hexosen und Hexiten bezüglich ihrer Verwertbarkeit als C-Quellen und besonders deutlich das ganz verschiedene Verhalten der optischen Antipoden racemischer Zucker erkennen lassen. Von allen bekannten Hexosen erwiesen sich nach den Untersuchungen von Emil Fischer nur die d-Glukose, die d-Mannose, d-Galaktose und d-Fruktose als angreifbar für Hefezellen, während alle anderen Hexosen sowie auch Pentosen, Heptosen und Oktosen nicht oder wenigstens nicht unter Alkoholbildung angegriffen werden. Von der l-Arabinose, der l-Xylose und Methylpentosen (Rhamnose) wird angegeben, daß sie von Hefen assimiliert werden. Fäulnisbakterien verarbeiten Pentosen sehr leicht. Für den Alinitbacillus bildet nach Stoklasa Xylose sogar die beste C-Nahrung, und es steht der Nährwert der genannten Pentosen noch für eine ganze Anzahl anderer Bakterienformen außer allem Zweifel. Sicher nimmt in bezug auf die Verwertbarkeit seitens niederer Pilze die Glukose (Dextrose) die erste Stelle ein und nächst ihr diejenigen Zucker, welche hinsichtlich ihrer molekularen Konstitution nicht allzuweit vom Traubenzucker abweichen. Diese besondere Stellung wird man auch dann anerkennen müssen, wenn man der Meinung Czapeks, daß eine C-haltige organische Substanz überhaupt nur assimiliert und zur Eiweißsynthese verwendet werden kann, wenn der Pilz daraus Traubenzucker zu bilden vermag, nicht ohne weiteres beipflichten mag. Daß die Verwertbarkeit der Dextrose

dennoch keine ausnahmslose ist, ergibt sich aus dem Verhalten von *Monilia sitophila*, welche nach Went Raffinose, Maltose, Dextrin und Cellulose verwertet, während Dextrose, Lävulose, Laktose und noch mehr Saccharose zurückstehen. Vor allem aber ist an die direkt schädliche, ja geradezu giftige Wirkung von Zucker auf die nitrifizierenden Bakterien zu erinnern, welche selbst mit kohlensauren Salzen besser auskommen als mit Zucker. Während die meisten niederen Pilze und Bakterien auf Zucker- (Traubenzucker-)Lösungen der verschiedensten Konzentration bis zu 30 und 40 Proz. gedeihen, wachsen die nitrifizierenden Mikroben nicht mehr bei 1 Proz., ja selbst 0,1 Proz. Traubenzuckergehalt ihres Substrates, dagegen wirkt ein Gehalt von 0,025 Proz. Glukose sogar günstig. Auch für *Bac. denitrificans II* ist nach Jensen Glykose keine gute C-Quelle. Tuberkelbacillen gedeihen besser auf Glyzerinnährböden als auf Traubenzuckersubstrat.

Nächst den Kohlehydraten sind organische Säuren als gute C-Quellen seit langem bekannt und als Bestandteile von Nährlösungen im Gebrauch. „Die Bevorzugung der Weinsäure zu diesem Zwecke erklärt sich wohl wesentlich aus historischen Gründen. Es hängt lediglich von der Art des zu züchtenden Pilzes ab, ob man die Säuren frei oder in Form ihrer Salze verwendet; im letzteren Falle wird die zu starke Konzentration an H-Ionen vermieden. Bei Schimmelpilzen empfiehlt es sich jedoch meistens, die freie Säure zu wählen, weil sonst allzu schnell schädliche Alkaleszenz eintritt, falls der Pilz ihr nicht durch Säurebildung entgegenarbeiten kann. Ein von Nikitinsky (82) als *Penicillium griseum* bezeichneter Pinselschimmel wächst überhaupt nicht auf Salzen organischer Säuren, weil er keine Säuren zu bilden vermag (Benecke)."

Wie schon erwähnt, gilt die Weinsäure und ihre Salze im allgemeinen als vorzügliche C-Quelle; im wesentlichen bezieht sich das aber auf die Rechtsweinsäure, während die andere Komponente der inaktiven Traubensäure, die Linksweinsäure, nur ganz ausnahmsweise (Linksbakterium Pfeffers) leichter assimilierbar ist. Dagegen gibt es eine ganze Anzahl von Pilzen, welche beide aktiven Weinsäuren gleich leicht verarbeiten und daher keine Spaltung der Traubensäure verursachen (*Aspergillus fumigatus, Saccharomyces ellipsoideus, Bac. subtilis*). Wie die Weinsäure, so sind auch die meisten anderen ein- und mehrbasischen Oxysäuren von hohem Nährwert, ohne daß sich jedoch irgendeine Regel oder feste Reihenfolge feststellen ließe. Es sind Fälle bekannt, wo solche Säuren eine bessere C-Nahrung darstellen, als sogar der Traubenzucker. Dies gilt beispielsweise von der Zitronensäure für Jensens *Bact. denitrificans II* (welcher aber auch Milchsäure und Buttersäure assimiliert). Hefen verarbeiten nach Schukow (100a) am leichtesten Zitronen- und Apfelsäure, viel weniger Weinsäure und sehr wenig Bernsteinsäure. Diese letztere, sowie Essigsäure bilden dagegen für die Kahmhefen eine besonders zusagende Nahrung. Nach Artari (4a) sind für *Saccharomyces Zopfii* die Zitronensäure und die Weinsäure besonders gute, die Apfelsäure und Milchsäure hingegen weniger brauchbare C-Quellen. Die erstere ist nach Meissner (74) für manche Hefen eine vortreffliche Nahrung, während sie von anderen als fast ganz unbrauchbar zurückgewiesen wird. Die Milchsäure erkannte schon Fränkel als gute C-Nahrung für viele

Bakterien. Für *Bac. perlibratus* ist nach Beijerinck im Gegensatz zu den gewöhnlichen Befunden Weinsäure ein schlechterer Nährstoff als Essigsäure, die übrigens von sehr vielen niederen Pilzen verwertet wird. Durch gewisse Bakterien des Flußschlammes wird Essigsäure glatt in $CH_4 + CO_2$ gespalten („Methangärung" Hoppe-Seylers). Von höheren Pilzen greift *Oidium lactis* Essigsäure leicht an, und ebenso wird sie von allen Schimmelpilzen ausgenützt, allerdings nur bei Vorhandensein einer zweiten besseren C-Quelle (Glukose).

Monilia ist nach Went mit essigsauren, milchsauren, apfelsauren oder weinsauren Salzen leidlich zufrieden, verschmäht aber buttersaure, bernsteinsaure und zitronensaure Salze. Nach Bruhne (15a) wird *Hormodendron hordei* durch Bernsteinsäure, Essigsäure, Ameisensäure oder Milchsäure gut ernährt, nicht aber durch Weinsäure, Zitronensäure, Oxal- oder Harnsäure.

Die beiden letzterwähnten Fälle sind in mehrfacher Hinsicht von Interesse. Vor allem zeigen sie, daß hier Säuren, welche sonst im allgemeinen als vortreffliche C-Quellen gelten, wie die Zitronensäure und Weinsäure, minderwertig erscheinen und sogar hinter Ameisensäure zurückstehen, die in den meisten Fällen gar nicht verwertbar ist. Von Bakterien soll der von Loew (71a) beschriebene „*Bac. methylicus*", welcher nach Katayama im Boden allgemein verbreitet vorkommt, imstande sein, Ameisensäure zu verarbeiten. Auch Maassen (71c), dem wir sehr umfassende Untersuchungen über den Einfluß organischer Säuren auf Bakterien verdanken, führt solche an, die Ameisensäure assimilieren können; dasselbe gibt Jaksch von den Harnstoffgärern an. Schon vor längerer Zeit studierten Hoppe-Seyler und Popoff die bakterielle Spaltung des ameisensauren Kalkes unter Zerfall in Karbonat und Wasserstoff. Diakonow (20a) will auf Lösungen von ameisensauren Salzen gut ausgebildete Decken von Schimmel erzielt haben, ein Resultat, welches Wehmer (115, Heft 2, p. 105 u. 115a) freilich nicht zu erreichen vermochte. Einen ähnlich geringen Nährwert wie Ameisensäure und Formiate zeigten auch Oxalate und Oxalsäure. Nach Proskauer wird sie aber als NH_4-Salz vom Tuberkelbacillus gut verarbeitet, was um so bemerkenswerter ist, als es sich hier um einen parasitischer Lebensweise, also Eiweißnahrung angepaßten Organismus handelt. Für Schimmelpilze ist die Oxalsäure unter allen Umständen eine sehr schlechte Nahrung, kann aber immerhin ein spärliches Wachstum unterhalten.

Die angeführten Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, wie auch für den Nährwert organischer Säuren nicht sowohl die chemische Konstitution der Verbindung als vielmehr die besonderen Eigenschaften des betreffenden Pilzes maßgebend sind, ganz das gleiche gilt auch für Alkohole. Wie die Ameisensäure, so ist auch Methylalkohol nur ganz ausnahmsweise verwertbar, so von dem schon erwähnten *Bac. methylicus*. Als Zerstörer von Aethylalkohol sind vor allem die Essigbakterien zu nennen, doch können sie ihn nur als Energiequelle ausnützen, nicht aber als C-Nahrung. In anderen Fällen fungiert aber Aethylalkohol auch als C-Quelle, und für *Eurotiopsis Gayoni* scheint er sogar ein besserer Nährstoff zu sein als Zucker. Schimmelpilze assimilieren ihn nach Duclaux aber nur, wenn noch eine andere gute C-Nahrung verfügbar ist. Die höheren Alkohole (Amyl-, Allyl-, Propyl-, Butyl-, Benzylalkohol) haben nicht nur keinen Wert als Nährstoffe, sondern wirken direkt giftig, wie auch

Methyl-, Aethyl- und Benzaldehyd. Nur Essigbakterien scheinen Propyl- (Isopropyl-) und Butyl-Alkohol zersetzen zu können.

Sehr charakteristisch tritt wieder im Vergleich zu der fast völligen Wertlosigkeit der niederen Alkohole der hohe Nährwert der Zuckeralkohole hervor. In Versuchen, welche CZAPEK (19) mit *Aspergillus niger* anstellte (mit Asparagin als N-Quelle), erhielt er unter sonst gleichen Bedingungen binnen 21 Tagen

bei Darreichung von	Aethylalkohol	0	g Erntegewicht
	Aethylenglykol	74,3	„ „
	Glyzerin	288,6	„ „
	Erythrit	323,8	„ „
	d-Mannit	416,1	„ „
	d-Sorbit	542,5	„ „
	Dulcit	27,3	„ „
	d-Glykose	477,1	„ „
	d-Fruktose	528,7	„ „

„Man sieht, daß der Sprung vom Glyzerin zum Erythrit lange nicht so bedeutungsvoll ist wie der Sprung vom Erythrit zu den Hexiten. Der auffällig geringe Nährwert des Dulcits illustriert wieder die Wirksamkeit der sterischen Konfiguration bei den einzelnen Hexiten“ (CZAPEK). Wie bei den Zuckern, so machen sich auch bei den Zuckeralkoholen in ihrem Verhalten zu verschiedenen Pilzformen die weitgehendsten Verschiedenheiten bemerkbar. Während beispielsweise der Mannit für *Hormodendron hordei* eine der besten C-Quellen darstellt, assimiliert nach BEIJERINCK *Schizosaccharomyces octosporus* Mannit nur sehr wenig, Dulcit gar nicht. Für die Saccharomyceten ist Mannit wohl durchwegs weniger günstig als Traubenzucker. Auch hinsichtlich der Bakterien begegnen wir einer großen Mannigfaltigkeit des Verhaltens Zuckeralkoholen gegenüber. Beispiele finden sich bei CZAPEK zusammengestellt.

Wie an die Zufuhr von C, so stellen die heterotrophen Pilze auch an die von N die allerverschiedensten Anforderungen, ohne daß sich aber auch hier irgend allgemeinere Regeln aufstellen lassen, wenngleich schon NAEGELI den Versuch gemacht hat, auf Grund der verschiedenen Verhältnisse der N-Ernährung eine Einteilung der niederen Pilze in gewisse Gruppen vorzunehmen. Später hat dann BEIJERINCK die chlorophyllfreien Pflanzen (Pilze) nach ihrem N-Bedürfnis in

1) Salpetersäure- resp. Ammoniakorganismen,
2) Asparaginorganismen und
3) Peptonorganismen

eingeteilt. Schon eine flüchtige Uebersicht lehrt, daß der N außerordentlich viel häufiger in anorganischer Bindung assimiliert wird, als der C. Sieht man von den wenigen in bezug auf N prototrophen, d. h. elementaren N assimilierenden Bakterienformen ab, so lassen sich, freilich ohne jede scharfe Grenzbestimmung in einer ersten Gruppe diejenigen Formen vereinigen, welche den N in Form von Ammonsalzen oder Nitraten (Nitrite kommen nur ganz ausnahmsweise in Frage) assimilieren (Ammon-Nitrat-Pilze), und in einer zweiten die sogenannten Amid- und Pepton-Pilze (BEIJERINCK).

Nur die letzteren sind streng an organische N-Verbindungen gebunden, sie sind in bezug auf N heterotroph im Sinne von PFEFFER, während bei den ersteren fakultative N-Autotrophie

herrscht, indem sie wohl mit anorganischen N-Verbindungen auszukommen vermögen, gleichwohl aber organisch gebundenen N bevorzugen. Werden den Pilzen der ersteren Gruppe anorganische NH_4-Salze oder Nitrate geboten, so ist selbstverständlich unter allen Umständen noch eine organische C-Quelle erforderlich, in vielen Fällen auch dann, wenn es sich um organische N-Verbindungen handelt. Diese Pilzformen sind in bezug auf C stets heterotroph. Selbst die Pilze in der zweiten Gruppe, welche die kompliziertesten N-Verbindungen, wie Aminosäuren, Amide, Albumosen, Eiweißstoffe, als Nahrung bevorzugen oder direkt benötigen, bedürfen in manchen Fällen noch außerdem einer besonderen C-Quelle („Amid-Kohlenstoff bezw. Pepton-Kohlenstoff-Pilze" nach Beijerinck), obschon in der Regel nicht nur der N-, sondern auch der C-Bedarf aus jenen Verbindungen gedeckt wird oder doch gedeckt werden kann.

Als ein typisches Beispiel solcher „Pepton-Kohlenstoff-Pilze" dürfen die meisten Milchsäure bildenden Bakterien gelten, für welche, wie schon Hueppe (46) fand, Pepton (Albumosen) die beste N-Quelle bildet. In der Milch selbst sind es wohl die gelösten Eiweißkörper, welche die besondere Eignung derselben als Nährboden bedingen. Noch günstiger wirkt allerdings nach Jensen peptonisierte Milch. Unter allen Umständen ist aber außerdem noch Zucker zu einem normalen kräftigen Wachstum erforderlich. Gerade die Milchbakterien liefern interessante Beispiele dafür, daß selbst nahe verwandte Arten oder Rassen hinsichtlich der Ansprüche an den Nährboden sehr große Verschiedenheiten zeigen. So wächst die Mehrzahl der Milchsäurebakterien des Brennerei- und Braugewerbes in Milch, die für die Milchbakterien des Molkereigewerbes ein vorzügliches Nährmedium darstellt, entweder gar nicht oder nur mangelhaft. Andererseits wachsen die Milchbakterien der Milch nicht in Bier.

Indem ich in bezug auf Einzelheiten auf die in den vorstehenden Kapiteln gegebene spezielle Darstellung verweise, sei hier nur in aller Kürze noch auf einige allgemeinere Resultate hingewiesen. Wieder begegnen wir der größten Mannigfaltigkeit der Ansprüche an die N-Versorgung bei den Bakterien. Von der Assimilation elementaren Stickstoffes bis zur ausschließlichen Verwertung der Säfte oder Gewebe einer ganz bestimmten Tierart finden wir bei diesen niedersten Lebensformen fast alle Möglichkeiten verwirklicht, sich des N aus anorganischen sowohl wie organischen Verbindungen zu bemächtigen und ihrer Ernährung dienstbar zu machen. Neben Formen, welche an die allerspeziellsten Lebens- und Ernährungsbedingungen gebunden sind und daher bis jetzt einer Züchtung auf künstlichen Nährboden überhaupt nicht zugänglich gemacht werden konnten, stehen andere mit mit einem so erstaunlichen Anpassungsvermögen, daß sie sowohl anorganischen wie organischen N und diesen fast in jeder überhaupt in Betracht kommenden Bindungsform verwerten können. Als Beispiele sei einerseits an den *Bacillus pantothrophus* erinnert, andererseits an den *Bac. pyocyaneus*, der ebenso vortrefflich mit Pepton (Albumosen) wie mit Asparagin, weinsaurem Ammonium, Chlorammonium oder Kalisalpeter gedeiht, aber unter allen Umständen einer besonderen C-Quelle bedarf, (Zucker, Glyzerin). Eine große Zahl von Bakterien verwertet den N des Ammoniaks und wächst damit fast ebenso üppig wie mit Pepton. (Ammonbakterien A. Fischer.) Höhere Ansprüche stellt die Gruppe der Amido-

bakterien, die, wie der Typhusbacillus, noch ziemlich gut mit Amidoverbindungen (Asparagin, Leucin etc.) gedeihen, aber nicht mit Ammoniak-N. Immer ist aber auch die gleichzeitig gebotene C-Quelle von großer Bedeutung für die Verwertung der N-Verbindungen. BENECKE hat hierfür eine Anzahl von Beispielen zusammengestellt.

NAWIASKY hat gezeigt, daß Nährböden, welche im Sinne der Bakteriologie für einfach gelten, von verschiedenen Bakterienarten sehr verschiedenartig angegriffen werden. *Vibrio Finkler* nahm vor allem Albumosen und Peptone, *Bac. faecalis alcaligenes* viel Pepton, *Bac. mesentericus* Albumosen auf und ebenso *Proteus vulgaris.*

Wenden wir uns den Hefe- und Schimmelpilzen zu, so steht es fest, daß bei Darbietung einer geeigneten Nahrung sowohl anorganische wie organische N-Verbindungen ausgenützt werden können, doch sind die Hefen ohne allen Zweifel für die Verwertung der ersteren minder geeignet und außerdem anscheinend nicht fähig, Nitraten den N zu entnehmen. Im übrigen bestehen auch hier die größten Verschiedenheiten.

Von größtem Belang würde es sein, wenn sich die Annahme CZAPEKS bestätigen sollte, daß die Aminosäuren als nächste Spaltungsprodukte der Eiweißkörper auch für die Synthese dieser durch die Pilze den N in der geeignetsten Form darbieten. Schon NAEGELI fand, daß Leucin nächst den Eiweißstoffen selbst die beste N-Quelle darstellt und später sind ähnliche Erfahrungen auch bezüglich anderer Aminosäuren gemacht worden. Die Untersuchungen von EMIL FISCHER haben dann zu der für die Aufklärung der Struktur des Eiweißmoleküls überaus wichtigen Erkenntnis geführt, daß der in allen α Aminosäuren vorhandenen Gruppe (—NH—CH—CO—) eine besondere Bedeutung zukommt, indem seiner Auffassung zufolge die Aminosäuren im Eiweiß mit Hilfe solcher Gruppen in amidartiger Verkettung sich vorfinden. Es gelang ihm denn auch in der Tat, künstlich durch eine derartige Verkuppelung von Aminosäuren Körper darzustellen, welche er als Peptide bezeichnete und die als amidartige Anhydride von Aminosäuren den Albumosen und Peptonen chemisch nahestehen. „So wurde ein neuer Zusammenhang zwischen Eiweißabbau und -aufbau geschaffen und der Gedanke nahegelegt, daß auch in der Zelle der Weg von der einfach konstituierten N-Quelle zum Eiweiß über die Aminosäuren und deren Verkuppelungskomplexen, den Peptiden, führt“ (H. PRINGSHEIM).

Nun ist es freilich nicht erwiesen, daß Aminosäuren beim Aufbau des Eiweißmoleküls durch Pilze im Sinne der Theorie von EMIL FISCHER wirklich durch die Gruppe (—NH—CH—CO—) verkuppelt werden.

Nach ABDERHALDEN und RONA scheint die Eiweißbildung bei *Aspergillus niger* innerhalb gewisser Grenzen ganz unabhängig von der Art der N-Quelle zu sein, da dieser Pilz sein Eiweiß in derselben Weise aufbaut, wenn ihm KNO_3, Glykokoll oder Glutaminsäure als N-Quelle geboten wird. Sie nehmen daher an, daß der Pilz die ihm gebotenen Aminosäuren abbaut und dann vom NH_3 ausgehend der Eiweißaufbau beginnt. Demgegenüber ist PRINGSHEIM geneigt, für die Hefe „an eine Einverleibung der ungespaltenen Aminosäurerestgruppe in ihr Eiweiß zu denken“, und stützt sich dabei hauptsächlich darauf, daß „die Eignung der N-Quellen, welche ein gärkräftiges Plasma geben, vom Ammoniumion bis zum Aminosäurerest

und besonders zum Pepton so auffallend steigt", daß man wohl „an eine Einfügung der Aminosäurerestgruppe bei Aminosäure als N-Quelle und mehrerer ungespaltener solcher gekuppelter Gruppen, welche sich im Pepton finden müssen, bei Pepton als N-Quelle" denken muß.

Literatur.

Assimilation der chlorophyllfreien Pflanzen (p. 7—72).

Dieses wie die folgenden Literaturverzeichnisse des botanischen Teiles beziehen sich nur auf die benützten und im Text zitierten Quellen. Ich durfte von größerer Vollständigkeit um so eher absehen, als die betreffende Literatur bereits in leicht zugänglichen Werken wiederholt gesammelt wurde. Ich nenne hier vor allem **Lafars** *Handbuch der technischen Mykologie, Jena, G. Fischer, sowie* **Czapek,** *Biochemie der Pflanzen, Bd. 1 und 2, Jena, G. Fischer, 1905.*

1. **Abderhalden E.,** *und* **Pringsheim, H.,** *Studien über die Spezifizität der peptolytischen Fermente bei verschiedenen Pilzen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 59 (1909).*
2. — *und* **Rona,** *Die Zusammensetzung des „Eiweiß" von Aspergillus niger bei verschiedenen N-Quellen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 46 (1905).*
3. — *und* **Teruuchi,** *Kulturversuche mit Aspergillus niger auf einigen Aminosäuren und Peptiden. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 47 (1906), p. 394.*
4. **Ampola, G.,** *und* **Ulpiani,** *Gaz. chim. ital. (1), Vol. 28 (1898), p. 410.*

4a. **Artari,** *Abhandl. d. Naturf. Ges. z. Halle, Bd. 21 (1897).*

5. **Beijerinck, J.,** *Ueber oligonitrophile Mikroben. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 7 (1901), p. 561.*
6. — *Ueber Azotobakter. Ibid., Bd. 9 (1901).*
7. — *und* **van Delden,** *Ueber eine farblose Bakterie, deren C-Nahrung aus der Luft herrührt. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 10 (1903), p. 33.*
8. — *Bakterien der Papilionaceen. Bot. Ztg., 1888, p. 725.*
9. — *Künstliche Infektion von Vicia Faba mit Bact. radicicola. Bot. Ztg., 1890, p. 841.*

9a. **Benecke, W.,** *Die zur Ernährung der Schimmelpilze notwendigen Metalle. Pringsh. Jahrb., Bd. 28 (1895). — Untersuchungen über den Bedarf der Bakterien an Mineralstoffen. Bot. Ztg., Bd. 65 (1907).*

10. **Benecke, W.,** *und* **Kentner,** *Ueber N-bindende Bakterien aus der Ostsee. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 21 (1903), p. 338.*
11. — *Ueber N-bindende Bakterien aus dem Golf von Neapel. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., 24. Jahrg. (1907), Heft 1.*
12. — *Lafars Handb. d. techn. Mykol., Bd. 1. (Allgemeines über Ernährung der Pilze.)*
13. **Bertrand, G.,** *und* **Duchaček, F.,** *Ueber die Einwirkung des Bac. bulgaricus auf verschiedene Zucker. Biochem. Ztschr., Bd. 20 (1909), p. 100.*
14. **Butkewitsch, W.,** *Umwandlung der Eiweißstoffe durch die niederen Pilze. Pringsheims Jahrb., Bd. 38 (1903), p. 147.*
15. **Bredemann, G.,** *N-assimilierende Bakterien. Ctbl. f. Bakt., (2) Bd. 28 (1909).*

15a. **Bruhne,** *Zopfs Beitr. z. Morph. u. Physiol. niederer Organismen, 1894, Heft 4.*

16. **Christensen, H. R.,** *Ueber das Vorkommen und die Verbreitung von Azotobakter chroococcum in verschiedenen Böden. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 17 (1906), p. 109.*
17. **Cohn, D.,** *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 1 (1870). (Vortreffliche historische Darstellung.)*

17a. **Coupin, H.,** *Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903).*

18. **Czapek, F.,** *Biochemie der Pflanzen, Bd. 1 und 2, Jena (G. Fischer) 1905.*
19. — *Untersuchungen über die N-Gewinnung und Eiweißbildung der Pflanzen. Hofmeisters Beitr., Bd. 1, 2 und 3 (1902—1903).*
20. **Devloo, René,** *Purification du Bios de Wildiers. La Cellule, T. 23 (1906).*

20a. **Diakonow, N. W.,** *Intramolekulare Atmung und Gärtätigkeit der Schimmelpilze. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 4 (1886), p. 1.*

21. **Duclaux, E.,** *Traité de Microbiologie, T. 1—3 (1898—1900), Paris, Masson.*
22. **Effront, J.,** *Action de la levure de bière sur les acides amidés. Compt. rend., T. 146 (1908), p. 779.*
23. **Ehrlich, F.,** *Ueber eine Methode zur Spaltung racemischer Aminosäuren mittels Hefe. Biochem. Ztschr., Bd. 1 (1906) und Bd. 8 (1908), p. 438.*
24. **Ehrenberg, P.,** *Die bakterielle Bodenuntersuchung in ihrer Bedeutung für die Feststellung der Bodenfruchtbarkeit. Landw. Jahrb., Bd. 33 (1904), p. 58. — N-Verluste in faulenden Peptonlösungen etc. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 15 (1905), p. 154.*
25. **Emerling, O.,** *Aminosäuren als Nährstoffe f. niedere Pflanzen. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 35 (1902), p. 2289.*
26. — *Die Zersetzung N-freier organischer Substanzen durch Bakterien, Braunschweig 1902.*

27. **Fischer, E.**, *und* **Thierfelder**, *Verhalten der verschiedenen Zuckerarten gegen reine Hefen. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., 27. Jahrg. (1894), p. 2031.*
28. — — *Einfluß der Konfiguration auf die Wirkung der Enzyme. Ebenda, p. 2985 und 3479.*
29. **Fischer, E.**, *Bedeutung der Stereochemie für die Physiologie. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 26 (1898/99).*
30. **Frank, A. B.**, *Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 7 (1889), p. 332. — Landw. Jahrb., Bd. 19 (1890), p. 523.*
31. **Fraenkel, C.**, *Hygienische Rundschau, Bd. 4 (1894), p. 769.*
32. **Friedrich**, *Dtsch. med. Wochenschr., 1897, No. 41.*
33. **Gayon** *et* **Dupetit**, *Compt. rend., T. 95 (1882).*
34. **Gerlach, J.**, *und* **Vogel**, *Ueber eiweißbildende Bakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 7 (1901), p. 609.*
35. **Giltay** *et* **Aderson**, *Arch. néerland., T. 25 (1892).*
35a. **Grigoriew-Manoilow, Olga**, *Zur Frage der biochemischen Eigenschaften des Bac. osteomyelitidis. Bioch. Zeitschr., Bd. 11 (1908).*
36. **Günther**, *Beitrag zur mineralischen Nahrung der Pilze. Dissert. Erlangen, 1897.*
37. **Harden**, *Journ. Chem. Soc., Vol. 88.*
38. **Hayduck, F.**, *Ueber die Bedeutung des Eiweiß im Hefeleben, Berlin (C. Parey) 1906.*
39. **Heinze**, *Ann. mycolog., Bd. 4, Berlin 1896.*
40. **Hellriegel, C.**, *Untersuchungen über die N-Ernährung der Gramineen und Leguminosen, Berlin 1888. — Beilageheft zu der Zeitschrift des Vereins für Rübenzuckerindustrie des Deutschen Reiches, 1888.*
40a. **Herbst, C.**, *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. Arch. f. Entw.-Mechanik, Bd. 5 (1897), p. 650; Bd. 7 (1898), p. 486; Bd. 11 (1901), p. 617; Bd. 17 (1904), p. 306.*
41. **Herzberg, A.**, *Zopfs Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen, 1895, Heft 5.*
42. **Herzog, R. O.**, *und* **Meyer, A.**, *Ueber Oxydation durch Schimmelpilze. Ztzchr. f. physiol. Chem., Bd. 57 (1908); Bd. 59 (1909).*
43. **Hiltner, L.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 6 (1900), p. 273.*
44. — *und* **Störmer**, *Neue Untersuchungen über die Wurzelknöllchen, 1903.*
45. — *und* **Nobbe**, *Landwirtschaftliche Versuchsstationen, Bd. 52 (1899), p. 455.*
46. **Hueppe, F.**, *Tageblatt der Naturforsch.-Vers. in Wiesbaden, 1887.*
47. **Ide, M.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 18 (1907).*
48. **Immendorff**, *Beitrag zur Lösung der N-Frage. Landw. Jahrb., Bd. 21 (1892).*
49. **Iwanoff, L.**, *Ueber die fermentative Zersetzung der Thymusnukleinsäure durch Schimmelpilze. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 39 (1903).*
50. **Jensen, H.**, *Beitrag zur Morphologie und Biologie der denitrifizierenden Bakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 4 (1898).*
51. — *Lafars Handb., Bd. 3, p. 182.*
52. **Jensen, Orla**, *Die Hauptlinien des natürlichen Bakteriensystems, Jena (G. Fischer) 1909.*
53. **Jost**, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1904.*
54. **Kaserer, H.**, *Die Oxydation des Wasserstoffs und des Methans durch Mikroorganismen. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 16 (1906), p. 621.*
55. **Kaserer, J.**, *Ztschr. f. d. landw. Versuchswesen in Oesterreich, 1907, p. 37.*
56. **Mac Kenzie** *und* **Harden, A.**, *Proceed. Chim. Soc., Vol. 19 (1903), p. 48.*
57. **Keding, M.**, *Weitere Untersuchungen über N-bindende Bakterien. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. Bd. 9.*
57a. **Klebahn, E.**, *Die wirtswechselnden Rostpilze. Berlin 1904.*
57b. **Koch** *und* **Kröber**, *Der Einfluß der Bodenbakterien auf das Löslichwerden des P aus Phosphaten. Fehlings Landw. Ztg., 1906.*
58. **Kohl, F. G.**, *Die Hefepilze, Leipzig (Quelle und Meyer) 1908.*
58a. — *Anat.-physiol. Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in den Pflanzen, 1889.*
59. **Kolle** *und* **Wassermann**, *Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, Bd. 1, Jena (G. Fischer) 1903.*
60. **Kossowicz**, *Ztschr. f. landw. Versuchswesen in Oesterreich, Bd. 6 (1903).*
61. **Kühne**, *Erfahrungen über Albumosen und Peptone. Ztschr. f. Biol., Bd. 30 (1894), p. 221.*
61a. **Kuntze**, *Ztschr. f. Hygiene, Bd. 34 (1900).*
62. **Krzemieniewsky, Severin** *und* **Helene**, *Zur Biologie der N-bindenden Mikroorganismen. Extr. du Bull. de l'Acad. de Sc. de Cracovie, 1906.*
63. **v. Laer, H.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 14 (1905), p. 550.*
64. **Laurent, E.**, *Recherches sur la valeur comparée des nitrates et des sels ammoniacaux comme aliment de la levure de bière et de quelques autres plantes. Ann. Inst. Pasteur, 1889, No. 7, p. 362.*

65. **Laurent, E.**, *Recherches sur les nodosités radicales des Legumineuses. Ann. Inst. Pasteur, T. 5 (1891), p. 105. (Mit guten Abbildungen.)*
66. **Lebedeff, A. F.**, *Ueber die Assimilation des Kohlenstoffs bei H-oxydierenden Bakterien. Biochem. Ztschr., Bd. 7 (1908), p. 1.*
67. **Lewkowitsch**, *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 16 (1883), p. 1568.*
68. **Liebig**, *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie 1868 und 1869. — Liebigs Ann., Bd. 153, 1870.*
69. **Lindner, P., Rülke** und **Hoffmann**, *Die Assimilierbarkeit der Selbstverdauungsprodukte der Hefe durch verschiedene Rassen. Wochenschr. f. Brauerei, Bd. 22 (1906), No. 40, p. 528.*
70. **Lindner** und **Stockhausen**, *Wochenschr. f. Brauerei, Jahrg. 23, und Biochem. Ctbl., Bd. 4.*
71. **Linossier, G.**, et **Roux, G.**, *Sur la nutrition de champignon de muguet. Compt. rend., T. 110 (1890), p. 355. — Arch. de Méd. expér., T. 2 (1890).*
71a. **Loew, O.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 12 (1892).*
71b. — *Ueber die physiologischen Funktionen der Ca und Mg-Salze im Pflanzenorganismus. Flora, 1892, p. 368.*
71c. **Maassen**, *Arb. d. Kaiserl. Gesundheitsamtes, Bd. 12 (1896), p. 340.*
71d. **Machida**, *Bull. of the Imp. Central agr. exper. Stat. Japan., Vol. 1, Part 1 (1905).*
72. **Mayer, Ad.**, *Gärungschemie, 1902. — Lehrbuch der Agrikulturchemie, 1902. — Untersuchungen über alkoholische Gärung, 1869.*
73. **Mazè, A.**, *Ann. Inst. Pasteur, T. 11 (1897); T. 12 (1898), p. 1, 128.*
74. **Meissner, E.**, *Landw. Jahrb., Bd. 30 (1901).*
75. **Molisch, H.**, *Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Bd. 103, Abt. 1 (1894), p. 204.*
75a. — *Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen, Jena 1892.*
76. **Naegeli, C.**, *Sitz.-ber. d. Münchener Akad., 1897.*
77. — *Botanische Untersuchungen, Bd. 3.*
78. — *Untersuchungen über niedere Pilze, 1882.*
79. **Nabokich, A. J.**, und **Lebedeff, A. F.**, *Ueber die Oxydation des Wasserstoffs durch Bakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 17 (1906), p. 350.*
79a. **Nathanson**, *Mitteil. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 15 (1902).*
80. **Nawiasky, P.**, *Ueber die Umsetzung von Aminosäuren durch Bac. proteus vulgaris. Arch. f. Hyg., Bd. 66 (1908), p. 209.*
81. **Nencki, M.**, und **Sieber, N.**, *Ueber die Bildung der Paramilchsäure durch Gärung des Zuckers. Monatshefte f. Chemie, Wien, Bd. 10 (1889).*
82. **Nikitinsky, A.**, *Ueber die Beeinflussung der Entwicklung einiger Schimmelpilze durch ihre Stoffwechselprodukte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40 (1905), p. 1.*
83. **Niklewsky, B.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 20 (1908), p. 469.*
84. **Papenhausen**, *Pharm. Ztg., Bd. 46 (1901), p. 1004.*
85. **Pasteur**, *Compt. rend., T. 46 (1858), p. 617, und T. 51 (1860), p. 298.*
86. **Pettenkofer**, *Zur Selbstreinigung der Flüsse. Arch. f. Hygiene, Bd. 12.*
86a. **Pfeffer, W.**, *Studien zur Energetik der Pflanzen. Leipziger Berichte, 1892.*
87. — *Ueber Elektion organischer Nährstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 28 (1895), p. 205.*
88. — *Ueber elektiven Stoffwechsel. Verhandl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1895, p. 324.*
88a. **Potts, G.**, *Zur Physiologie des Dictyostelium mucoroides. Flora, 1902, Erg.-Bd.*
89. **Prazmowsky, A.**, *Wurzelknöllchen der Erbse. I. Landw. Versuchsstationen, Bd. 37 (1890).*
90. **Pringsheim, H.**, *Ueber ein N-assimilierendes Clostridium. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 16 (1906), p. 795.*
91. — *Ueber die N-Ernährung der Hefe. Biochem. Ztschr., Bd. 3 (1907), p. 122.*
91a. — *Der Einfluß der chemischen Konstanz der N-Nahrung auf die Gärfähigeit und die Wachstumsenergie verschiedener Pilze. Biochem. Ztschr., Bd. 8 (1908), p. 119.*
92. — *Ueber die Unterdrückung der Fuselölbildung und die Mitwirkung der Bakterien an der Bildung höherer Alkohole bei der Gärung. Biochem. Ztschr., Bd. 10 (1908), p. 490.*
93. **Proskauer** und **Beck**, *Ztschr. f. Hygiene, Bd. 18, p. 128.*
94. **Raciborsky**, *Ueber die Assimitation der N-Verbindungen durch Pilze. Bull. de l'Acad. de Sc. Cracovie, 1906.*
95. **Rahn, O.**, *Ein paraffinzersetzender Schimmelpilz. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 16 (1906), No. 10/13.*
96. **Raulin, J.**, *Etudes chimiques sur la végétation. Recherches sur le développement d'une mucedinée dans un milieu artificielle. Ann. d. Sc. nat., (5) T. 2 (1869), und Compt. rend., T. 56 (1870).*

97. **Reinke**, *Untersuchungen aus dem Botanischen Laboratorium zu Göttingen, Heft 3, 1883.*
98. **Remy**, *Bodenbakteriologische Studien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 8 (1908).*
98a. **Richards**, *Beeinflussung des Wachstums einiger Pilze durch chemische Reize. Pringsh. Jahrb., Bd. 30 (1897).*
99. **Rubner**, *Grundlagen einer Theorie des Wachstums der Zelle nach Ernährungsversuchen an Hefe. Sitz.-ber. d. Berliner Akad., 1909.*
99a. **Rumbold, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der holzzerstörenden Pilze. Naturw. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtsch., Jahrg. 6 (1908), p. 81.*
99b. **Salm-Horstmar**, *Versuche über die Ernährung der Pflanzen, 1856.*
100. **Schittenhelm** *und* **Schröter**, *Ueber die Spaltung der Hefenukleinsäure durch Hefe. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 39 (1903).*
100a. **Schukov**, *Ctbl. f. Bakt., (2) Bd. 2 (1896).*
101. **Schulze, E.**, *und* **Bosshard**, *Untersuchungen über die Aminosäuren etc. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 10 (1886), p. 134.*
102. **Schulz, A.**, *Ann. d'Oenologie, T. 7 (1878).*
102a. **Schulz, H.**, *Pflügers Arch., Bd. 42 (1888).*
103. **Schützenberger**, *Die Gärungserscheinungen. Internat. wiss. Bibl., Leipzig (Brockhaus) 1876.*
104. **Schlösing, Th.**, *et* **Müntz, A.**, *Compt. rend., T. 84 (1877), p. 301; T. 85 (1877), p. 1018; T. 86 (1878), p. 892; T. 89 (1879), p. 891, 1074.*
105. **Shibata**, *Ueber das Vorkommen von Amide spaltenden Enzymen bei Pilzen. Hofmeisters Beitr., Bd. 5 (1904).*
106. **Söhngen, N. L.**, *Ueber Bakterien, welche Methan als C-Nahrung und Energiequelle gebrauchen. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 15 (1905), p. 513.*
107. **Stoklasa**, *Beitrag zur Kenntnis des Einflusses verschiedener Kohlehydrate und organischer Säuren auf die Metamorphose des Nitrates durch Bakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 17 (1905 und 1906).*
108. — *Beitrag zur Kenntnis der chemischen Vorgänge bei der Assimilation des elementaren N durch Azotobakter und Radiobakter. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 21 (1908).*
109. **Stutzer, R.**, *Neuere Arbeiten über Knöllchenbakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 20, p. 650.*
110. — *und* **Burri**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895), p. 30 u. 257.*
110a. **Thumann**, *Arb. a. d. Bakt. Inst. d. Techn. Hochschule Karlsruhe, Bd. 1 (1895).*
111. **Uschinsky**, *Ctbl. f. Bakt., (1) Bd. 14 (1893).*
112. **Thiele, E.**, *Lafars Handbuch, Bd. 2, p. 67.*
113. **Weigmann, J.**, *Lafars Handbuch, Bd. 2, p. 67 (Artikel Milchsäuregärung).*
114. **Wehmer, C.**, *Kleinere mykologische Mitteilungen. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 3 (1897), p. 102 u. 147.*
115. — *Beiträge zur Kenntnis einheimischer Pilze, Jena (G. Fischer) 1895.*
115a. — *Zur Frage nach dem Wert der einzelnen Mineralsubstanzen für Pilze. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. (1895), p. 257.*
116. **Weissenberg, H.**, *Ueber die Denitrifikation. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 8, p. 166.*
117. **Wildiers**, *Nouvelle substance indispensible au développement de la levûre. La Cellule, T. 18 (1901).*
118. **Winogradsky**, *Lafars Handb., Bd. 3. (Schwefel- und Nitrobakterien.)*
119. — *und* **Omeliansky**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 5 (1899), p. 33 u. 334.*
120. **Woltmann** *und* **Fischer**, *Journ. f. Landwirtsch., 1904.*
121. **Wortmaann, J.**, *Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 2 (1882).*

II. Ernährungs- und Betriebsstoffwechsel (Dissimilation) der chlorophyllfreien Pflanzen.

A. Allgemeines.

Ueberblickt man die im vorstehenden mitgeteilten, die Ernährungsverhältnisse der niederen Pilze und Bakterien betreffenden Tatsachen, so ergibt sich unmittelbar, daß die ganze Fülle der durch sie ver-

anlaßten chemischen Prozesse unmöglich allein dem Aufbau ihrer Körpersubstanz dienen kann, sondern offenbar ganz wesentlich der Gewinnung der nötigen Betriebsenergie. Diese beiden Seiten des Stoffwechsels, die sich in der Hauptsache mit den Begriffen Assimilation und Dissimilation decken, treten nirgends sonst in solcher Klarheit und Schärfe hervor, wie bei den niederen Pilzen; sie liefern in dieser Beziehung geradezu klassische Beispiele. In der bei weitem größten Zahl der Fälle sind die assimilatorischen und dissimilatorischen Prozesse so innig miteinander verbunden, daß es kaum gelingt, sie auseinander zuhalten, zumal beiderlei Vorgänge gleichzeitig nebeneinander her laufen und vielfach ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. In unzähligen Fällen finden Zersetzungen statt (es wird „dissimiliert") zum Zwecke der Assimilation.

Wenn bei Tieren bei völliger Nahrungsentziehung gewisse Organe auf Kosten anderer ernährt und in ihrem Bestande erhalten werden, wenn beim wandernden, hungernden Lachs die Eierstöcke auf Kosten einschmelzender Muskeln wachsen oder bei keimenden Pflanzen Reservestoffe, wie Stärke, Fett und Eiweiß, zersetzt und verflüssigt werden, um der Assimilation seitens des wachsenden Keimlings zu dienen, so sehen wir hier ein so inniges Ineinandergreifen assimilatorischer und dissimilatorischer Vorgänge, daß eine getrennte Behandlung kaum möglich erscheint. Sicher wird man den Abbau der Eiweißkörper als Dissimilation bezeichnen müssen, doch handelt es sich dabei gewiß nicht immer um die Gewinnung von Betriebsenergie, sondern, wie die angeführten Beispiele lehren, vielfach um Gewinnung von Baumaterial, und im Grunde sehen wir die Dissimilation fast immer auch im Dienste der Assimilation stehen, da ja organische Substanzen, um als C- oder N-Quelle ausgenützt werden zu können, vorher in der Regel einer mehr oder weniger weitgehenden Spaltung unterworfen werden müssen.

Eine lebendige Substanz ist daher als solche nicht bloß dadurch charakterisiert, daß sie „assimiliert", sondern ebenso sehr durch den beständigen Zerfall, die Dissimilation ihrer Bestandteile, und gerade die niederen Pilze liefern zahllose Beispiele dafür, daß von den gebotenen Nährstoffen nur ein verschwindend kleiner Bruchteil assimiliert, d. h. für die Zwecke des Wachstums und der Vermehrung (als Baumaterial) verwendet wird; die Hauptmasse der „Nahrung" wird vielmehr nur zersetzt, um dauernd Energie für die lebende Tätigkeit zu gewinnen. „Ohne die notwendige Betriebsenergie kommt das Getriebe des Lebens ebensogut zum Stillstand, wie die Maschine, unter der das Feuer erlischt" (Pfeffer).

Dies gilt in gleicher Weise für pflanzliche wie tierische Organismen, wenngleich bei den letzteren, wie bei vielen niederen Pilzen, die Gewinnung von Betriebsenergie in den Vordergrund der Erscheinungen tritt und assimilatorische Prozesse nur insoweit in Betracht kommen, als es sich nach Abschluß des Wachstums im wesentlichen um Wiederersatz der durch Dissimilation bedingten Verluste handelt. Da diese letzteren bei den höheren (grünen) Pflanzen minimal sind und da dieselben durch den Besitz des Chlorophylls außerdem in den Stand gesetzt sind, die mächtige Energiequelle des Sonnenlichtes für die Assimilation des Kohlenstoffes und die Synthese organischer Substanz auszunützen, so treten begreiflicherweise chemische Dissimilationsprozesse bei ihnen mehr in den Hintergrund. Nur während der ersten Entwicklung (Keimung) liegen die Dinge etwas anders, und in der

Tat ergeben sich hier zahlreiche Berührungspunkte mit dem tierischen Stoffwechsel, sowie mit dem der niederen Pilze, da es sich in dieser Phase des Lebens auch bei den grünen Pflanzen um organische Ernährung durch bereits vorhandene Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette handelt, die, durch Zersetzung (Dissimilation) mobil gemacht, in erster Linie dem Aufbau und der Bildung lebendiger Substanz dienen. Wenn später mit der Entwicklung des Chlorophyllapparates die Pflanze sich die zur Eiweißsynthese nötigen Kohlehydrate aus CO_2 und H_2O (Zucker, Stärke) selbst erzeugt, so ist damit, wie PFEFFER (vgl. p. 74, Nr. 86a) treffend bemerkt, „in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur ein besonderer Modus der Einführung und des Gewinnes organischer Nahrung gegeben. In der Verwendung und Bedeutung der Nahrung aber besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen chlorophyllführenden und chlorophyllfreien Vegetabilien und ebenso nicht zwischen Pflanzen und Tieren.“ PFEFFER verurteilt es mit Recht aufs schärfste, wenn, wie es namentlich bei Zoologen ziemlich allgemein üblich zu sein scheint, immer wieder von einem prinzipiellen Gegensatz zwischen Pflanzen und Tieren gesprochen wird. Es handelt sich hier um eine für die Entwicklung und den Fortschritt der Ernährungsphysiologie verhängnisvolle „Begriffsverwirrung hinsichtlich des Gewinnes und der Verwertung der Nahrung im Stoffwechsel, welcher letztere dem Wesen der Sache nach in beiden Reichen in gleichem Sinne und in gleicher Bedeutung tätig und notwendig ist. Auch ist ja das große Heer chlorophyllfreier Pflanzen in gleicher Weise wie die Tiere auf den Bezug organischer Nahrung von außen angewiesen, in den grünen Pflanzen aber spielt sich ebenso und ununterbrochen der aufbauende und betreibende Stoffwechsel ab, während mit dem besonderen Apparat eine neue, nur auf Einfuhr und Gewinn organischer Nahrung berechnete Tätigkeit hinzukommt“ (PFEFFER).

Es ergibt sich aus den vorstehenden Betrachtungen ohne weiteres, daß eine Substanz, welche bestimmt ist, als solche an dem Aufbau des lebendigen Plasmas teilzunehmen, ebensowohl durch Synthese aus einfacheren Verbindungen oder wohl auch Elementen, wie durch Spaltung (Abbau) komplizierterer Atomkomplexe entstehen kann, wobei ja selbstverständlich die Bildung von Eiweißstoffen, als der kompliziertesten bekannten Moleküle, unter allen Umständen ein synthetischer Prozeß zugrunde liegt. Dies schließt aber natürlich in keiner Weise aus, daß auch hier der Neuentstehung oder Neuformung solcher in unendlicher Mannigfaltigkeit vorhandenen und sozusagen für jede einzelne Zelle verschiedenen Stoffe die mannigfaltigsten Spaltungsvorgänge vorausgehen. Auch fertige Eiweißkörper werden nicht einfach als solche „assimiliert“, fremdes Plasma wird nicht sofort zum Bestandteil einer Zelle, die es (als Nahrung) aufgenommen hat, Fleisch nicht ohne weiteres zu Fleisch, sondern erst nach mannigfachen Umformungen, und mehr oder weniger vollständiger Aufspaltung in einfachere Bruchstücke (vor allem Aminosäuren). Dieselben Bruchstücke des Eiweißmoleküls aber, welche hier von seiten einer keimenden Pflanze durch Abbau, also auf analytischem Wege entstehen, werden in unzähligen anderen Fällen durch Synthese gebildet (grüne Pflanzen, viele niedere Pilze). Es gibt also, wie sich PFEFFER ausdrückt, „sowohl eine durch Synthese, als auch eine durch Abbau (Analyse) erzielte Assimilation resp. Dissimilation, und in einem entsprechenden Sinne kann man von pro-

gressiver und regressiver chemischer Metamorphose sprechen". Es decken sich in keiner Weise die physiologischen Begriffe Assimilation und Dissimilation mit den chemischen Begriffen der Synthese und des Abbaues.

Wenden wir uns nach diesen allgemeinen Erörterungen wieder den Ernährungsverhältnissen niederer Pilze zu, die bisher nur mit Rücksicht auf die Assimilation, die Gewinnung von Baustoffen, betrachtet wurden, so drängt sich bei einer auch nur flüchtigen Uebersicht sofort die Tatsache auf, daß von den zur Verfügung stehenden organischen oder anorganischen Nährstoffen in sehr vielen Fällen so große Mengen der Zersetzung (Spaltung) verfallen, daß demgegenüber der Gewinn an organisierter Substanz durch die wachsenden und sich vermehrenden Organismen kaum in Betracht kommt. Bemerkenswerterweise tritt dies besonders deutlich gerade bei den in gewissem Sinne einfachsten Lebensformen hervor, die sich entweder rein anorganisch zu ernähren vermögen oder in ihren Ansprüchen an organische Substanzen doch sehr bescheiden sind. Winogradsky verdanken wir genaue Quantitätsbestimmungen des von nitritbildenden Bakterien assimilierten Kohlenstoffes und des gleichzeitig oxydierten Ammoniakstickstoffes. Für die Zuchten ergaben sich nachstehende Zahlen:

Oxydierter N	722,0 mg	506,1 mg	928,3 mg	815,4 mg
Assimilierter C	19,7 „	15,2 „	26,4 „	22,4 „
Verhältnis (N : C)	36,6	33,3	35,2	36,4

Wie man sieht, besteht zwischen den Werten des assimilierten C und denen des oxydierten N ein annähernd konstantes Verhältnis, und es entsprechen einem Teil des ersteren nicht weniger als im Mittel 35,4 Teile oxydierten Stickstoffes oder 96 Teile salpetriger Säure. Es bedarf nicht der Erwähnung, daß dieser ganze Vorgang in der Hauptsache nicht sowohl der Gewinnung des zur Bildung lebendiger Substanz erforderlichen N als vielmehr der Nutzbarmachung des C der CO_2 resp. der Karbonate dient. Wie bei den grünen Pflanzen die Zerlegung der CO_2 und der Aufbau organischer Substanz (Zucker, Stärke) nur durch Vermittelung strahlender Energie möglich erscheint, so bildet im vorliegenden Falle, wo sich ganz ähnliche synthetische Prozesse unabhängig vom Lichte vollziehen, die Ammoniakoxydation, die einzige chemische Energiequelle, welche die Nitritbildner benützen können, während die Oxydation von Nitriten zu Nitraten bei den Nitratbildnern die gleiche Rolle spielt. Mit Rücksicht auf die betreibenden Energiemittel handelt es sich also bei der C-Assimilation der Chlorophyllpflanzen um eine Photosynthese, bei jener der nitrifizierenden Bakterien um eine Chemosynthese. Auch der *Bac. pantotrophus* vermag, wie gezeigt wurde, CO_2 zu assimilieren, die chemische Energie wird aber in diesem Falle durch Oxydation von Wasserstoff geliefert. In dem *Bac. methanicus* (Söhngen) lernten wir schon ein Bakterium kennen, welches imstande ist, sich die nötige Betriebsenergie zur Synthese organischer Substanz durch Oxydation von Sumpfgas (Methan, CH_4) zu CO_2 und H_2O zu gewinnen, während der *Bac. oligo-carbophilus* CO zu CO_2 oxydiert.

B. Gärung anorganischer Substanzen. Die Schwefelbakterien.

(Literatur vollständig in Lafars Handb. d. techn. Mykologie, Bd. 3, Artikel „Schwefelbakterien", p. 222.)

Ein in vieler Beziehung besonders interessantes und lehrreiches Beispiel liefern die Schwefelbakterien, deren merkwürdige physiologische Eigenschaften ebenfalls WINOGRADSKY zuerst aufgeklärt hat. Wie man schon länger weiß, kommen in Sümpfen, besonders aber in Schwefelquellen verschiedene, teils farblose, teils rote niederste Organismen vor, welche sich dadurch auszeichnen, daß sie, wie CRAMER schon im Jahre 1870 zeigte, in ihrem Plasmakörper unter ganz normalen Verhältnissen dunkle, stark lichtbrechende Tröpfchen ausscheiden, die sich als amorpher flüssiger Schwefel erweisen. Ihr Gedeihen und Wachsen ist an das Vorhandensein von freiem H_2S geknüpft, welches Gas für alle anderen Pflanzen und Tiere eminent giftig ist. Die Bildung dieses Gases und die Vermehrung der S-Bakterien verläuft besonders lebhaft, wenn das Wasser an Sulfaten (Gips) reich ist. So erklärt sich auch das massenhafte Auftreten von S-Bakterien im Meerwasser, wenn in demselben reichlich pflanzliche oder tierische Ueberreste angehäuft sind. Die farblosen Arten gehören zu den Gattungen *Beggiatoa* und *Thiothrix*, welche letztere sich von den Beggiatoen durch ihre Unbeweglichkeit unterscheiden. In beiden Fällen handelt es sich um gegliederte Fäden, deren Länge bei *Beggiatoa* mehr als 1 cm erreichen kann. Die Länge der einzelnen Teilstücke beträgt 2,9—8,5 μ.

Es gehört zu dieser Gattung auch der größte zu den Schizomyceten gerechnete Organismus, die zuerst von COHN beschriebene *Begg. mirabilis*, deren Fäden eine Dicke bis zu 45 μ aufweisen, während die Länge der einzelnen Glieder etwa die Hälfte beträgt. Innerhalb einer deutlichen Membran läßt sich hier ein plasmatischer Wandbelag unterscheiden, von dem ausgehend dünne Plasmalamellen das Innere der Zelle durchsetzen. Große, stark lichtbrechende Schwefelkörner sind in unregelmäßiger Anzahl sowohl dem wandständigen Protoplasma, als auch den inneren Platten eingebettet, oft in solcher Menge, daß dadurch das Bild der Zelle ein undeutliches wird.

Bei den Arten der Gattung *Thiothrix* beträgt die Gliederlänge der Fäden 4—15 μ, und werden dieselben hauptsächlich nach der verschiedenen, immer sehr geringen Dicke bestimmt. Außerdem gibt es aber auch nicht-fädige einzellige S-Bakterien, die im ganzen noch wenig erforscht sind.

Alle S-Bakterien sind streng aërob, d. h. an das Vorhandensein freien Sauerstoffes gebunden. Da in jeder Flüssigkeit, die H_2S gelöst enthält, O nur in die obersten Schichten einzudringen vermag, indem er direkt den H_2S oxydiert, so halten sich die freibeweglichen *Beggiatoa*-Fäden in der Regel auch stets in der Grenzschicht zwischen Lösung und Luft auf.

In bezug auf das ernährungsphysiologische Verhalten ist es nun vor allem bemerkenswert, daß alle S-Bakterien nur dann üppig gedeihen und, was immer ein sicheres Zeichen dafür ist, reichlich Schwefel in ihrem Plasma abscheiden, wenn sie in H_2S-haltigem Wasser leben, während andererseits die S-Tröpfchen rasch ver-

schwinden und schließlich die Zellen selbst zugrunde gehen, wenn der H_2S in dem umgebenden Medium fehlt. Bringt man solche S-freie Fäden in eine H_2S-Atmosphäre, so findet man die Zellen schon nach 3—5 Stunden mit feinsten S-Tröpfchen dicht erfüllt, und nach 24 Stunden sind dieselben Fäden mit großen S-Tröpfchen vollgestopft, die sich nach dem Absterben der Zellen in der Regel zu wohlentwickelten S-Kristallen umbilden, welche dann den Fäden oft seitlich ansitzen. Beim Erwärmen in Wasser auf 70° C fließen die kleinen Tröpfchen jeder Zelle zu einem einzigen größeren zusammen. HOPPE-SEYLER hat zuerst mit aller Bestimmtheit die Meinung vertreten, daß es sich bei dem Auftreten von S in den S-Bakterien um Oxydation von H_2S handle, und in der Folge hat hierfür WINOGRADSKY überzeugende Beweise geliefert, indem er durch direkte Versuche und Beobachtungen zeigte, daß die S-Bakterien den H_2S nicht erzeugen, wie es seinerzeit COHN und LOTHAR MEYER glaubten, sondern verbrauchen. Der Umstand, daß S-Bakterien unter Umständen in sulfat-reichen Wässern vorkommen, wo es keine Spur von H_2S nachzuweisen gelingt, erklärt sich leicht dadurch, daß in solchen Fällen andere Bakterien vorkommen, welche zu den S-Bakterien in einem ähnlichen Verhältnis stehen, wie die denitrifizierenden Bakterien zu den nitrifizierenden, indem sie gelöste Sulfate reduzieren und so zur H_2S-Entwicklung Anlaß geben, der dann von den S-Bakterien oxydiert wird [1]).

Die Oxydation bleibt nicht bei der Bildung von S aus H_2S stehen, sondern sie schreitet weiter vor zur Entstehung von H_2SO_4, wobei eine große Menge von Energie frei wird. Der ganze Vorgang läßt sich durch folgende zwei Gleichungen ausdrücken:

1) $H_2S + O = H_2O + S + 62$ Kal.
2) $S + 3\,O + H_2O = H_2SO_4 + 141$ Kal. (JENSEN, 95).

Ersterenfalls liefert die Oxydation der wässerigen Lösung von H_2S zu S 62 Kalorien, während die weitere Oxydation zu H_2SO_4 141 Kalorien verfügbar macht. Die H_2SO_4 wird durch die vorhandenen Karbonate, besonders $Ca(HCO_3)_2$ alsbald neutralisiert und in Form von Sulfaten ausgeschieden. Die Mengen von H_2S, die verbraucht werden, sind sehr bedeutend. Unter günstigen Umständen kann der S bis zu 95 Proz. des Gesamtgewichtes eines *Beggiatoa*-Fadens ausmachen. Wird diese ganze Schwefelmenge in 24—48 Stunden aufgebraucht, so kann das Plasma eines Fadens täglich 2—4mal und mehr sein Gewicht an S verbrauchen. Es liegt auf der Hand, daß dieser massenhafte Schwefelverbrauch nicht als ein assimilatorischer Vorgang aufgefaßt werden kann, sondern daß seine Verbrennung ganz wie die des NH_3 resp. der Nitrite bei den nitrifizierenden Bakterien in erster Linie, und man kann im vorliegenden Falle wohl sagen, so

1) Diese Eigenschaft kommt den Vibrionen *Microspira desulfuricans*, *Vibrio hydrosulfureus* und *Microspira aestuarii* zu. Erstere ist eine ausgeprägte Süßwasserform, letztere eine ausgeprägte Salzwasserform. „Da diese Bakterien ziemlich luftscheu sind, kann hier der Grund der Reduktion nicht das O-Bedürfnis, sondern muß ausschließlich das Energiebedürfnis sein. Nach BEIJERINCK ist denn auch das Vorhandensein leicht oxydabler organischer Substanzen eine notwendige Bedingung für das Zustandekommen der Desulfuration" (JENSEN).

gut wie ausschließlich, dem Betriebsstoffwechsel dient, wenn auch freilich die Assimilation den wesentlichsten Vorteil davon hat, indem jene Oxydationsprozesse, die zum synthetischen Aufbau der notwendigen organischen Substanzen erforderliche Energie bereit stellen.

Das Material, aus welchem die S-Bakterien ihre Leibessubstanz aufbauen, scheint, wie bei den nitrifizierenden, rein anorganisch zu sein. Dafür spricht schon der Umstand, daß, abgesehen vom SH_2-Gehalt, jede andere sonst zu Bakterienkulturen benutzte „Nährlösung“ sich weniger geeignet erweist, als reines, an organischen Substanzen außerordentlich armes Brunnenwasser. Auch in den natürlichen Schwefelwässern, in welchen *Beggiatoa* und *Thiothrix* auf das üppigste gedeihen, finden sich höchstens Spuren organischer Substanzen, und erweisen sich dieselben als ganz ungenügend, andere Bakterien zu ernähren. „Kultiviert man *Beggiatoa* in einer Lösung von 0,5 Proz. Pepton und 1 Proz. Zucker, so wimmelt schon nach 15—20 Stunden die Kultur von Bakterien; die Beggiatoen aber zerfallen in kleine Stücke und verschwinden bald ganz. Das gleiche zeigte sich bei Anwendung von Nährlösungen aus Zucker und Ammonnitrat, Zucker und Ammontartrat, Asparagin, Asparagin und Ammontartrat, Nährgelatine“ (Lafars Handbuch, l. c.). Nach Molisch scheint es dagegen festgestellt zu sein, daß die roten Schwefelbakterien Kohlensäure nicht assimilieren können. Der Farbstoff spielt gleichwohl eine Rolle bei der Ernährung dieser Organismen, indem sie allen anderen Bakterien entgegengesetzt am besten im direkten Sonnenlicht gedeihen.

Da die S-Bakterien H_2S und O benötigen, also zwei Gase, die sich wegen der unmittelbaren oxydierenden Wirkung des letzteren gegenseitig ausschließen, so gelingt es nur schwer, sie in Reinzucht zum Wachstum zu bringen. Immer entwickeln sie sich aus diesem Grunde in einiger Entfernung unter der mit der Luft in Berührung stehenden Oberfläche des Wassers, wo der O-Gehalt wie auch der Gehalt an H_2S vermindert erscheint. Außer den genannten S-Bakterien sind noch eine Reihe anderer Formen bekannt geworden, deren Oxydationsvermögen geringer ist. So beschrieb Beijerinck ein Kurzstäbchen (*Thiobacillus thioparus*), welches H_2S nur zu S oxydiert und die CO_2 der Luft als C-Quelle benützt. Ferner gibt es Formen, welche Thiosulfate zu Tetrathionsäure und H_2SO_4 unter Abscheidung von S oxydieren (Thionsäurebakterien Omeliansky) und auf diese Weise ihre Betriebsenergie gewinnen. Es handelt sich dabei um kleine lebhaft bewegliche Bakterien, die in ihrem Inneren keinen S abscheiden und bei freiem Zutritt von CO_2 und O oder in Anwesenheit von Karbonaten in einer rein mineralischen Nährlösung, welche

0,1—1	Proz.	unterschwefligsaures Natron (Natriumthiosulfat $Na_2S_2O_3$)
3	„	$NaCl$
0,25	„	$MgCl_2$
0,1	„	KNO_3
0,5	„	Na_2HPO_4

mit etwas Mg-Karbonat enthält, vortrefflich gedeihen. Sie lassen sich auch ohne Schwierigkeit auf Agarplatten reinzüchten.

„Als Energiequelle, welche einige farblose Baktèrien zur Zerlegung der CO_2 im Dunkeln benutzen können, muß nach Beijerinck (Lafars Handb., III, p. 241) auch die Oxydation des elementaren, festen Schwefels zu H_2SO_4 bei gleichzeitiger Denitrifikation aufgezählt werden. Die von ihm isolierte Art, welche diesen komplizierten Vorgang hervorrufen kann, ist ein sehr bewegliches Kurzstäbchen (*Thiobacillus denitrificans*)" (Omeliansky, ibid.).

Die vorstehend besprochenen Bakterienformen sind sehr geeignet, die nahen Beziehungen erkennen zu lassen, welche zwischen Assimilation und Atmung bestehen, durch welche letztere nach den herrschenden Vorstellungen in erster Linie die im Betriebsstoffwechsel erforderliche Energie frei gemacht werden soll, indem C-haltige organische Bestandteile des Tier- oder Pflanzenkörpers unter Bildung von CO_2 und H_2O oxydiert (verbrannt) werden. Tatsache ist, daß in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle die beständige Zufuhr von elementarem Sauerstoff für die Erhaltung des Lebens von Pflanzen und Tieren unbedingt erforderlich ist, und daß bei O-Mangel der Tod früher oder später unausbleiblich eintritt. Als Tatsache darf es auch gelten, daß organische Verbindungen in der Regel das Substrat oxydativer Prozesse bilden, als deren Endprodukte CO_2 und H_2O ausgeschieden werden. Doch scheint es höchst fraglich, ob diese Vorgänge wirklich die wesentlichste und wichtigste Quelle der innerhalb des lebenden Organismus entwickelten Energiemengen darstellen. Viel mehr Wahrscheinlichkeit hat meiner Meinung nach die schon von C. Voit vertretene Anschauung, daß Spaltungsprozesse nicht-oxydativer Natur primär beteiligt sind, und „erst die hierbei auftretenden intermediären Stoffwechselprodukte der Oxydation durch den aufgenommenen O verfallen" (Winterstein, 179).

Die mitgeteilten Erfahrungen über die Ernährungsverhältnisse niederer Pilze sind nun in mehrfacher Hinsicht geeignet, Licht über diese Fragen zu verbreiten und unsere Anschauungen über das Wesen der Atmung in wichtigen Punkten aufzuklären und bestimmter zu gestalten. Zunächst ergibt sich in ganz unzweideutiger Weise, daß Betriebsenergie nicht allein durch Oxydation von C-Verbindungen gewonnen werden kann, sondern ebensogut durch „Verbrennung" anorganischer Substanzen. Außer der gewöhnlichen „organischen Atmung" gibt es also auch eine „anorganische Atmung". Während die nitrifizierenden Bakterien Ammoniak oder Nitrit „veratmen", gewinnen die S-Bakterien die zur Synthese organischer Substanz für den Aufbau ihres Körpers erforderliche Energie durch Oxydation von H_2S oder von Thiosulfaten zu H_2SO_4, und ebenso verbrennt der *Bac. pantotrophus* zum Zwecke der CO_2-Assimilation freien Wasserstoff zu H_2O, wie endlich der *Bac. methanicus* CH_4 (Methan) zu CO_2 und H_2O, der *Bac. obligocarbophilus* sogar CO zu CO_2 oxydiert, um die für das Leben nötige Energie zu gewinnen.

Wie man sieht, stehen diese Vorgänge allerwärts in innigster Beziehung zur Ernährung (Assimilation) der betreffenden Organismen, indem sie die Bildung lebendiger Substanz nicht nur dadurch bedingen und ermöglichen, daß sie für deren Aufbau O liefern, sondern auch die Gewinnung des Kohlenstoffes vermitteln. Bei dieser „Verkoppelung" der Atmungsvorgänge mit aufbauenden heben die veratmeten Stoffe

die zu assimilierenden unter Verminderung ihrer freien Energie auf höheres chemisches Niveau (Benecke, Lafars Handb., Bd. 1). Ganz besonders lehrreich werden aber die erwähnten Fälle dadurch, daß ungeachtet der innigen Verkettung zwischen Assimilation und Energiegewinnung Bau- und Betriebsstoffwechsel sich hier doch so scharf auseinanderhalten lassen, wie sonst in keinem anderen Falle; denn es handelt sich ja nicht um Oxydation von Bestandteilen der lebenden Körpersubstanz selbst oder von Zerfallsprodukten derselben, wie bei fast allen höheren Organismen, sondern um Verbrennung von Stoffen, welche als solche weder Körperbestandteile waren noch auch jemals werden [1]), so wenig wie die verbrennenden und dadurch Energie liefernden Kohlen Bestandteile einer Dampfmaschine genannt werden können.

Will man mit Pfeffer alle diejenigen Vorgänge, bei welchen im Stoffwechsel „ausgedehnte Umwandlungen derart vollführt werden, daß ein großer Teil des dargebotenen Stoffes durch Vermittelung und im Dienste der Lebenstätigkeit des Organismus in anderweitige Produkte verwandelt wird“, als „Gärungen“ bezeichnen, so haben wir es in den genannten Fällen mit typischen Beispielen reiner „Oxydationsgärungen“ zu tun.

Ihnen lassen sich nicht minder charakteristische Fälle von „Reduktionsgärungen“ gegenüberstellen, wie sie beispielsweise die denitrifizierenden Bakterien liefern, von welchen die einen Nitrate nur zu Nitriten, die anderen diese weiter bis zur Abspaltung freien Stickstoffes reduzieren. Man hat den ersteren Vorgang als „unechte Denitrifikation“ der „echten“ gegenübergestellt, bei welcher N oft in solchen Massen frei wird, daß lebhaftes Aufschäumen eintritt. Entsprechend dem Umstande, daß diese Reduktionsprozesse einen bedeutenden Arbeitsaufwand erfordern, wird hier chemische Energie durch Spaltung komplizierter organischer Moleküle freigemacht, und es sind demgemäß die Denitrifikationsbakterien durchaus auf das Vorhandensein assimilierbarer organischer Stoffe angewiesen.

Aber nicht nur in bezug auf diesen Punkt, sondern auch noch hinsichtlich eines zweiten nicht minder wichtigen unterscheiden sich diese Bakterien von den nitrifizierenden, indem sie auch bei völliger Abwesenheit von elementarem O zu wachsen vermögen, ja, wie es scheint, ihre salpeterzerstörende Wirksamkeit gerade dann am lebhaftesten entfalten. Auf alle Fälle erscheint das anaërobe Leben aber geknüpft an das Vorhandensein von Nitraten resp. Nitriten, durch deren Reduktion der nötige Sauerstoff verfügbar gemacht wird. Es würde sich demnach um einen typischen Fall von „anorganisch-intramolekularer Atmung“ handeln. Für diese Auffassung scheint auch der Umstand zu sprechen, daß nach der Angabe vieler Beobachter bei Zufuhr von O (Luft) der Denitrifikationsprozeß gehemmt wird. „In anaëroben Zuchten mit Bouillon ohne Salpeter zeigten 3 von Jensen untersuchte denitrifizie-

1) Es muß allerdings ausdrücklich hervorgehoben werden, daß es zurzeit nicht als ganz sicher festgestellt gelten kann, ob nicht diese Organismen mit „anorganischer Atmung“ doch auch CO_2 in ganz geringer Menge produzieren, was auf Verbrennung oder Spaltung auch organischer Substanzen schließen ließe. Jedenfalls konnte CO_2-Produktion bisher bei Nitro- und S-Bakterien nicht nachgewiesen werden.

rende Bakterien kein Wachstum. Wurde jedoch Salpeter zugefügt, so konnten sie sich sehr gut entwickeln, wobei aller Salpeter nach 40—50 Stunden zerstört war. Hingegen wirkte das Durchleiten von Luft so sehr verzögernd auf die Denitrifikation, daß die Salpeterreaktion nach 8 Tagen noch deutlich war, während dieselben Bakterien in Zuchten ohne Lüftung schon in 2 Tagen die gleiche Menge Salpeter zerstören konnten" (Lafars Handb., III, p. 185). Wie man sieht, sind die Lebensbedingungen der denitrifizierenden Bakterien jenen der nitrifizierenden direkt entgegengesetzt, und das gleiche gilt im Vergleich zu den H_2S oxydierenden Organismen von gewissen, ebenfalls anaëroben Bakterienformen, welche Sulfate reduzieren. Beijerinck (Lafars Handb., III, p. 218) gelang es, unter Luftabschluß aus Grabenwasser ein Spirillum (*Sp. Microspira desulfuricans*) in Reinzucht zu gewinnen, welches Sulfat energisch zu H_2S reduziert. Er benützte Gelatine oder Agargallerte unter Zusatz von Na_2CO_3, Sulfaten (Gips, $MgSO_4$ oder Mohrsches Salz) und Spuren organischer Substanzen (Asparagin, Malzwürze oder Natriummalat). Diese letzteren, welche durch die Bakterien mit Hilfe des aus Sulfat gewonnenen O oxydiert werden, sind, wie bei den denitrifizierenden Bakterien, unentbehrlich, um die zur Reduktion der H_2SO_4 erforderlichen Energiemengen zu liefern. „Es stellte sich bei den Versuchen mit Reinzuchten von *Sp. desulfuricans* heraus, daß dieses leicht eine höhere Konzentration der organischen Stoffe erträgt, als man aus den Befunden an Rohzuchten hatte vermuten können: so wurde z. B. in 2-proz. Laktat eine sehr starke H_2S-Bildung verursacht, und selbst in Fleischwasser fand durch Reinzuchten kräftige Sulfatreduktion statt." Auch aus dem H_2S-reichen Wasser der holländischen Watten ist eine ganz ähnliche Form (*Microsp. aestuarii*) durch van Delden bekannt geworden, deren Reinzucht unter gleichen Bedingungen, aber mit einem Zusatz von 3 Proz. Kochsalz gelingt. In einer Flüssigkeit, welche außer Natriumlaktat keine andere organische Nahrung enthält, findet die Umsetzung nach van Delden wahrscheinlich nach folgendem Schema statt:

$$2\,C_3H_5O_3Na + 3\,MgSO_4 = 3\,MgCO_3 + Na_2CO_3 + 2\,CO_2 + 2\,H_2O + 3\,H_2S.$$

Auch von Hefezellen ist es bekannt, daß sie im anaëroben Leben anorganische O-Verbindungen zu reduzieren imstande sind. Aus Sulfaten, Thiosulfat und Na-Sulfit entsteht, wie durch jene Bakterien, H_2S. Aber auch jodsaure Salze werden zu Jodiden und Kaliumpermanganat zu Manganoxydulsalz reduziert. Dagegen werden Nitrite und Nitrate nicht angegriffen (Czapek, 50).

Bei den denitrifizierenden wie bei den desulfurierenden fakultativ anaëroben Bakterien beginnt offenbar die Kette der an der Ernährung und am Stoffwechsel beteiligten Prozesse mit der Spaltung der zur Verfügung stehenden organischen Substanz, wodurch die bei anaërobem Leben durchaus nötige Reduktion von Nitrat resp. Sulfat erst ermöglicht wird. Der so gewonnene Sauerstoff vermittelt dann schließlich die Oxydation organischer Spaltungsprodukte unter CO_2-Bildung; steht freier O zur Verfügung, so entfällt die Reduktion als Mittelglied, und das Leben spielt sich dann in gleicher Weise ab, wie bei anderen aëroben Formen.

Wie man sieht, sind sowohl bei den nitrifizierenden und S-Bakterien wie bei den eben betrachteten reduzierenden Organismen die

anorganischen Nährstoffe — ich stehe nicht an, mit BUNGE sowohl die am Aufbau der Körpersubstanz direkt beteiligten Stoffe wie auch jene, welche fast oder ganz ausschließlich als „Kraftquellen“ fungieren, als „Nährstoffe“ zu bezeichnen — an der „Assimilation“ beteiligt, und es ist im gegebenen Falle ihre Zufuhr ebenso unentbehrlich, wie die der „Baustoffe“ im engeren Sinne des Wortes. Teilweise sind sie übrigens auch direkt als solche anzusprechen, denn es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß beispielsweise die nitrifizierenden Bakterien ihren N-Bedarf aus dem Oxydationsmaterial (Ammoniak, Nitrit) decken. Während aber bei den genannten, durch Bakterien vermittelten Oxydationen anorganischer Stoffe die biologische Bedeutung des Vorganges in der Gewinnung von Betriebsenergie zum Zwecke der Synthese organischer Baustoffe zu erblicken ist, sind jene Reduktionen mit einem Energieverbrauch notwendig verbunden, sie setzen Betriebsenergie voraus und dienen der Assimilation nur indirekt, indem sie den unentbehrlichen O liefern. Der anaërobe Betrieb ist sozusagen kostspieliger, er erfordert unter allen Umständen reichere Mittel in Form guter organischer Kraftquellen, Das aërobe Leben kann dagegen, wie jene Beispiele rein anorganischer Ernährung zeigen, unter Umständen sehr billig bestritten werden.

C. Gärung organischer Substanzen und ihre Beziehungen zur Assimilation und zum Betriebsstoffwechsel.

Die Betrachtung der verhältnismäßig einfachen Fälle von Oxydations- und Spaltungsgärungen anorganischer Stoffe führt unmittelbar zu einem Vergleich derselben mit jenen in größter Mannigfaltigkeit in der Natur vorkommenden, durch niedere Pilze veranlaßten „Gärungen“ im engeren Sinne des Wortes, deren Substrat mehr oder weniger komplizierte organische Moleküle bilden. Man könnte leicht, wenn man nur jene berücksichtigt, zu der Vorstellung kommen, daß zwischen aërobem und anaërobem Leben, zwischen der Energiegewinnung durch Oxydation und der durch Spaltung ein unüberbrückbarer Gegensatz besteht. Doch lehrt eine vergleichende Betrachtung der Ernährungsverhältnisse niederer Pilze, daß dies keineswegs der Fall ist. Ganz abgesehen davon, daß in vielen Fällen ein und derselbe Organismus freien O ebensowohl wie abgespaltenen für die Zwecke seiner Ernährung nutzbar zu machen imstande ist, sehen wir Spaltungsprozesse oft auch dann in den Vordergrund der Erscheinungen treten, wenn dem elementaren O unbehinderter Zutritt gestattet ist, ja es erscheint fraglich, ob nicht in allen Fällen die Gewinnung der nötigen Betriebsenergie primär durch Spaltungsprozesse vermittelt wird, während Oxydationen erst in zweiter Linie beteiligt sind. Für viele der nun zu betrachtenden „Gärungen“ darf dies als sicher erwiesen gelten. Man wird es daher nicht für ungerechtfertigt halten, wenn diese für die Ernährungsphysiologie so wichtigen Erscheinungen hier eingehendere Berücksichtigung finden; sie bilden meiner Ansicht nach die unerläßliche Grundlage für jeden weiteren Fortschritt auf diesem Gebiete.

Von der besonderen Bedeutung, welche den Hexosen und unter diesen wieder speziell dem Traubenzucker als Nährstoff (C-Quelle) für die meisten niederen Pilze zukommt, war früher schon ausführlich die Rede. Hier soll nur noch besonders darauf hingewiesen werden, daß diese Kohlehydrate auch als Energiequelle die bei weitem wichtigste Rolle spielen, wie die zahlreichen Fälle von „Zuckervergärung" durch Hefe- und Schimmelpilze sehr klar vor Augen führen.

Als Prototyp eines Gärungsvorganges galt seit jeher und gilt noch heute die

a) Alkoholgärung.

1. Allgemeines.

Das Interesse, welches besonders seit den klassischen Arbeiten Pasteurs diesem Vorgang allgemein zugewendet wurde, hat seinen Grund nicht allein in der eminent praktischen Bedeutung desselben, sondern nicht minder in dem Umstand, daß es sich hier um einen Lebensprozeß handelt, dessen eingehendes Studium sich im Laufe der Zeit in immer zunehmendem Maße als äußerst bedeutungsvoll für eine ganze Reihe wichtiger Fragen der Ernährungsphysiologie erwiesen hat. Ja, man darf vielleicht sagen, daß mit der Entdeckung der „Zymase" durch E. Buchner eine neue Epoche in der Entwicklung unserer Auffassung vom Wesen der Lebensprozesse begonnen hat. Uebrigens hat man auf die große Bedeutung der Gärungsprozesse in dieser Richtung schon oft und in verschiedenem Zusammenhange aufmerksam gemacht. In seiner aus dem Jahre 1876 stammenden Abhandlung „Ueber die Prozesse der Gärungen und ihre Beziehung zum Leben der Organismen" vertritt Hoppe-Seyler (88) die Ansicht, daß in den Organen des Tierkörpers Prozesse verlaufen, „in welchen unter Einwirkung von Wasser organische Stoffe verändert und gespalten werden in einer Weise, wie wir es in dem Prozeß der Fäulnis finden und experimentell verfolgen können". Ohne die Identität dieses den Gärungen nächstverwandten Vorganges mit dem Leben der Organismen behaupten zu wollen, findet sich nach Hoppe-Seyler doch in der Natur „kein Prozeß, der mehr Analoges mit dem tierischen und pflanzlichen chemischen Leben zeigte als die Fäulnis". Ziemlich gleichzeitig faßte auch Schützenberger (157) die Gärungsvorgänge „als spezielle Fälle einer von lebenden Zellen ausgehenden chemischen Tätigkeit" auf, während Voit den Körperzellen in bezug auf („zirkulierendes") Eiweiß eine ganz ähnliche Rolle zuerkennt, wie sie die Hefezellen bei der Alkoholgärung dem Zucker gegenüber spielen.

Wie bekannt, handelt es sich letzterenfalls um eine Spaltung gewisser Monosaccharide (einiger Hexosen, sowie einiger künstlich dargestellter Triosen und Nonnosen, nicht aber Tetrosen, Pentosen, Heptosen und Oktosen) in Aethylalkohol und CO_2 nebst einigen anderen in geringerer Menge auftretenden Spaltungsprodukten unter Vermittelung von verschiedenen Arten der Gattung *Saccharomyces*.

Außer den seit uralter Zeit bekannten und verwendeten Rassen der Bier- und Weinhefe (*S. cerevisiae* und *ellipsoideus*), von denen man zurzeit über 700 kennt,

sind gut studierte Erreger der Alkoholgärung des Traubenzuckers die Rassen des *Sacch. Pastorianus, anomalus, Ludwigii, exiguus, Marxianus* und vieler anderer sporenbildender Hefen, deren Studium von PASTEUR angebahnt und von E. CHR. HANSEN so erfolgreich ausgebaut wurde. Auch die Mehrzahl der daraufhin untersuchten *Mucor*-Arten vermag die gleiche Spaltung zu bewirken, und zwar unter ganz gleichen Bedingungen wie Hefe. Unter den Aspergillaceen erregt *Allescheria* (*Eurotiopsis*) *Gayoni* in Lösungen von Dextrose, Lävulose, Maltose und selbst Laktose (nach Spaltung der beiden letzteren Doppelzucker) Gärung, wobei neben Alkohol und CO_2 auch Bernsteinsäure und Glyzerin entstehen. Bedingung ist jedoch in diesem Falle beschränkter Luftzutritt. Am stärksten ist diese Gärfähigkeit bei einigen der *Cymomucor*-Gruppe (*M. circinelloides, alternans* und *javanicus*) zugehörigen Schimmel-Arten ausgesprochen, am schwächsten an den allerwärts verbreiteten *M. mucedo* und *Rhizopus nigricans.* Die untergetauchten Mycelien der Schimmelpilze bilden bei Luftabschluß durch Sprossung kugelige Zellen („Kugelhefen"), welche man eine Zeitlang als die eigentlichen Gärungserreger ansah; doch darf es jetzt als erwiesen gelten, daß auch das nicht sprossende, gewöhnliche Mycel die gleiche Wirkung ausüben kann. Auch *Aspergillus niger* bewirkt Alkoholgärung, wenn er ganz in eine Zuckerlösung versenkt wird. Dabei entspricht das Verhältnis $CO_2 : C_2H_5OH$ ganz der obigen Gleichung.

Auch von gewissen Bakterien (Pneumoniekokken, *Bac. ethaceticus, Bac. oedematis maligni, Bac. amylozyma* etc.) ist es bekannt, daß sie neben Essigsäure, Milchsäure, Bernsteinsäure, Buttersäure und Ameisensäure auch Alkohol und CO_2 aus Zucker (Hexosen), aber auch aus Hexiten (Mannit) und Pentosen (Arabinose), sowie aus Glyzerin zu bilden imstande sind. Nach SCHITTENHELM und SCHRÖTER (156) vermag *Bact. coli* auch die Zuckergruppe der (Hefe-)Nukleinsäure in Alkohol und CO_2 zu spalten. Wie man sieht, sind die Bakterien nicht nur hinsichtlich der Zahl der vergärbaren Stoffe, sondern auch bezüglich der Menge der bei der Gärung entstehenden Produkte den Hefe- und Schimmelpilzen im allgemeinen überlegen.

Nach E. FISCHER (65) sind nur solche Zucker der wahren Alkoholgärung (durch Hefen) fähig, deren im Atomkomplex vorhandene Anzahl von C-Atomen durch die Zahl 3 teilbar ist. Die ersten Glieder dieser Gruppe sind daher die Triosen ($C_3H_6O_3$), die nur künstlich dargestellt worden sind. Es schließen sich dann die Hexosen der d-Reihe (nicht jene der l-Reihe) an, in erster Linie die d-Glukose (Traubenzucker), ferner die d-Mannose. Von diesen beiden wird die erstere von allen bekannten Kulturhefen vergoren, während bezüglich der d-Mannose einige Rassen eine Ausnahme machen (*Sacch. membranifaciens, farinosus, Bailii, exiguus* etc.). Die meisten der die d-Mannose nicht vergärenden Saccharomyceten sind auch der d-Galaktose gegenüber indifferent. Jedenfalls scheint sie zu den schwerer angreifbaren Zuckerarten zu gehören. Als vierte vergärbare Hexose ist die d-Fruktose zu nennen, eine Keto-Hexose, die ein ebenso vortreffliches Gärmaterial bildet, wie die Glukose. Auch die d-Manno-Nonose ($C_9H_{18}O_9$) wird leicht und vollständig vergärt.

Von Disacchariden sind nur Saccharose und Maltose, aber immer erst nach vorgängiger Spaltung in die entsprechenden Monosaccharide, vergärbar.

Der chemische Vorgang verläuft auch bei der durch Hefe veranlaßten alkoholischen Gärung nicht glatt nach der Gleichung

$$C_6H_{12}O_6 = 2\ (C_2H_6O) + 2\ CO_2$$

wobei (theoretisch) 100 Gew.-T. Zucker 48,89 Gew.-T. CO_2 und 51,11 Gew.-T. Alkohol entsprechen würden, sondern es wird, wie zuerst PASTEUR (135) zeigte, ein kleiner Teil des Zuckers zur Bildung

von Glyzerin und Bernsteinsäure verwendet, so daß man günstigenfalls nur 47 Proz. CO_2 und 48 Proz. Alkohol erhält. Es sind dann in der Folge noch eine ganze Reihe von Stoffen bekannt geworden, welche bei der Alkoholgärung, wiewohl nur in sehr kleinen Mengen, gebildet werden, so Essigsäure, Milchsäure, Oxalsäure, Isobutylenglykol, Oenanthäther, Isoamylalkohol, Isobutylalkohol, primärer Propylalkohol und Spuren von Ameisensäure und Acetaldehyd, Essigsäureäthylester, Hexylalkohol, Acetal, Furfurol.

Abgesehen von der praktischen Bedeutung für die Gärungsindustrie hat es auch ein großes theoretisches Interesse, zu erfahren, ob diese Nebenprodukte aus dem der Hefe dargebotenen Zucker hervorgehen oder anderen Stoffen ihre Entstehung verdanken. In ersterer Hinsicht ist es ja bekannt, wie wesentlich gewisse flüchtige Produkte (insbesondere der Amylalkohol) die Qualität des gebildeten Alkohols als sogenanntes „Fuselöl“ beeinflussen, welches von Scheele schon 1785 entdeckt wurde. Neben Amylalkohol findet sich in letzterem immer normaler Propylalkohol und Isobutylalkohol. Man war eine Zeitlang der Meinung, daß bei der Entstehung nicht sowohl Hefezellen als vielmehr ihnen beigemischte Bakterien beteiligt sind und die Bestandteile des Fuselöls aus Zucker erzeugen sollen.

„Die praktische Anwendung der neueren chemischen Forschungsergebnisse über das Eiweiß und die bei seinem Abbau erhaltenen Aminosäuren hat schließlich zur richtigen Lösung der Frage nach dem Ursprung und der Entstehungsweise des Fuselöls bei der Gärung geführt. Der Vergleich der Zusammensetzung des natürlichen Gärmaterials mit dem daraus gewonnenen Fuselöl, die große Verbreitung der Monaminosäuren in den Pflanzensäften, die Aehnlichkeit der Konstitution des Leucins und Valins mit dem Isoamyl- und dem Isobutylalkohol, die Auffindung des Isoleucins sowohl in der Melasse wie in der Hefe und anderen Eiweißkörpern, schließlich die Tatsache, daß alle diese Aminosäuren aus den Bestandteilen des Fuselöls sich aufbauen lassen, legten die Vermutung nahe, daß der Amylalkohol und seine Homologen auch bei dem natürlichen Gärprozeß aus den Aminosäuren durch die Vermittelung der Hefe selbst entstehen. Der entscheidende Beweis hierfür wurde dadurch erbracht, daß es durch einfache Vergärung dieser Aminosäuren mittels Reinzuchthefe bei Gegenwart von Zucker gelang, aus Valin Isobutylalkohol, aus Leucin Isoamylalkohol und aus Isoleucin d-Amylalkohol, den einzigen optisch-aktiven Bestandteil des Fuselöls, in den der zugesetzten Aminosäure entsprechenden Mengen zu gewinnen.“ (F. Ehrlich, 56.)

Pringsheim (141 u. 144) hat schon mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß bis jetzt kein Bakterium sicher bekannt geworden ist, das Amylalkohol in mehr als Spuren zu bilden imstande wäre. Dagegen besitzen, wie zuerst F. Ehrlich (56) gezeigt hat, die Hefezellen an sich die Fähigkeit, bei der Gärung eine Ueberführung von Leucin in Amylalkohol zu bewirken, und zwar entsteht aus d-l-Leucin optisch inaktiver Isoamylalkohol, aus dem in Melasserückständen enthaltenen d-l-Isoleucin dagegen linksdrehender d-Amylalkohol.

Die Bildung von Isobutylalkohol erklärt EHRLICH in analoger Weise wie die des Amylalkohols aus der Aminoisovaleriansäure [α-Aminoisovaleriansäure = $\frac{CH_3}{CH_3} > CH \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot COOH$ während er den normalen Propylalkohol des Fuselöls von der Glutaminsäure ableitet.

PRINGSHEIM hat diese Ergebnisse EHRLICHS bestätigt und noch wesentlich erweitert.

Bezüglich der Frage nach der biologischen Bedeutung der Fuselölbildung bei der alkoholischen Hefegärung ist es schwer, eine bestimmte Antwort zu geben. Wenn es für die Alkoholbildung selbst nicht zweifelhaft sein kann, daß es dabei hauptsächlich auf den Energiegewinn ankommt, der der Zelle durch die Zuckerspaltung erwächst, so kommt dies für die Fuselölbildung nicht annähernd in gleichem Maße in Betracht, da der Energiegewinn bei der Umwandlung von Aminosäuren in Alkohol nur gering ist. Noch weniger läßt sich an die Abwehr anderer Organismen durch die Giftigkeit (Fuselöl wirkt auf den menschlichen Organismus bekanntlich äußerst giftig) des im Vergleich zum Aethylalkohol doch nur in minimaler Menge vorhandenen Alkohols denken. Dagegen darf es als sicher gelten, daß die Fuselölbildung aufs engste mit dem Eiweißaufbau, also mit assimilatorischen Vorgängen in den Hefezellen verknüpft ist. „Vergärt man nämlich eine bestimmte Menge Leucin mit Zucker und Hefe, so läßt sich nach der Gärung im Destillat eine meist annähernd äquivalente Menge Amylalkohol nachweisen. Gleichzeitig ist aber ungefähr die entsprechende Quantität N der Aminosäure aus der vor der Destillation filtrierten Gärflüssigkeit verschwunden, das abgespaltene NH_3 also, da es bei der sauren Reaktion der Lösung nicht in die Luft entweichen kann, in unlöslichen Zustand übergegangen, d. h. von der Hefe direkt zum Eiweißaufbau verwendet worden. Legt man dagegen der Hefe neben Zucker Leucin und Asparagin in gleichen Mengen vor, so wird nur ungefähr die Hälfte Leucin zu Amylalkohol umgesetzt, da die Hefe ihren N-Bedarf dem Leucin nur zu einem Teil entnimmt, während sie den anderen Teil aus dem noch besser zu assimilierenden Asparagin deckt“ (F. EHRLICH). Hiernach scheint es, daß die Bestandteile des Fuselöls als Endprodukte des Stoffwechsels (Exkrete) aufzufassen sind, welche von den Zellen nicht weiter verwertet werden können und daher ausgeschieden werden (H. PRINGSHEIM).

Unter allen Umständen ist, wie F. EHRLICH hervorhebt, in der Vergärung des Leucins zu Amylalkohol ein neuer, sehr eigenartiger Abbau der Aminosäuren bekannt geworden, der von allen bisher bekannten wesentlich verschieden ist und für den sich in der Natur sonst kein Analogon findet.

Chemisch läßt sich die Entstehung der höheren Alkohole aus Aminosäuren dadurch erklären, daß unter Anlagerung eines Moleküls H_2O gleichzeitig eine Abspaltung von CO_2 und NH_3 erfolgt oder sich zusammen ein Molekül Karbaminsäure loslöst und dann der um ein C ärmere Alkohol in der Gärflüssigkeit zurückbleibt, entsprechend der allgemeinen Gleichung:

$$(RCHNH_2 . COOH + H_2O = RCH_2OH + CO_2 + NH_3).$$

Wie diese Reaktion in ihren einzelnen Zwischenstufen verläuft, läßt sich bei der

großen Zahl der hierfür möglichen Erklärungen, solange nicht bestimmte Zwischenprodukte isoliert sind, zunächst nicht sicher beweisen (F. Ehrlich).

F. Ehrlich bezeichnet die Fuselölbildung direkt als „eine alkoholische Gärung der Aminosäuren, die stets neben der alkoholischen Gärung des Zuckers in dem Maße verläuft, wie die Hefe den N der Aminosäure für den Aufbau ihres Körperproteïns verwendet.“ Er weist auch schon auf die Möglichkeit hin, „daß in der Pflanzen- und Tierwelt vielfach ähnliche enzymatische Vorgänge sich ereignen, und daß bei der Erforschung derselben namentlich über die Art und Weise des Eiweißauf- und -abbaues zunächst der einfachsten niederen Pflanzen weitere Aufklärung zu gewinnen sein wird“. Auch bei der Zuckervergärung durch Schimmelpilze wird Fuselöl gebildet, durch *Mucor racemosus*, welcher auf Würze wächst, sogar mehr als bei der Hefegärung. Desgleichen besitzen *Rhizopus tonkiniensis*, *Monilia candida* und *Torula* die Fähigkeit, Leucin in Amylalkohol umzuwandeln (Pringsheim).

2. Der chemische Verlauf der Alkoholgärung.

Schon vor langer Zeit hat Ad. v. Baeyer (9) auf die Aehnlichkeit hingewiesen, welche die Alkoholgärung mit gewissen einfachen chemischen Reaktionen zeigt, die unter dem Einfluß wasserentziehender Mittel bei hohen Temperaturen verlaufen und speziell die Umwandlung

$$\text{des Glykols} \begin{matrix} CH_2 . OH \\ \cdot \\ CH_2 . OH \end{matrix} \text{ in Aldehyd } \begin{matrix} CH_3 \\ \cdot \\ CHO \end{matrix}$$

zum Vergleich herangezogen. Neuerdings hat dann A. Wohl (180) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß das Molekül des Traubenzuckers zunächst durch Wasseraustritt und nachfolgende hydrolytische Spaltung in ein Molekül Glyzerinaldehyd und ein Molekül Methylglyoxal zerfällt.

Da nun allgemein Verbindungen, welche die Gruppe CO—CHO enthalten (Ketoaldehyde), in alkalischer Lösung immer in die zugehörigen Oxysäuren übergehen, so würde das Methylglyoxal unter entsprechenden Bedingungen Milchsäure liefern. Zur Stütze für die Annahme, daß nicht nur bei der chemischen Spaltung des Traubenzuckers in alkalischer Lösung, wobei ja in der Tat unter geeigneten Versuchsbedingungen etwa die Hälfte des Zuckergewichtes Milchsäure liefert, sondern auch bei der alkoholischen Gärung Milchsäure als Zwischenprodukt auftritt, läßt sich auf die Erfahrung von Buchner und Meisenheimer (45) hinweisen, welche bei ihren Versuchen mit Hefepreßsaft regelmäßig das Auftreten kleiner Mengen Milchsäure beobachteten. Ferner konnte Duclaux (53) zeigen, daß unter Mitwirkung direkten Sonnenlichtes aus Traubenzucker entweder Milchsäure entsteht (bei Gegenwart von Baryt), oder, wenn auch nur zu einem kleinen Teil, Alkohol und CO_2 (bei Anwesenheit von Kali). Ferner zerfällt nach demselben Forscher milchsaurer Kalk in wässeriger Lösung im Sonnenlicht direkt in Alkohol, kohlensauren und essigsauren Kalk. Dafür, daß die Milchsäure nicht unmittelbar aus dem Zucker entsteht und auch nicht unmittelbar aus dem Glyzerinaldehyd, sondern daß gerade ein Zwischenprodukt, wie das Methylglyoxal, das kein asymmetrisches C-Atom besitzt, dazwischen liegt, scheint die von Buchner und Meisenheimer betonte Erfahrung zu sprechen, daß aus dem aktiven Zucker durch Alkalien stets und, soweit nicht besonderere Umstände vorliegen, auch durch Enzyme inaktive Milchsäure entsteht (A. Wohl, 180).

Als ein Einwand gegen die erwähnte Auffassung darf der Umstand gelten, daß nach allen bisherigen Erfahrungen weder Glyzerinaldehyd noch auch Methylglyoxal oder Milchsäure selbst vergärbar sind,

d. h. nicht in Alkohol und CO_2 übergeführt werden können unter den Bedingungen, unter welchen dies bei Zucker geschieht. Noch jüngst hat P. MAYER (116) die Vergärbarkeit von Methylglyoxal abermals mit negativem Erfolg geprüft, und SLATOR überzeugte sich, daß Milchsäure, die gärenden Zuckerlösungen zugesetzt wird, nicht mitvergärt. Dagegen erscheint es bemerkenswert, daß ein Schimmelpilz (*Allescheria* [*Eurotiopsis*] *Gayoni*) in milchsäurehaltiger Nährlösung in der Tat Alkohol zu bilden vermag.

Neuerdings hat W. LÖB (108) den chemischen Gärungshypothesen, welche Milchsäure als Zwischenprodukt der Alkohol-Kohlensäurebildung annehmen, eine andere Hypothese gegenübergestellt, „nach der zunächst eine weitgehende Aufspaltung des Zuckermoleküls in (COH_2)-Reste durch Lösung der Aldolbindungen eintritt und eine Synthese zwischen diesen Resten (tautomeren Formen des Formaldehyds) zu Alkohol und CO_2 sich anschließt."

Von großer Bedeutung scheint mir eine neuere Arbeit von SCHADE (153) zu sein, der wieder Milchsäure als Zwischenglied annimmt. Jedenfalls erscheint es für das chemische Verständnis der alkoholischen Gärung von größtem Belang, daß es, wie in dieser Arbeit gezeigt wird, gelingt, auch rein chemisch unter Zuhilfenahme anorganischer Katalysatoren aus dem Zucker die gleichen Endprodukte, Alkohol und CO_2 zu gewinnen, die man bisher als spezifische Erzeugnisse der lebenden Gärungserreger resp. gewisser von ihnen gebildeter Enzyme angesehen hat, und gerade hierbei tritt Milchsäure als Zwischenprodukt auf, deren Entstehung durch Spaltung von Dextrose unter der katalysatorischen Einwirkung von Alkali seit langem bekannt ist. Beim Erwärmen mit verdünnten H_2SO_4 erleidet die Milchsäure eine weitere Spaltung: es entsteht aus ihr Acetaldehyd und Ameisensäure

$$CH_3CHO/HCOOH = CH_3CHO + HCOOH.$$

Diese beiden Körper stellen aber nach SCHADE eine Vorstufe zu Alkohol und CO_2 dar, sie vermögen sich unter der katalysatorischen Einwirkung des Rhodiums so gut wie quantitativ in Alkohol und CO_2 umzusetzen:

Dextrose
↓ (Alkali als Katalysator)
Milchsäure
↓ (H_2SO_4 als Katalysator)
Acetaldehyd + Ameisensäure
↓ (Rhodium als Katalysator)
Alkohol + CO_2.

Im Gegensatz zu der LOEBschen Auffassung scheint, wie nicht zu leugnen ist, ein Zuckerabbau im Sinne einer solchen Katalyse den bisher bekannten Erfahrungstatsachen viel mehr zu entsprechen, besonders wenn man sich BUCHNER und MEISENHEIMER anschließt, welche, wie später noch zu erwähnen sein wird, die Ansicht vertreten, daß der Prozeß der alkoholischen Gärung in zwei Etappen verläuft, indem zunächst aus Zucker Milchsäure gebildet wird, welche dann erst in Alkohol und CO_2 zerlegt wird. In der Tat ist, wie schon erwähnt, Milchsäure als „Nebenprodukt" der alkoholischen Gärung bekannt, ebenso Acetaldehyd und Ameisensäure. Diese letztere läßt sich, wie P. THOMAS (171) gezeigt hat, unter dem Einfluß gewisser Züchtungsbedingungen (Oberflächenkultur, N-reiche Nahrung) in erheblicher Menge gewinnen. SCHADE hebt ferner hervor, daß bei der zellenfreien „Zymasegärung" (mit BUCHNERS Preßsaft), „wo infolge Ausschaltung der vital bedingten Nebenprozesse die Zahl der entstehenden „Nebenprodukte" sich ganz außerordentlich (anscheinend auf drei) verringert, gerade zwei der genannten katalysatorischen Produkte, die Milchsäure und die Ameisensäure, sich wiederfinden."

Ein Blick auf die Mengen von Zucker, welche bei der Alkoholgärung zersetzt werden im Vergleich zu der dabei gleichzeitig entstehenden Hefemasse (in einem Versuch von NAEGELI (122) verarbeitete

bei 30° C Bierhefe im Verlauf von 24 Stunden das 40-fache ihres Trockengewichtes an Zucker) wie auch die Betrachtung der Gärprodukte, von denen die CO_2 gar nicht verwertet werden kann, der Alkohol aber, wenn überhaupt, doch sicher (als C-Quelle) sehr viel schlechter ausgenützt wird wie Zucker, lehrt unmittelbar, daß es sich dabei nicht um Assimilation von Baustoffen (speziell C) handeln kann, sondern, wie schon Pasteur betonte, um die Gewinnung von Betriebsenergie, und es liegt sehr nahe, den chemischen Prozeß mit den früher besprochenen Spaltungs-(Reduktions-) Gärungen anorganischer Substanzen in Vergleich zu stellen. In der Tat handelt es sich auch bei den Hefezellen resp. den gärungserregenden Schimmelpilzen um fakultativ anaërobe Organismen, und Pasteur (136) vertrat z. B. die Ansicht, daß die Alkoholgärung mit O-Mangel in ursächlichem Zusammenhange stehe und O-Zufuhr die Gärung verringere. Es wurden bei reichlicher Durchlüftung 75 Proz., bei Luftabschluß 90 Proz. des vorhandenen Zuckers vergoren, auch war er der Meinung, daß anaërob wachsende Hefe dem Zucker O entnehme. Die Mehrzahl der vorliegenden Versuche spricht dafür, daß tatsächlich ein Vikariieren der Alkoholgärung und O-Atmung als Energiequelle bis zu einem gewissen Grade stattfindet. Indessen muß zugeben werden, daß Hefezellen ihre Gärtätigkeit auch bei unbehindertem Luftzutritt entfalten. Naegeli glaubte sogar nachgewiesen zu haben, daß O-Zufuhr die Alkoholgärung nicht nur nicht behindert, sondern sogar günstig wirkt. Die Versuche anderer Forscher widersprachen dem allerdings. Giltay und Aberson (74) beobachteten bei Luftkulturen zwar eine vermehrte Zuckerzersetzung mit vollständiger Oxydation, dagegen war die in Alkohol und CO_2 zerlegte Zuckermenge unter gleichen Umständen geringer.

Wie dem nun auch immer sein mag, so viel darf seit Pasteur als völlig sichergestellt gelten, daß Hefe in einem geeigneten zuckerhaltigen Nährmedium sich vermehren kann, mag freier O da sein oder fehlen, doch ist **das Wachstum** ersterenfalls erheblich begünstigt, während zugleich die Hefe entschieden kräftiger geworden ist, da die Gärung rasch und stürmisch verläuft. Dauernd vermag Hefe jedenfalls nicht ohne freien O zu leben. Bei unbehindertem Luftzutritt nehmen die *Saccharomyces*-Zellen zwar freien O auf und liefern, wie alle aëroben Organismen, CO_2 und H_2O als Produkte der Oxydation organischer Moleküle, nebenher läuft aber auch dann immer der Vorgang der Zuckerspaltung unter Bildung von Alkohol und CO_2. Die Betriebsenergie stammt demgemäß hier aus doppelter Quelle, der Zuckeroxydation (oder wohl richtiger Alkoholoxydation) und der Gärung, zwei Vorgängen, welche nach der Auffassung Pasteurs variable Glieder einer konstanten Größe darstellen sollten, deren eines auf Null herabgeht, wenn das andere seinen Maximalwert erreicht hat. Dem ist nun sicher nicht so, vielmehr sprechen, wie insbesondere Schützenberger (157) nachgewiesen hat, alle Tatsachen dafür, daß beide Werte, wenn die nämlichen Ursachen wirksam sind, gleichzeitig abnehmen oder zunehmen. „Wird die Vitalität der Hefe herabgesetzt, dann respiriert sie weniger, und ihre Fermentwirkung (die Gärung) nimmt ab; sind die physikalischen und chemischen Verhältnisse der Ernährung der Hefe recht günstig, dann nimmt die Energie jener

beiden Faktoren gleichzeitig zu und steigert sich bis zum Maximum" (SCHÜTZENBERGER). Auf Grund sehr ausgedehnter Untersuchungen hält es PRINGSHEIM (142, 143) für erwiesen, daß die Hefezellen nur dann zur Vergärung des ihnen dargebotenen Zuckers kommen, wenn ihnen eine N-Quelle geboten wird, die die Gruppe —NH —CH—CO enthält. N-haltige Körper ohne diese Gruppe können zwar Vermehrung, d. h. Eiweißbildung vermitteln, nicht aber Gärung. „Es ist nicht eine allgemeine Bedingung für den Eiweißaufbau der Hefe, daß die N-Quelle jene Gruppe enthält, sondern nur eine Bedingung für die Fähigkeit des Plasmas, Gärung zu vermitteln." Da, wie insbesondere Versuche von BUCHNER und RAPP (47) zeigten, selbst unter den günstigsten Bedingungen des O-Zutrittes in Hefekulturen mit großer Oberfläche (erstarrter Zuckergelatine) kaum $^1/_7$ des konsumierten Zuckers durch vollständige Oxydation zerstört wird, während der weitaus größte Teil der Spaltung in Alkohol und CO_2 verfällt, so darf man wohl sagen, daß auch noch im aëroben Leben der Gärung (Spaltung) der Hauptanteil an der Erzeugung der für den Aufbau der Körpersubstanz und das Leben überhaupt erforderlichen Energie zufällt. Die Hefe scheint, wie CZAPEK (50) bemerkt, „ein der Alkoholgärung hochgradig angepaßter Organismus zu sein, welcher die sonst stattfindende aërobe Zuckeroxydation auch bei Luftzutritt nur wenig ausnützt". Man darf übrigens, glaube ich, berechtigte Zweifel hegen, ob es sich überhaupt jemals um eine direkte „Zuckeroxydation" seitens der lebenden Zellen der Hefe handelt. Es erscheint auf Grund neuerer Erfahrungen viel wahrscheinlicher, daß es auch im aëroben Leben nur Spaltungsprodukte sind, welche sekundär der Oxydation verfallen. Im gegebenen Falle wäre es, wie WINTERSTEIN (179) ausführt, ganz gut denkbar, daß primär eine Zerlegung des Traubenzuckers in Alkohol und CO_2 stattfindet, und erst sekundär eine Oxydation des Alkohols zu CO_2 und H_2O.

In der Tat ist Anhäufung von Alkohol bei O-Mangel, wie gleich noch gezeigt werden wird, eine sehr gewöhnliche Erscheinung im Pflanzenreich, und es scheint ihr im vorliegenden Falle auch außerdem noch eine besondere biologische Bedeutung zuzukommen.

WORTMANN (181) betrachtet die bei der Gärung gebildeten Stoffe als „Kampfstoffe" und führt an, „daß im Moste, sobald zu Beginn der Gärung der Alkoholgehalt 4 Vol.-Proz. übersteigt, die *Apiculatus*-Hefe, und dann auch die *Mucor*-Arten, d. h. diejenigen Feinde der Weinhefen, die nächst ihnen am meisten Alkohol vertragen, ihr Wachstum einstellen, nachdem andere Konkurrenten, wie Schimmelpilze, *Dematium*-Arten und Kahmhefen, schon früher zugrunde gegangen oder in Dauerformen übergegangen sind, so daß nunmehr die echten Hefen das Feld beherrschen". In der Tat erweisen sich Hefepilze im allgemeinen sehr widerstandsfähig gegen Alkohol, und es hat sich gezeigt, daß unter Umständen erst bei mehr als 14 Proz. Alkoholgehalt die Gärung sistiert wird. Eine wesentliche Verzögerung macht sich allerdings meist schon bei 5—6 Proz. bemerkbar. Zu den empfindlichsten Arten gehört der schon genannte *Saccharomyces apiculatus*.

Wenn die angedeutete Auffassung WORTMANNS auch innerhalb gewisser Grenzen als zulässig gelten darf, so kann doch keine Rede davon sein, daß „die Bildung von Gärungsprodukten ursprünglich

nur eine Schaffung von Kampfmitteln vorstellte und daß die Gärungserreger allmählich, durch gelegentlichen O-Mangel veranlaßt, gelernt hätten, einen Teil der bei der Gärung frei werdenden Energie für ihren Lebensbetrieb zu verwenden.“ Man wird die enormen Stoffzertrümmerungen bei den durch niedere Pilze veranlaßten Gärungsprozessen um so weniger als aus dem Rahmen des sonstigen Geschehens in lebenden Organismen herausfallende Erscheinungen betrachten dürfen, als wir ja in der von der Zufuhr abhängigen Zersetzung des Nahrungseiweißes bei höheren Tieren einen Fall vor uns haben, der, wie schon Voit hervorhob, „unter ganz analogen Gesichtspunkten beurteilt werden kann.“ Es kommt dazu, daß auch bezüglich des N-Umsatzes der Hefezellen sich sehr bemerkenswerte Analogien mit dem Verhalten höherer Tiere feststellen lassen. Delbrück, Hayduck (85) und Pringsheim (143) konnten bei höheren N-Gaben eine bedeutende Luxuskonsumption desselben seitens der Hefe nachweisen, indem sich herausstellte, daß Zellvermehrung, wie auch Gärung, ihr Optimum weit unter dem Maximum des Ammoniakverbrauches durch die Hefezellen finden. „Eine Luxuskonsumption ist der große N-Verbrauch der Hefe in solchen Fällen um so mehr, als die Hefe das Uebermaß dieses ihr so wertvollen Nährmaterials nicht wie viele höhere Pflanzen zu späterer Verwendung stapelt, sondern es in die Nährlösung entläßt.“

„Der N-Stoffwechsel der Hefe bildet so gewissermaßen eine Zwischenstufe zu dem der höheren Pflanzen und höheren Tiere. Während die höheren Pflanzen ihre Energie der im Licht stattfindenden CO_2-Assimilation im Chloroplasten verdanken, und dabei befähigt sind, die geringsten N-Konzentrationen ihres Nährbodens auszunützen, schöpft das höhere Tier seine Energie nicht nur aus dem Zerfall der gebotenen Fette und Kohlehydrate, sondern auch der N-haltigen Eiweißsubstanzen. Hierbei findet ein dauernder Abbau des Eiweißes statt, der sich im gesunden ausgewachsenen Lebewesen so vollzieht, daß das Individuum im N-Gleichgewicht ist, d. h. den aufgenommenen Eiweißstickstoff in seiner Gesamtheit im Harn ausscheidet.

Die Hefe nun schöpft ihre Energie, wenigstens in dem Falle, in dem ihr nur die energetisch niedrig stehende N-Quelle des Ammonium-Ion geboten wird, nur aus der Vergärung des Zuckers. Die einzelne Zelle kann wohl im N-Gleichgewicht stehen, die Gesamtheit der wachsenden Zellen nimmt jedoch an N zu, wie der Körper einer wachsenden höheren Pflanze. Die einzelne Zelle verhält sich ähnlich wie ein höheres Tier, insofern sie bei konstantem N-Gehalt einen N-Wechsel unterhält. Mit diesem hat sie das gemeinsam, daß sie mit vermehrter N-Zufuhr wachsende Mengen N in die Lösung entläßt, wie ein Tierkörper bei vermehrter Eiweißzufuhr nie mehr als ein Maximum des N an sich halten kann und mit größeren Eiweißgaben auch zu größeren Ausscheidungen von N im Harn gezwungen ist.

Daß der Stoffwechsel der Hefezellen eine Mittelstellung zwischen dem der höheren Pflanzen und höherer Tiere einnimmt, geht noch besonders daraus hervor, daß sie sich letzteren in der Ausnutzung der Nährsubstrate nähern kann, weil sie auch aus der N-Quelle zu schöpfen imstande ist, wenn diese nämlich in höherer molekularer Form als im Ammoniumion, z. B. als Aminosäure geboten wird. Das

geht deutlich aus der Spaltung hervor, die Hefe mit Leucin vornimmt, das sie in Amylalkohol verwandelt. Denn diese Umwandlung ist mit Energiegewinn verbunden" (H. PRINGSHEIM, 144). In sehr ausgedehntem Maße finden Eiweißkörper als Energiequellen bei den Fäulnisbakterien Verwendung.

Daß Hefepilze in bezug auf das Vermögen, gewisse Zuckerarten in Alkohol und CO_2 zu spalten (zu vergären), keineswegs allein stehen, wurde schon erwähnt und es muß hier noch hinzugefügt werden, daß die mit der gleichen Fähigkeit ausgestatteten Schimmelpilze auch insofern völlig mit den echten Hefen übereinstimmen, als jene Spaltung, wie bei diesen, nicht nur im aëroben Leben, sondern auch bei völlig freiem O-Zutritt erfolgt.

In vielen anderen Fällen scheint es aber unter gewöhnlichen Verhältnissen (bei Luftzutritt) trotz des Vorhandenseins einer der alkoholischen Gärung ganz entsprechenden Zuckerspaltung nicht zu einer merklichen Anhäufung von Alkohol zu kommen, indem dieser sofort der weiteren Oxydation verfällt. Wohl aber läßt sich, wenn dieser sekundäre Prozeß unmöglich gemacht wird (im anaëroben Leben), die Bildung von Alkohol konstatieren. Hierhergehörige Tatsachen sind schon seit langem bekannt, und PASTEUR (136) selbst war in der Verallgemeinerung sehr weit gegangen. Er schrieb im Jahre 1861: „La levure de bière se comporte absolument comme une plante ordinaire, et on peut espérer à rencontrer des conditions dans lesquelles certaines plantes inférieures vivraient à l'abri de l'air en présence de sucre, en provoquant alors la fermentation de cette substance à la manière de la levure de bière.". Ihm schlossen sich LECHARTIER und BELLAMY an, welche den Alkohol, welcher in Früchten (Birnen) bei längerem Luftabschluß auftritt, quantitativ bestimmten. PASTEUR experimentierte an Weintrauben, die in einer CO_2-Atmosphäre gehalten wurden. In der Folge hat man Alkoholbildung auch bei keimenden Samen beobachtet. (Lit.: CZAPEK, Biochemie, I, p. 330, II, p. 457.)

Aus Versuchen, welche in neuerer Zeit STOKLASA (168) an Zuckerrüben bei möglichstem Ausschluß aller niederen Organismen anstellte, glaubt er schließen zu dürfen, „daß der anaërobe Stoffwechsel hier im wesentlichen identisch ist mit der alkoholischen Hefegärung".

Es scheint sich demnach bei der Spaltung des Zuckers in Alkohol und CO_2 um einen im Pflanzenreich (und vielleicht auch im Tierreich) sehr weit verbreiteten Vorgang zu handeln, der aber im aëroben Leben zumeist latent verläuft und erst bei O-Abschluß deutlich hervortritt. Nur in gewissen Fällen (bei Hefe- und manchen Schimmelpilzen) spielt derselbe infolge einer besonderen Anpassung auch im aëroben Leben als Energiequelle die bei weitem wichtigste Rolle.

b) Die Milchsäuregärung.

1. Allgemeines.

(Literatur: Lafars Handb. d. techn. Mykologie, Bd. 2, Artikel „Milchsäuregärnng".)

An die Alkoholgärung schließt sich unmittelbar die Milchsäuregärung an, ein Vorgang, der in bezug auf Verbreitung und Wichtigkeit mit jener durchaus vergleichbar erscheint. SCHEELE stellte Milchsäure zuerst aus der Molke dar. BRACONNOT fand sie in der

Flüssigkeit, die durch Einweichen von Reis in Wasser erhalten wird, ferner im Saft der Zuckerrüben und in Aufgüssen von Erbsen und anderen Leguminosensamen.

Wie fast überall auf dem Gebiete der Gärungschemie tritt uns auch hier wieder Pasteur als derjenige entgegen, welcher zuerst ausgesprochen hat, daß die Spaltung des Zuckers in Milchsäure durch bestimmte niedere Organismen (ein „ferment lactique") verursacht sei. Er macht dafür gewisse Stäbchenbakterien verantwortlich, deren Reinzüchtung später Lister versuchte. F. Hueppe gelang es dann zuerst, mit Hilfe der Kochschen Kulturmethoden einen bestimmten Bacillus (*B. acidi lactici*) zu isolieren, den er anfangs für den alleinigen Erreger der Milchsäuregärung hielt. In der Folge zeigte sich aber, daß eine große Menge von Bacillen- und Bakterienarten, sowie Kokken und Vibrionen diese Fähigkeit besitzen. Es vermitteln derartige Organismen nicht nur die Säuerung (resp. Gerinnung) der Milch, sondern spielen auch bei der Säuerung pflanzlicher Nahrungsmittel (Sauerkohl, Gurken), sowie landwirtschaftlicher Futtermittel eine große Rolle, desgleichen bei der Bereitung des Sauerteiges, der Preßhefe, gewisser Biersorten (Weißbier) und endlich bei den bakteriellen Umsetzungen im Verdauungstrakt (Magen-Darmkanal) verschiedener Tiere.

Es kann hier nicht auf eine Beschreibung der zahlreichen, im Laufe der Zeit bekannt gewordenen Formen von Milchsäurebakterien eingegangen werden; es sei in dieser Beziehung auf die überaus sorgfältige monographische Darstellung von Weigmann in Lafars Handb., Bd. 2, p. 68—87 verwiesen. Es mag genügen, zu erwähnen, daß man zurzeit zwei Typen als die hauptsächlichsten Erreger der Milchsäuerung als Arten, wenn auch nur im Sinne von Kollektivarten, aufstellen kann: *Streptococcus lacticus* (*Bac. acidi lactici*) und *Bac. aërogenes.* Die erstere charakterisiert Weigmann in seiner zitierten Monographie als runde bis ovale, zuweilen auch länglich zugespitzte unbewegliche Zellen, die meist zu zwei oder auch zu mehreren Ketten bilden. Sie wachsen auf Gelatineplatten ohne und mit Zucker sehr langsam, besser anaërob als aërob und liefern bei der Umsetzung vergärbarer Zucker keine Gase, sowie fast ausschließlich Milchsäure (Rechtsmilchsäure) und nur Spuren flüchtiger Fettsäuren. Die Sammelart *Bac. aërogenes* zeigt mehr stäbchenartige Formen und ausgesprochenes O-Bedürfnis. Die meisten „Arten" bilden aus Zucker Linksmilchsäure.

Im Gegensatze zu Weigmann vertritt Fuhrmann (67) die Ansicht, „daß als primäres Produkt der Gärung stets die optisch inaktive racemische Form der Milchsäure gebildet wird".

In bezug auf ihre Ernährung stellen die Milchsäurebakterien ungewöhnlich hohe Ansprüche. Als N-Quelle bevorzugen sie Pepton oder gelöste Eiweißkörper, verlangen aber außerdem noch eine besondere C-Quelle in Form von Zucker. Beijerinck war sogar der Meinung, daß sie den N überhaupt nur aus Pepton zu entnehmen vermögen, dem widerspricht aber schon die Tatsache, daß in der Milch Peptone sich nicht oder nur in Spuren finden. Allerdings haben Versuche gezeigt, daß peptonisierte Milch einen noch besseren Nährboden bildet als Normalmilch (Jensen, Lafars Handb., Bd. 3, p. 182). Dennoch gelingt es, Milchsäurebakterien (*Bac. acidi lact.* Hueppe) auch in eiweißfreien Nährlösungen zu züchten (Uschinskysche Nährlösung nach Fränkel). Hueppe fand sogar weinsaures Ammonium allein schon ausreichend. Zur Milchgärung geeignete Zuckerarten

sind nicht nur die alkoholgärungsfähigen Hexosen, sondern auch Hexite, Pentosen (Arabinose) und zum Teil auch Glyzerin, doch bestehen hinsichtlich der Verarbeitung der verschiedenen Zucker und Zuckeralkohole seitens der einzelnen Bakterienformen sehr große Verschiedenheiten, wie sich am besten aus der von WEIGMANN mitgeteilten Zusammenstellung ergibt; dieselbe läßt auch deutlich wieder die schon oft hervorgehobene Tatsache erkennen, daß manche morphologisch einander ganz nahestehende Formen sich in physiologischer Beziehung (hier speziell in bezug auf die Vergärbarkeit der einzelnen Zuckerarten) weitgehend unterscheiden.

Es scheint zurzeit kein genügender Grund für die weitverbreitete Annahme vorzuliegen, daß die Milchsäuregärung immer nach den einfachen Gleichungen

$$\underset{\text{(Milchzucker)}}{C_{12}H_{22}O_{11}} + H_2O = 4\ \underset{\text{(Milchsäure)}}{C_3H_6O_3} \text{ oder}$$

$$C_6H_{12}O_6 = 2\ C_3H_6O_3$$

erfolgt. Dagegen spricht ebensowohl die große Verschiedenheit des Gärungsmaterials wie andererseits der Umstand, daß, wie bei der Alkoholgärung, auch Nebenprodukte entstehen. Für das *Bact. lactis acidi* LEICHMANN scheint allerdings die Zerlegung des Milchzuckers nahezu nach der ersten Gleichung zu erfolgen. In anderen Fällen, so namentlich bei *Bact. lactis aërogenes*, wird aber der Milchzucker nur zu etwa 78 Proz. vergoren und dabei ein Gas gebildet, welches der Hauptsache nach aus H besteht, außerdem aber auch CO_2 und Methan enthält. Außer dem Gas entsteht in nicht sehr großen Mengen Essigsäure und sehr wenig Milchsäure neben Aceton.

Die Essigsäure überwiegt in diesem Falle immer. auch wurde das Vorkommen von Bernsteinsäure, sowie Spuren von Alkohol festgestellt. Glukose wird von demselben Bakterium zu viel Essigsäure, etwas inaktiver Milchsäure und Spuren von Bernsteinsäure und Alkohol vergoren. Mannit dagegen liefert viel Bernsteinsäure und wenig flüchtige Säuren, daneben größere Mengen Alkohol.

Wie in vielen anderen Fällen, so übt auch bei der Milchsäuregärung die allmähliche Anhäufung der Gärprodukte eine nachteilige Wirkung aus, und man pflegt aus diesem Grunde, wenn es auf eine möglichst reichliche Säureproduktion ankommt, der Gärflüssigkeit $CaCO_3$ (Kreidepulver) beizumischen. Viel erörtert wurde das O-Bedürfnis der Milchsäurebakterien. Es scheint, daß manche Arten besser mit, manche besser ohne Luftzutritt Säure bilden. Zu den letzteren scheinen die Bakterien der Sammelart *Streptococcus lacticus* zu gehören, während die O-bedürftigeren der *Aerogenes*-Gruppe die Milchsäureproduktion energischer bei Luftzutritt vollziehen.

2. Der chemische Verlauf.

Für die chemische Theorie der Milchsäuregärung ist es von Wichtigkeit, daß die Möglichkeit besteht, aus Dextrose und anderen Hexosen auch auf rein chemischem, d. h. katalytischem Wege Milchsäure zu erhalten. Schon HOPPE-SEYLER und KILIANI haben nachgewiesen, daß die Dextrose, unter Einwirkung von Alkali, Milchsäure entstehen läßt. DUCLAUX (53) und

Schützenberger (157) gelang es hierauf, diese Milchsäurebildung durch die Wahl geeigneter Reaktionsbedingungen, namentlich durch Steigerung der HO-Ionenkonzentration, so weit zu treiben, daß die gebildete Menge bis zu 60 Proz. vom zersetzten Zucker betrug.

Nach Jensen (95) läßt sich die Milchsäuregärung am leichtesten durch die folgende Umlagerung von O- und H-Atomen erklären:

```
                COH      O                    COOH
                 |       |                     |
                CHOH     |                    CHOH
                 |       |                     |
 : H     HO :   CH       H2                   CH3
 : H     HO :   CH       H2    =    H2O       CH3
                 |       |          H2O        |
                CHOH     |                    CHOH
                 |       |                     |
                COH      O                    COOH
 : O     H2 :   COH      O          H2O
  3 Wasser + 1 Dextrose      =     3 Wasser + 2 Milchsäure.
```

c) Reduktionsgärungen (Buttersäuregärung).

(Literatur: Lafars Handb. d. techn. Mykologie, Bd. 2, p. 109 ff.)

Außer der alkoholischen und der Milchsäuregärung sind zurzeit keine Zuckerspaltungen durch niedere Pilzformen bekannt, bei welchen die Endprodukte nicht O-ärmer oder O-reicher wären, als das Ausgangsmaterial, wo wir es also nicht mit wirklichen Reduktions- oder Oxydationsprozessen zu tun hätten. Typische Reduktionsgärungen bilden vor allem die Buttersäuregärung und die Valeriansäuregärung. Fast immer sind es obligat oder fakultativ anaërobe Bakterien, welche derartige Spaltungen verursachen, und es liegt auf der Hand, daß es sich dabei in erster Linie um die Gewinnung von O aus dem Zucker handelt. Indessen sei gleich hier bemerkt, daß es durchaus nicht angeht, die Anaërobiose ohne weiteres zu dieser Reduktionstätigkeit in Beziehung zu stellen; denn wenn es auch zutrifft, daß anaërobe Bakterien meist stärker reduzieren als aërobe, so kennt man doch auch anaërobe Formen, welche nur geringe Reduktionsfähigkeit besitzen (Rauschbrandbacillus), während andererseits viele aërobe Mikroben auch bei unbehindertem O-Zutritt energisch reduzierend wirken (Omeliansky, Lafars Handb., Bd. 1, Anaërobiose, p. 576).

Es handelt sich bei der Buttersäuregärung um „eine unter deutlicher und unter Umständen starker Gasentwicklung (H und CO_2) vor sich gehende Umsetzung von Kohlehydraten (oder von Milchsäure, eventuell auch Glyzerin) in größere Mengen von Buttersäure (n-Buttersäure) = $\left\{ \begin{array}{l} CH_3 \\ \cdot CH_2 \\ \cdot CH_2 \\ \cdot COOH \end{array} \right.$ die hervorgerufen wird von bestimmten, meist durch gelegentliche Bildung von Clostridium-Formen und durch Aufspeicherung von Granulose ähnlichen Körpern (Jogen) charakterisierte Bakterien", welche zuerst Pasteur (136) in einer aus dem Jahre 1861 stammenden Abhandlung „Animalcules infusoires vivant sans gaz oxygène libre et déterminant des fermentations" beschrieben hat. Ihrer lebhaften Beweglichkeit wegen hielt er sie für Infusorien (Vibrion butyrique). Freier O, welcher für alle anderen bis dahin bekannten Organismen als absolut unentbehrlich galt, erwies sich für diese Bakterien,

nicht nur als nicht notwendig, sondern sogar als verderblich. „Es genügte, durch eine kräftig gärende Zucht, in der Vibrion butyrique sich reichlich vermehrt hatte, durch 1—2 Stunden Luft hindurchzuleiten, um dessen Absterben und Stockung der Gärung herbeizuführen."

In der Folge haben sich eine große Anzahl von Forschern dem Studium der Buttersäurebakterien gewidmet, und es sind im Laufe der Zeit eine Menge verschiedener teils pathogener, teils nicht-pathogener Formen beschrieben worden. Ohne auf die Einzelheiten einzugehen, betreffs derer auf die monographische Darstellung von WEIGMANN in LAFARS Handbuch, Bd. 2, p. 109 verwiesen werden darf, sei nur erwähnt, daß SCHATTENFROH und GRASSBERGER (155) zwei Hauptformenkreise typischer Buttersäurebakterien unterschieden haben, die unbeweglichen und die beweglichen Buttersäurebacillen. Die ersteren stellen geißellose (unbewegliche) gestreckte Stäbchen, von 20—50 μ Länge dar, die meist 3—6-gliedrige Ketten bilden. Sehr charakteristisch ist für diese obligat anaëroben Bakterien, daß sich ein Teil des Zellinhaltes bei Behandlung mit Jod blau färbt, was auf das Vorhandensein eines stärkeähnlichen Körpers („Iogen") hinweist. Diese, offenbar als Reservematerial dienende Substanz wurde zuerst von TRÉCUL (LAFARS Handb., Bd. 1, p. 107) bei *Amylobacter* gefunden und später namentlich von BEIJERINCK und A. MEYER untersucht. Kommt es zur Sporenbildung, so verdicken sich die Stäbchen in der Mitte, und es entstehen spindelförmige „*Clostridium*"-Formen. „Die sich blau färbenden Gebilde sind meist sporenfrei, die sporentragenden granulosefrei. In Stärkebouillon ist wohl Granulosebildung, nicht aber Versporung zu beobachten, in Zuckeragar tritt beides nicht ein, so daß es den Anschein hat, als ob die für die Versporung nötige Granulose sich nur oder wenigstens am leichtesten aus Stärke, nicht oder weniger leicht aus Zucker bilde" (LAFARS Handb., II, p. 115). Mit dem beweglichen Buttersäurebacillus sind der *Bac. amylobacter I* und *II* GRUBER, *Granulobacter saccharobutyricus* BEIJERINCK und *Bac. saccharobutyricus* KLECKY identisch; er scheint niemals pathogen zu wirken und bildet ebenfalls Clostridiumformen unter Einlagerung von „Iogen". Es handelt sich hier um reine Kohlehydratvergärer, welche Eiweißkörper im Gegensatz zu der unbeweglichen Form nicht angreifen und ganz vorwiegend Buttersäure bilden. Zu den echten Buttersäurebakterien gehört auch das früher schon erwähnte N-assimilierende *Clostr. Pastorianum*.

Der chemische Vorgang der Buttersäuregärung, den man gewöhnlich durch die Gleichung:

$$C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$$

auszudrücken pflegt, vollzieht sich in Wirklichkeit nicht so ganz glatt, sondern es kommt in noch höherem Maße als bei der Alkoholgärung zur Bildung von Nebenprodukten, die sämtlich O-freie oder doch O-arme Verbindungen darstellen und dadurch den ganzen Vorgang als einen Reduktionsprozeß charakterisieren. Fast immer finden sich neben Buttersäure kleine Mengen von Ameisensäure, wohl auch Essigsäure, Propionsäure und Valeriansäure. Als vergärbar werden von SCHATTENFROH und GRASSBERGER (für die unbewegliche Form) außer Traubenzucker auch Saccharose, Galaktose, Maltose, Lävulose, Stärke und Glyzerin bezeichnet. Das letztere wird von der beweglichen Form leichter zersetzt.

E. BUCHNER und J. MEISENHEIMER (46) haben neuerdings die Buttersäuregärung von rein chemischen Gesichtspunkten aus näher untersucht. Es bietet dieselbe ja gerade auch in dieser Hinsicht besonderes Interesse, weil dabei nicht nur die 6-gliedrige C-Kette des Traubenzuckers, sondern auch die 3-gliedrige des Glyzerins (resp. der Milchsäure) im wesentlichen unter Bildung 4-gliedriger C-Ketten, nämlich von n-Buttersäure und n-Butylalkohol, zerfallen. Bei der Zersetzung des

Glyzerins und der Milchsäure handelt es sich somit um eine Synthese, während im allgemeinen die Gärungserscheinungen auf den Abbau längerer C-Ketten in kürzere hinauslaufen. Zur Erregung der Gärung verwendeten sie den fakultativ anaëroben *Bac. butylicus* Fitz. Es entstanden in Anwesenheit von anorganischen Nährsalzen und $CaCO_3$ sowohl bei der Vergärung des Glyzerins wie des Traubenzuckers qualitativ dieselben Stoffe: n-Butylalkohol, Aethylalkohol, n-Buttersäure, Essigsäure, Ameisensäure, Milchsäure, CO_2 und H. Die gleichen Produkte entstehen auch, wenn man die streng anaëroben Buttersäuregärungserreger anwendet. In quantitativer Beziehung zeigte sich, daß, wie die beistehende Tabelle lehrt:

	n-Butyl-alkohol	Aethyl-alkohol	CO_2	H	Ameisen-säure	n-Butter-säure	Essig-säure	Milch-säure
100 g Glyzerin ergaben:	19,6	10,4	42,1	1,9	4,0	0,7	1,0	3,4
100 „ Glykose „	0,7	2,8	48,1	1,6	3,4	26,0	7,5	10,0

aus dem Glyzerin sehr viel mehr Alkohole entstehen, während die Glykose vorwiegend Buttersäure und Essigsäure liefert.

Der durch gewisse anaërobe (aërophobe) Bakterienformen bewirkte Reduktionsprozeß der Buttersäuregärung erscheint in theoretischer Hinsicht besonders bemerkenswert, da er sozusagen das erste Glied in der Kette derjenigen Untersuchungen und Gedankengänge bildet, welche zu der heutigen energetischen Auffassung der Lebenserscheinungen führten, derzufolge alle chemischen Reaktionen, welche mit Wärmeentwicklung verlaufen und daher als Quelle aktueller Energie dienen können, in gleicher Weise befähigt erscheinen, die für das Leben erforderliche Betriebsenergie zu liefern. „Ebenso, wie wir im praktischen Leben, wenn wir Energie auslösen wollen, hierzu nicht nur Oxydationsreaktionen, wie Verbrennung von Holz und Kohle, benutzen, sondern zuweilen auch zu anderen chemischen Prozessen, wie z. B. bei der Zersetzung von Sprengstoffen, greifen, so können auch Mikroorganismen die Energie nicht bloß von Oxydationsprozessen, sondern auch von Zersetzungsreaktionen ausnützen.“ Wie schon früher ausgeführt wurde, ist die Energiegewinnung durch Spaltung keineswegs an das anaërobe Leben geknüpft, sondern spielt auch sonst eine hochwichtige Rolle. Gleichwohl sind die unter allen Umständen an freien O gebundenen „obligat aëroben“ Organismen scharf von den „obligat anaëroben“ (aërophoben), welche bei unbehindertem Luftzutritt überhaupt nicht gedeihen, getrennt. Mitten inne zwischen beiden stehen die „fakultativ anaëroben“ Lebewesen, die ebensowohl bei Vorhandensein von freiem O wie auch unter völligem Ausschluß von Luft zu leben imstande sind (Omeliansky, Lafars Handb., Bd. 1, Anaërobiose).

Ohne allen Zweifel spielen Kohlehydrate und besonders Zucker als Spaltungsmaterial und Energiequelle bei den meisten anaëroben Stoffwechselvorgängen die bei weitem wichtigste Rolle. Dennoch gibt es eine ganze Anzahl anderer organischer Verbindungen, aus welchen anaërobe Organismen den ihnen zum Aufbau ihrer Eiweißsubstanzen erforderlichen O zu entnehmen vermögen. Schon Pasteur hat gezeigt, daß wein- und milchsaure Salze an Stelle des Zuckers im anaëroben Stoffwechsel treten können, und Hoppe-Seyler verdanken wir die Kenntnis der Tatsache, daß selbst eine so O-arme Verbindung

wie die Ameisensäure in Form von ameisensaurem Kalk in anaëroben Gärungsprozessen unter Bildung von freiem H gespalten wird. OMELIANSKY (128) hat aus Pferdemist ein Bakterium gezüchtet (*Bact. formicicum*), welches, fakultativ anaërob, unter streng anaëroben Bedingungen das Calciumformiat bei Darreichung von Pepton als N-Quelle unter Entwicklung von 1 Vol. CO_2 und 2 Vol. H vergärt:

$$Ca(OCOH)_2 + H_2O = CaCO_3 + CO_2 + 2\,H_2.$$

Dasselbe Bakterium vermag auch Mannit, Dulcit, Glukose, Galaktose, Milchzucker, Arabinose und Maltose zu verarbeiten und bildet dann neben reichlicher CO_2 und H, Milchsäure, Essigsäure, Ameisensäure und Aethylalkohol.

Als unvergärbar erwiesen sich: Saccharose, Stärke, Dextrin, Inulin, Gummi, Aethylen-Glykol, Glyzerin und Erythrit.

d) **Die Proteïnfäulnis** (faulige Gärung).

Literatur: ***Ellinger***, *Die Chemie der Eiweißfäulnis (Asher und Spiro, Ergebnisse der Physiologie, Bd. 6 (1907), und Lafars Handbuch, Bd. 3 (1904); ferner Fuhrmann, Vorlesungen über Bakterienenzyme, Jena, 1907.*

Die bisher betrachteten Fälle von Gärung lassen ohne weiteres die überragende Bedeutung von Kohlehydraten und besonders gewissen Zuckerarten als organisches Spaltungsmaterial erkennen. Nicht nur als Baustoff (C-Quelle), sondern namentlich als Kraftquelle spielt Zucker in der übergroßen Mehrzahl der Fälle die allerwichtigste Rolle. In letzterer Hinsicht erscheint es besonders bemerkenswert, daß Hefezellen und gewisse Bakterien bei Ausschluß von Zucker nicht zu wachsen vermögen, selbst wenn ihnen reichlich Eiweißstoffe oder Peptone zur Verfügung stehen. Infolgedessen pflegt man auch den Ausdruck „Gärung", indem man darunter wesentlich energieliefernde Prozesse versteht, oft auf diejenigen Fälle zu beschränken, wo Kohlehydrate das Gärungsmaterial bilden. Demungeachtet erscheint eine derartige Beschränkung des Begriffes keineswegs gerechtfertigt, und es empfiehlt sich wenigstens vom Standpunkte der Biologie aus, nicht nur die durch Mikroorganismen verursachten ausgiebigen Spaltungen von Kohlehydraten, sondern nicht minder auch jene von Eiweißstoffen den Gärungsprozessen zuzurechnen. Seit den ältesten Zeiten pflegt man als „Fäulnis" die zumeist unter Bildung widerlich riechender Spaltungsprodukte erfolgende „spontane" Zersetzung von Eiweißkörpern selbst oder von Eiweiß reichlicher enthaltenden tierischen oder pflanzlichen Teilen zu bezeichnen, ein Vorgang, der vom ernährungsphysiologischen Standpunkte aus unser ganzes Interesse in Anspruch nimmt, nicht nur mit Rücksicht auf die bewirkenden Organismen selbst, sondern auch aus dem Grunde, weil typische „Fäulnisprozesse" sich auch im Darmkanal der meisten Tiere abspielen. Der ganze Charakter eines „Fäulnisprozesses" richtet sich natürlich sehr wesentlich nach der Menge des vorhandenen fäulnisfähigen Eiweißmaterials, und es unterscheidet sich daher in den meisten Fällen die Fäulnis pflanzlicher Teile sehr wesentlich von der tierischer Produkte. Für die erstere ist vielfach der Ausdruck „Vermoderung" üblich. Ebensowenig wie in den bisher betrachteten Fällen von „Gärung" wird man auch hier die Bedeutung der Spaltung lediglich in der Gewinnung der

nötigen Betriebsenergie erblicken dürfen, wenn dies auch ohne Zweifel die Hauptsache ist. Ein gewisser, wiewohl kleiner Anteil der zersetzten Stoffe dient sicher auch dem Aufbau der Körpersubstanz der Gärungserreger.

Es ist das Verdienst von Schwann und Helmholtz, gezeigt zu haben, daß fäulnisfähige Substanzen sich nicht weiter verändern, wenn sie in einem Kolben mit Wasser gekocht werden, wobei alle Luft austritt, wenn man nicht wieder abgekühlte gewöhnliche Luft, sondern nur durchgeglühte Luft eintreten läßt. Man wußte längst, daß beim Fäulnisprozeß niederste Organismen (Infusorien und Schimmelpilze) vorhanden sind, ohne daran zu denken, daß diese oder überhaupt mikroskopische Wesen die betreffenden Veränderungen etwa hervorrufen könnten. Unter den mannigfaltigen Lebewesen, die G. F. Ehrenberg in faulenden Flüssigkeiten entdeckte, erschienen ihm einige Arten der Gattungen *Monas* und *Bacterium* wegen ihrer winzigen Gestalt und ihrer außerordentlichen Vermehrungsfähigkeit besonders bemerkenswert. Wegen ihrer für die damaligen optischen Hilfsmittel an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Kleinheit nannte er sie *Monas termo*, *Monas crepusculum* und *Bact. termo*. Dujardin vereinigte später *Monas termo* und *Bact. termo* zu einer Art „*Bact. termo*", welches von Cohn als der eigentliche Erreger der Fäulnis bezeichnet wurde, während er die „Monaden" für unbeteiligt hielt. Schon vorher (1863) hatte Pasteur (137), der auch hier bahnbrechend wirkte, Untersuchungen über die Fäulnis veröffentlicht, die im wesentlichen von denselben Gesichtspunkten ausgingen, wie jene, die ihn bei seinen Arbeiten über die typischen Gärungsvorgänge geleitet hatten. Auch er bezog die Fäulnis auf die Entwicklung und Vermehrung mikroskopischer Organismen, schrieb aber dem *Bact. termo* eine wesentlich andere Rolle zu als Cohn. Alle Versuche, die er anstellte, führten übereinstimmend zu dem Resultat, daß, wenn die Keime niederster Organismen von einer fäulnisfähigen Substanz gänzlich abgehalten werden, niemals eine als Fäulnis zu bezeichenende Zersetzung auftritt.

Pasteur hielt die Fäulnis im wesentlichen für einen Vorgang, der sich nur in Abwesenheit von O vollzieht.

Wenn aus einer fäulnisfähigen Flüssigkeit der aufgelöste O unter Beteiligung der zuerst sich entwickelnden Organismen (*Monas crepusculum*, *Bacterium termo*) völlig verschwunden ist, „dann treten die ‚Vibrionen' auf, die dieses Gas zum Leben nicht bedürfen und die Fäulnis nimmt alsbald den Anfang. Sie steigert sich allmählich und hält gleichen Schritt mit der Entwicklung der Vibrionen, ... Würde der in einer fäulnisfähigen Flüssigkeit gelöste O nicht gleich zuerst durch besondere Organismen entzogen, dann käme es gar nicht zum Faulen, denn der O würde die Vibrionen, die sich zuerst entwickeln wollen, vernichten." So faßte Pasteur 1863 die Fäulnisvorgänge auf. Es hat sich nun später freilich herausgestellt, daß es unter der großen Menge von fäulniserregenden Mikroben nicht nur anaërobe, sondern auch viele aërobe Formen gibt, indessen haben seine Anschauungen über die vorwiegende Bedeutung der ersteren, sowie über die Arbeitsteilung zwischen beiden bei der Proteïngärung dennoch im wesentlichen Bestätigung gefunden, so daß man zurzeit die Fäulnis mit A. Ellinger „als den durch Spaltpilze ohne Mitwirkung von atmosphärischem Sauerstoff bewirkten Abbau der Eiweißmolekel, unter Bildung charakteristischer Spaltungsprodukte" definieren kann.

Dank der Anwendung der Plattenkulturmethode hat man nach und nach gelernt, unter der großen Menge der bei der Fäulnis beteiligten Bakterienformen einzelne Arten schärfer zu umgrenzen, als es vordem möglich war. 1885 gewann Hauser aus faulenden Stoffen drei nahe verwandte Bakterien in Reinzucht, die er ihrer Vielgestaltigkeit wegen als „*Proteus*" bezeichnete (*Proteus vulgaris*, *mirabilis* und *Zenkeri*). Es handelt sich dabei um aërobe, mit sehr kräftiger Eigenbewegung

begabte, sehr verschieden lange Stäbchen, zum Teil auch Spirillenformen, die, wie sich später herausstellte, nicht scharf trennbare Arten, sondern nur Rassen einer Art (*Proteus vulgaris* = *Bacterium vulgare*) darstellen. Ein häufiger Bewohner faulender Stoffe ist dann das berüchtigte *Bact. prodigiosum*, bekanntlich dadurch charakterisiert, daß es einen blutroten Farbstoff bildet. Es ist ebenfalls aërob und bildet je nach der Reaktion des Nährbodens entweder sehr kurze, kokkenförmige Stäbchen oder gestreckte Fäden. Zu den aëroben farbstoffbildenden Fäulnisbakterien gehören ferner zwei einander außerordentlich ähnliche Formen, das *Bact. fluorescens* und *pyocyaneum* (*Bac. pyocyaneus*). Das erstere bildet, auf Gelatine gezüchtet, unter Verflüssigung derselben, einen grünen, fluoreszierenden Farbstoff und findet sich weitverbreitet im Wasser und im Boden. Das andere lebt an gleichen Orten seltener, und liefert neben dem gelbgrünen Pigment noch ein blaues (Pyocyanin). Zu den bei Anwesenheit von Sauerstoff wachsenden Fäulnisbakterien zählt auch noch das von Escherich entdeckte *Bact. coli commune*, ein Spaltpilz, der in faulenden Stoffen häufig, auch immer im Darmkanal des Menschen und aller daraufhin bisher untersuchten Tiere gefunden worden ist, und im Kot alle anderen Mikroben an Zahl bei weitem übertrifft.

Es ist seit langem bekannt, daß das *Bact. coli* Fäulnis herbeizuführen vermag, und die von Kitasato (98) bemerkte Indolbildung unter dem Einfluß desselben wird geradezu als eine der charakteristischen Reaktionen beim Wachsen auf Fleisch-Pepton-Bouillon betrachtet.

Den Anschauungen Pasteurs entsprechend muß aber jedenfalls der Hauptanteil an der fauligen Zersetzung von Proteïnstoffen anaëroben Bakterienformen zugeschrieben werden.

Bienstock (24) fand 41 aërobe und fakultativ anaërobe Bakterien, darunter auch die früher vorwiegend als Erreger der Fäulnis angesprochenen *Proteus*-Arten, in der Uschinskyschen eiweißfreien Nährlösung aërob gezüchtet, unfähig, sterilisierte Fibrinflocken zum Faulen zu bringen. Aus spontan faulendem Fibrin konnte er bei Luftabschluß regelmäßig den obligat anaëroben sporenbildenden *Bac. putrificus*, der durch seine Trommelschlägelform charakterisiert ist, züchten und dieser Anaërobe erzeugte die Fäulnis des Fibrins sowie anderer Eiweißkörper, wenn der O durch die Kulturbedingungen fern gehalten wurde oder nach längerer Zeit, auch bei Luftzutritt, falls die Flüssigkeitsschicht höher als 4 cm war.

Er muß unter allen Umständen als der wichtigste Fäulniserreger betrachtet werden. Er ist in Erde, faulendem Dünger, Kloakenjauche stets anzutreffen, wurde aber auch im Dickdarm gefunden. Bei der Fäulnis von Fleisch scheint er die Hauptrolle zu spielen. Er bildet 5—6 μ lange, schlanke Stäbchen mit peritrich angeordneten langen Geißeln.

Die Wechselbeziehungen zwischen den beiden genannten Hauptgruppen von Fäulnisbakterien treten sehr deutlich bei der Fleischfäulnis hervor, welche von Tissier und Martelly (172) sehr eingehend bakteriologisch untersucht wurde. Anfangs treten nur aërobe Formen (*Bact. vulgare, coli, Micrococcus pyogenes, Streptococcus pyogenes*) auf, die gleichzeitig den im Fleisch in der Menge von etwa 1 Proz. enthaltenen Zucker und die Proteïnstoffe vergären. „Nachdem sie den im Fleisch vorhandenen O verzehrt und den Zucker zum Teil zu Säuren vergoren haben, die teilweise wieder durch das bei der Zersetzung des Proteïns entstandene NH_3 neutralisiert werden, erscheinen nach 3—4 Tagen die ersten Anaëroben, und zwar solche, die auch Zucker vergären (*Bac. perfringens, Bac. putidus gracilis*).“ Auch bei der Fäulnis der Leichen herrscht anfangs *Bact. vulgare* und *coli* vor, doch treten sie später bald gegen *Bac. putrificus* zurück.

Während im allgemeinen die meisten Aëroben die Wirkung der eigentlichen Fäulniserreger in dem Sinne unterstützen, daß der Zerfall des Fibrins erheblich rascher vor sich geht, üben einige eine deutlich hemmende Wirkung aus. Dies gilt

vor allem von Milchsäurebakterien (*Bact. lactis aërogenes*). Schon 1897 hat HERTER (86) die Beobachtung gemacht, daß bei Einführung einer großen Menge von Milchsäurebakterien in den Darmkanal eines Hundes die Darmfäulnis eine bedeutende Herabsetzung erfährt (die Einführung von *B. coli* vermehrt dieselbe). Neuerdings hat auch BELONOWSKI (11) bei Kulturversuchen mit *B. coli* die gleiche Tatsache festgestellt und gezeigt, daß das Vorhandensein von Milchsäurebakterien (*B. lactis acidi* und *bulgaricus*) in zuckerhaltiger Peptonbouillon die Eiweißspaltung durch *B. coli* sehr bedeutend herabsetzt, was in erster Linie auf die Ueberproduktion nichtflüchtiger Säuren (Milchsäure, Bernsteinsäure) zurückzuführen ist.

Was den durch Fäulnisbakterien bewirkten Abbau der Eiweißstoffe anlangt, so ist vor allem bemerkenswert, daß nur gewisse Formen die genuinen natürlichen Eiweißkörper anzugreifen imstande sind, während andere dies nicht vermögen und ihre spaltende Wirkung auf die nächsten Zerfallsprodukte der Eiweißkörper (Albumosen und Peptone) beschränken. Zu jenen, den eigentlichen Fäulniserregern, gehören alle streng anaëroben Formen, und von den Aëroben *Bact. vulgare, Bact. fluorescens-liquefac., Micrococcus pyogenes.* Zu der zweiten Gruppe gehört von Anaëroben nur *Diplococcus magnus anaërobic.*, von den Aëroben *Bact. coli, prodigiosum* und *Micrococcus flavus.* NENCKI (125) war der erste, der sich 1876 mit der Frage der Eiweißspaltung durch Bakterien befaßt hat. Bereits damals hat er festgestellt, daß das Wesen dieses Vorganges mit der Einwirkung von Alkalien im wesentlichen übereinstimmt, indem in beiden Fällen zunächst hydrolytische Prozesse einsetzen, und die gleichen Spaltungsprodukte gebildet werden (Aminosäuren). Der für die Fäulniserreger charakteristische Abbau beginnt erst bei der Weiterverarbeitung der letzteren, über deren Umsetzungen sich zahlreiche Angaben finden, die sich nach NAWIASKY (124) in folgendes Schema zusammenfassen lassen, worin $R \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$ eine beliebige Aminosäure bedeutet:

$$\text{Typus A}\begin{cases} R \cdot CHNH_2 \cdot COOH + 2H = R \cdot CH_2 \cdot COOH + NH_3 \\ R \cdot CH_3 \cdot COOH + 3O = R \cdot COOH + CO_2 + H_3O \\ R \cdot COOH = R \cdot H + CO_2 \end{cases}$$

$$\text{Typus B}\{ R \cdot CHNH_2 \cdot COOH = R \cdot CH_2 \cdot NH_2 + CO_2.$$

Es findet also eine abwechselnde Reduktion und Oxydation statt, wobei zunächst unter Ammoniakabspaltung die entsprechenden N-freien Säuren gebildet werden, worauf diese letzteren unter CO_2-Abspaltung stufenweise zu den niederen Homologen abgebaut werden.

Als Beispiel für den Typus A mag die Tyrosinfäulnis gelten, über die wir hauptsächlich durch BAUMANNs Untersuchungen aufgeklärt wurden. Auch hier wird zunächst die Aminogruppe durch H ersetzt, wobei eine Umwandlung in Hydroparacumarsäure (p-Oxyphenylpropionsäure) erfolgt:

$$\underset{\text{Tyrosin}}{C_6H_4<^{OH}_{CH_2 - CH \cdot NH_2 \cdot COOH}} + H_2 = \underset{\text{Hydroparacumarsäure}}{C_6H_4<^{OH}_{CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH}} + NH_3$$

Desgleichen wird die Phenylaminopropionsäure in Phenylpropionsäure verwandelt:

$$\underset{\text{Phenylaminopropionsäure}}{(C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 . COOH)} + H_2 = \underset{\text{Phenylpropionsäure}}{C_6H_5 . (CH_2)_2 \cdot COOH} + NH_8$$

Durch Oxydation kann die p-Oxyphenylpropionsäure bis zu p-Kresol und Phenol abgebaut werden:

$$C_6H_4<^{OH}_{CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH} + 3\,O = C_6H_4<^{OH}_{CH_2 \cdot COOH} + CO_2 + H_2O$$

p-Oxyphenylpropionsäure p-Oxyphenylessigsäure

$$C_6H_4<^{OH}_{CH_2 \cdot COOH} = C_6H_4<^{OH}_{CH_3} + CO_2$$

p-Oxyphenylessigsäure (p-Kresol)

$$C_6H_4<^{OH}_{CH_3} + 3\,O = C_6H_4<^{OH}_{COOH} + H_2O$$

p-Kresol p-Oxybenzoësäure

$$C_6H_4<^{OH}_{COOH} = C_6H_5 \cdot OH + CO_2$$

p-Oxybenzoësäure Phenol

Die Phenylpropionsäure und die Phenylesigsäure sind von E. und H. Salkowski (vgl. 57) bei der Fäulnis entdeckt worden. Baumann (vgl. 57) hat die Phenylessigsäure durch Fäulnis der Phenylpropionsäure dargestellt. Die p-Oxyphenylpropionsäure wurde von Baumann bei der Fäulnis des Tyrosins, von E. und H. Salkowski bei der des Eiweißes erhalten. Von ihnen wurde auch die entsprechende Essigsäure dargestellt.

Phenol gewann aus faulendem Eiweiß zuerst Baumann, nachdem E. Salkowsky gezeigt hatte, daß es im Harn bei verstärkter Darmfäulnis auftrat. Baumann hat das Phenol auch durch Fäulnis aus p-Oxybenzoësäure, nicht aber aus Tyrosin erhalten.

Doch kann auch ohne NH_2-Abspaltung eine direkte Abspaltung von CO_2 aus Aminosäuren stattfinden, wobei gewisse, als Fäulnisprodukte bekannte basische Körper entstehen.

So liefert Diaminovaleriansäure (Ornithin) Tetramethylendiamin (Putrescin) und Diaminocarponsäure (Lysin) Pentamethylendiamin (Cadaverin). Dazu gesellt sich noch die von E. und H. Salkowski entdeckte δ-Aminovaleriansäure, die sich nach Ellinger durch die Fäulnis des Arginins bildet. Derselbe Körper soll nach Ackermann auch die Muttersubstanz des Putrescins sein.

Ein Beispiel für den Typus B bildet die Umwandlung von Phenylaminopropionsäure in Phenyläthylamin:

$$C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CHNH_2 \cdot COOH = C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH_2 . NH_2 + CO_2$$

Phenylaminopropionsäure Phenyläthylamin

Dieses letztere wurde von Nencki (vgl. 57) bei der Leichenfäulnis entdeckt, dagegen ist es bei der direkten Fäulnis der Aminosäure noch nicht gefunden worden. Bei der Zersetzung des Caseïns in reifendem Käse wurde das p-Oxyphenyläthylamin nachgewiesen, welches in analoger Weise aus p-Oxyphenylaminopropionsäure entsteht:

$$C_6H_4<^{OH}_{CH_2 - CH(NH_2) - COOH} = C_6H_4<^{OH}_{CH_2 \cdot CH_2 \cdot NH_2} + CO_2$$

p-Oxyphenylaminopropionsäure p-Oxyphenyläthylamin

Ganz ähnlich der Tyrosinfäulnis verläuft jene des Tryptophans, welches als Indolaminopropionsäure (Indol-Pr_3-α-Aminopropionsäure)

```
        C—CH2—CH(NH2)COOH
       /  \\
  C6H4      CH
       \   /
        NH
```

erkannt wurde (Ellinger und Flammand, 58). „Das Tryptophan ist von allen hydrolytischen Spaltprodukten der Proteïne in bezug auf die Fäulnis am besten studiert oder — richtiger gesagt — allein so studiert, wie es für alle anderen Bausteine nötig wäre, um zu einer sicheren Grundlage für die Erkenntnis der chemischen Vorgänge bei der Eiweißfäulnis zu gelangen, nämlich unter der Einwirkung von Rein-

kulturen mit Luftabschluß und Luftzutritt.“ Indem im Tryptophan einfach NH_2 durch H ersetzt wird, entsteht, bei streng anaërober Kultur durch den obligat anaëroben Rauschbrandbacillus sowie auch durch das fakultativ anaërobe *Bact. coli commune* Indol-Pr_3-α-Propionsäure und Ammoniak:

$$C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_2-CH_2\cdot COOH \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array} + NH_3$$

Dasselbe *Bact. coli* lieferte bei Luftzutritt Indolessigsäure, Indol und Skatol:

$$\underset{\text{Indolpropionsäure}}{C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_2\cdot CH_2\cdot COOH \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array}} + 3\,O = \underset{\text{Indolessigsäure}}{C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_2\cdot COOH \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array}} + CO_2 + H_2O$$

$$\underset{\text{Indolessigsäure}}{C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_2\cdot COOH \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array}} = \underset{\text{Skatol}}{C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_3 \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array}} + CO_2$$

$$\underset{\text{Skatol}}{C_6H_4\begin{array}{l}\diagup C-CH_3 \\ \qquad\qquad CH \\ \diagdown NH \diagup\end{array}} + 6\,O = \underset{\text{Indol}}{C_6H_4\left\langle\begin{matrix}CH\\NH\end{matrix}\right\rangle CH} + CO_2 + H_2O$$

Bei Kulturen von *Bact. coli*, welche neuerdings Belonowsky (11) auf zuckerhaltiger Peptonbouillon anlegte, wurde außer Indol noch die Bildung von Skatol, Phenol, aromatischen Oxysäuren, Mercaptan, H_2S, Leucin, Tyrosin und Tryptophan sowie NH_3 nachgewiesen. Leach hat bei der Untersuchung der Stoffwechselprodukte des *Bact. coli* auf Agar-Agar das Vorhandensein von Hexonbasen (Histidin, Arginin, Lysin) festgestellt, während Schröter und Schittenhelm fanden, daß Guanin und Adenin unter dem Einflusse dieses Bakteriums sich in Xanthin und Hypoxanthin umwandeln. Pfaundler glaubt, daß die spaltende Wirkung des *Bact. coli* auf Eiweißstoffe derjenigen des Erepsins entspricht, d. h. daß es nur die sekundären Produkte der hydrolytischen Zersetzung (Albumosen, Peptone) weiter zu spalten vermag. Belonowsky züchtete *Bact. coli* auf einer Bouillon, welche außer Pepton Witte (20 g) 5 g NaCl, 0,25 g KH_2PO_4, 0,028 Na_2CO_3 und 20 g Milchzucker im Liter enthielt. Er fand ebenfalls Entwicklung von H_2S und Mercaptan, ferner Indol und Phenol sowie flüchtige und nichtflüchtige Säuren.

Nawiasky (124) untersuchte neuerdings die Art der Zersetzung verschiedener Aminosäuren durch *Bac. proteus vulgaris* und fand dabei bemerkenswerte Unterschiede in der Angreifbarkeit derselben durch die genannte Bakterienart.

Glykokoll wurde nur schwach angegriffen und ein Teil der zu erwartenden Essigsäure wurde unter Mitwirkung des Luftsauerstoffes verbrannt. Auch das Alanin wurde nur langsam aufgespalten und Essigsäure als Spaltungsprodukt nachgewiesen. Aus Aminovaleriansäure entstand Buttersäure, außerdem wahrscheinlich Essigsäure und Isobutylalkohol. Leucin lieferte in den ersten Tagen unter Mitwirkung des gelösten Sauerstoffes Butter- und Essigsäure, später bestand die isolierte Säure aus einem Gemenge von Valeriansäure und Capronsäure.

Im Gegensatz zu der allgemein verbreiteten Ansicht, daß die bei der Eiweißfäulnis entstehenden Fettsäuren normale Struktur besitzen, haben Neuberg und Rosenberg (126) gezeigt, daß denselben eine verzweigte C-Kette und opti-

sches Drehungsvermögen zukommt. Bei der Fäulnis der Proteïnstoffe treten die flüchtigen Fettsäuren von der Ameisensäure bis zur Capronsäure auf. Bei der Caseïnfäulnis bestand die Hauptmenge der flüchtigen Fettsäuren aus Buttersäure, die in diesem Falle wahrscheinlich aus der im Caseïnmolekül reichlich vorhandenen Glutaminsäure hervorgeht, indem die sonst meist getrennt verlaufenden Prozesse der CO_2-Abspaltung und der Desamidierung zusammen am gleichen Molekül eintreten:

$$COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \, \boxed{NH_2 \cdot COOH} \rightarrow COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH_3$$

Der Schwefel des Eiweißes tritt bei der Fäulnis teils als H_2S, teils in organischer Bindung als Methylmerkaptan auf. Besonders begünstigt wird die Bildung von H_2S durch pepton-(albumosen-)haltigen Nährboden. Es erscheint noch fraglich, inwieweit es sich dabei um Reduktion des Eiweißschwefels durch nascierenden H handelt oder um Spaltung des Eiweißmoleküls. Wahrscheinlich werden auch bei der Fäulnis zunächst kompliziertere S-haltige Atomkomplexe (Cystin, Taurin) abgespalten, welche dann weiterhin in einfachere Stücke zerfallen. Möglicherweise spielt die von Rubner an gärender Hefe gemachte Beobachtung einer synthetischen Bildung von Aethylmerkaptan aus Schwefel auch bei Bakterien eine Rolle, da sehr viele Fäulnisbakterien geringe Mengen von Alkohol erzeugen, für den die im Eiweiß enthaltene Kohlehydratgruppe das Material liefern könnte.

e) Harnstoffgärung.

(Literatur: Lafars Handb., Bd. 3 (1904), Kap. 3.)

An die echten Fäulnisprozesse läßt sich die Zersetzung des Harnstoffes durch gewisse Bakterien, die sogenannte ammoniakalische Gärung, anschließen, bei welcher Harnstoff unter Wasseraufnahme in Ammoniumkarbonat verwandelt wird, ein Vorgang, der um so wichtiger ist, als dadurch eines der wichtigsten Umsetzungsprodukte der Eiweißkörper im tierischen Organismus in eine Form übergeführt wird, in der es nach weiterer, ebenfalls durch Bakterien vermittelter Oxydation befähigt wird, von neuem als Nährstoff der Pflanzen aufzutreten.

„Die Entstehung von kohlensaurem Ammon bei der sogenannten Fäulnis des Harnes hatte schon zu Ende des 18. Jahrhunderts die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Doch war es auch hier wieder Pasteur, welcher zuerst (1862) den Nachweis lieferte, daß gewisse Mikroorganismen, die er als „torule ammoniacale“ bezeichnete, dabei wesentlich beteiligt sind. 2 Jahre später studierte van Tieghem die Frage der Harngärung, sowie reiner Harnstofflösungen und gelangte zu dem gleichen Ergebnis, wie sein Vorgänger. In der Folge stellte sich heraus, daß die in Rede stehende Spaltung, welche glatt nach der Formel

$$CO(NH_2)_2 + 2\,H_2O = (NH_4)_2CO_3$$

erfolgt, nicht nur durch kugelige Mikrokokken, sondern auch durch eine ganze Anzahl stäbchenförmiger Bakterien sowie durch gewisse Schimmelpilze bewirkt werden kann, und es sind hier insbesondere Untersuchungen von Miquel, Leube und Beijerinck zu erwähnen.

Die Reinzüchtung der Harnstoffbakterien gelingt am besten auf Peptongelatine, welche mit 2—5 Proz. Harnstoff versetzt ist, doch sind auch andere Nährböden (Bouillon mit oder ohne Peptonzusatz, einfache Peptonlösungen, Hefewasser etc.) verwendbar, wenn sie genügend alkalisch gemacht werden und einen

entsprechenden Zusatz von Harnstoff erhalten (1—2 g pro Liter). Ein über 2 Proz. hinausgehender Harnstoffgehalt beeinträchtigt das Wachstum mancher Arten oder wirkt sogar abtötend, wenn die Menge des entstehenden kohlensauren Ammons angestiegen ist. Ein Zusatz von wenigen Zehntelprozent Ammoniumkarbonat ist dagegen dem Gedeihen sehr förderlich. Die günstigste Temperatur liegt bei etwa 30° C. Bei 0° entfalten sie keine Spalttätigkeit, und selbst noch bei 5° erfolgt diese sehr träge und schleppend.

„Die Harnstoffbakterien scheinen alle aërob zu sein. Jedoch erfordern die sehr kräftigen unter ihnen, welche 10—20 g Harnstoff (im Liter) verarbeiten, so geringe Mengen von freiem O, daß man früher hätte meinen können, sie zu den fakultativen Anaëroben zählen zu sollen. Wenn man aber dieses Gas so vollständig wie möglich aus den Nährböden entfernt, tritt die Spaltung des Harnstoffes nicht ein, auch nicht bei jenen Arten, deren Vermehrungskraft im Verhältnis sehr klein ist.“ (MIQUEL.)

Die Harnstoffvergärer finden sich allerwärts verbreitet, im Staub der Luft, im Wasser und im Erdboden. MIQUEL fand in den Wässern der Quellen und im Flußwasser von Paris auf je 1000 insgesamt vorhandene Bakterien 15 Harnstoffvergärer, in den Kloakenwässern 52 und in den Abläufen der Aborte 66 solcher Wesen. „Der bebaute Boden weist in seiner Oberfläche 1—2 Proz. der Keime als Harnstoffbakterien auf. Im Dünger und in der Mistjauche bestehen 10 Proz. der Flora aus solchen Arten“ (MIQUEL). Eine Uebersicht und Charakteristik der wichtigsten Formen harnstoffzersetzender Bakterien findet sich in der Monographie von MIQUEL in LAFARS Handb., Bd. 3, p. 74 ff. (daselbst auch Abbildungen).

f) Oxydationsgärungen.

Die niederen Pilze und Bakterien liefern uns eine ganze Anzahl von Beispielen, wo die erforderliche Betriebsenergie nicht, wie in den bisher betrachteten Fällen obligat anaërober Gärungsorganismen, durch Spaltung komplizierter organischer Substanzen oder, wie bei vielen fakultativ anaëroben Formen, durch Spaltung und darauffolgende Oxydation der Spaltungsprodukte gewonnen wird, sondern ganz ähnlich wie bei den anorganischen Oxydationsgärungen (nitrifizierenden Bakterien, S-Bakterien u. a.) durch Oxydation. Eine große Anzahl organischer, zum Teil sehr einfacher Verbindungen kann unter Umständen als Material dafür dienen.

Als typisches Beispiel einer solchen organischen Oxydationsgärung darf vor allem die

Essigsäuregärung des Aethylalkohols

gelten, die in gewissem Sinne als Fortsetzung der Alkoholgärung betrachtet werden kann. Es ist seit lange bekannt, daß der in gärenden Flüssigkeiten, wie Wein, Bier etc., enthaltene Alkohol unter Umständen verschwindet und durch Essigsäure ersetzt wird (Weinessig, Bieressig) und daß die Luft (der O) dabei eine wesentliche Rolle spielt.

An diesem Vorgang sind, wie man weiß, verschiedene Bakterienformen beteiligt.

Es handelt sich immer um monotriche oder unbewegliche Stäbchen, die sich

auf der Oberfläche der Nährflüssigkeit zu einer Haut ausbreiten. O. JENSEN (95) gab ihnen den Gattungsnamen *Acetimonas*.

BEIJERINCK unterschied 4 Arten mit verschiedenen Varietäten: *B. aceti* PASTEUR, *B. rancens*, *B. Pasteurianum* HANSEN und *B. xylinum*. HENNEBERG und ROTHENBACH (vgl. 59) haben vier Gruppen aufgestellt:

1) Schnellessigbakterien (*B. acetigenum*).
2) Bierbakterien (*B. Zeidleri, B. aceti, B. Pasteurianum, B. Kützingianum, B. acetosum*),
3) Maischebakterien (*B. oxydans, B. industrium*),
4) Weinessigbakterien (*B. xylinum, B. ascendens*).

Von den Schnellessigbakterien bis zu den Essigbildnern des Bieres und Weines steigen die Ansprüche auf organische Nahrung. Die ersteren gedeihen mit Aethylalkohol als einziger C-Quelle. Nach W. SEIFERT oxydieren *B. Pasteurianum, Kützingianum* und *aceti* auch Propylalkohol zu Propionsäure, normalen und Isobutylalkohol zu den entsprechenden Buttersäuren; Aethylenglykol $\left(\begin{matrix} CH_2 . OH \\ CH_2 . OH \end{matrix}\right)$ wird zu Glykolsäure oxydiert, dagegen Methylalkohol, Isopropylalkohol und Amylalkohol nicht angegriffen. Aus Mannit bildet *B. aceti* Lävulose, während die beiden anderen Arten Mannit nicht angreifen. Glukose gibt Glukonsäure, Essigsäure wird, wie bereits PASTEUR gefunden hat, langsam zu CO_2 und Wasser verbrannt, und zwar von allen Essigbakterien außer *B. oxydans*. Sie sind sowohl gegen Alkalien wie gegen anorganische Säuren sehr empfindlich. Auch direktes Sonnenlicht schädigt sie sehr (besonders die stark brechbaren Strahlen). Sauerstoffzutritt ist zum Leben dieser Mikroben unbedingt erforderlich. Die eben noch erträgliche Alkoholkonzentration liegt zwischen 5—11 Vol.-Proz. Nach Untersuchungen von O. JENSEN (95) können die meisten Essigsäurebakterien Salpetersäure als N-Quelle ausnützen. Einzelne Arten (am stärksten *B. aceti*) reduzieren nach längerer Zeit kleinere Mengen von Salpeter bis zu NH_3, eine Eigenschaft, die auch andere obligat aërobe Bakterien (z. B. *Azotobacter*) besitzen und sie zeigt, daß solche Organismen außer dem freien O auch gebundenen verwenden können.

Mit der Bildung von Essigsäure direkt vergleichbar ist ein anderer, auch durch Bakterien vermittelter Oxydationsprozeß, der sich an einem höheren Alkohol, und zwar dem Sorbit, abspielt.

Schon 1852 hatte PELOUZE in dem Saft der Vogelbeeren einen Zucker (Sorbose) gewonnen, der, wie später BERTRAND (22) entdeckte, nicht ursprünglich als solcher vorhanden ist, sondern erst beim Stehen an der Luft im Beerensafte entsteht. Durch gewisse Fliegen (*Drosophila cellaris*), die ihre Eier an den Rand der Flüssigkeit legen, werden Bakterien übertragen, welche an der Oberfläche Häute bilden, die sukzessive untersinken und aus unbeweglichen Stäbchen von 2—3 μ Länge bestehen. Sie sind untereinander durch eine gallertige Masse zu einer Zoogloea verbunden und kommen ziemlich häufig auch im Essig vor. Außer dem Sorbit, einem 6-wertigen Alkohol, der dem Mannit sehr ähnlich ist und sich nicht nur in Vogelbeeren, sondern auch in anderen Früchten findet, bieten auch gewisse andere mehrwertige Alkohole (Mannit, Glyzerin) den Sorbosebakterien die Bedingungen zu ihrer Entwicklung, wahrend Glykol, Xylit, Dulcit u. a. hierzu nicht tauglich sind. Nach BERTRAND wäre der Grund für dieses verschiedene Verhalten in der stereochemischen Struktur der betreffenden Alkohole begründet.

Maßgebend ist nach BERTRAND, daß mindestens eine sekundäre OH-Gruppe so angeordnet ist, daß sie kein H-Atom zur Seite hat. Dies gilt beim Glyzerin und Sorbit für die im folgenden fettgedruckten Atomgruppen:

```
                    H                                   H    H   OH  H
                    |                                   |    |   |   |
Glyzerin  CH2OH—C—CH2OH          Sorbit CH2OH—C — C — C — C—CH2OH
                    |                                   |    |   |   |
                    OH                                  OH   OH  H   OH
```

nicht aber für Xylit und Dulcit:

```
          H   OH  H                          H   OH  OH  H
          |   |   |                          |   |   |   |
  CH2OH—C — C — C — CH2OH          CH2OH—C — C — C — C — CH2OH
          |   |   |                          |   |   |   |
          OH  H   OH                         OH  H   H   OH
           l-Xylit                                d-Dulcit
```

Es läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß das Bakterium seinen Angriff auf diejenige Atomgruppe richten wird, die die gekennzeichnete, besondere Stellung einnimmt.

Bekanntlich entstehen bei der Oxydation der sekundären Alkohole Ketone, indem die Gruppe H—C—OH durch Entziehung von 2 H-Atomen in C=O übergeht. So entsteht d-Lävulose aus d-Mannit, und diese Umwandlung ist auch tatsächlich durch Reinkulturen von Sorbosebakterien zu erhalten. Aus Glyzerin entsteht Dioxyaceton, und auch die Sorbose ist das Keton des Sorbits.

Die reduzierenden Zucker, sowohl die mit der Aldehydgruppe (COH), wie die mit der Ketongruppe (CO), sind sämtlich Nährstoffe für das Sorbosebakterium. Doch liefern sie nicht so üppige Kulturen, wie die mit der oxydablen Atomgruppe versehenen sekundären Alkohole. Die Zucker mit der Aldehydgruppe werden durch das Bakterium in die entsprechenden Säuren übergeführt, während die Ketonzucker allmählich aus der Nährlösung verschwinden, ohne daß ein charakteristisches Derivat festzustellen wäre. In energetischer Hinsicht bieten die betreffenden Zucker dem Bakterium größeren Vorteil, als die Alkohole, da sie eine nicht gesättigte Gruppe enthalten, durch deren Oxydation im allgemeinen mehr Wärme entwickelt wird, als bei der Ueberführung eines sekundären Alkohols in Keton. Wenn sie trotzdem für die Ernährung des Bakteriums weniger günstig sind, so beruht dies nach Bertrand darauf, daß die bei der Oxydation entstehenden Säuren giftig sind. Bei der Einwirkung des Bakteriums auf gewöhnliche Glukose entsteht durch Oxydation der Aldehydgruppe (COH) zunächst Glukonsäure:

$$CH_2 \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH—COOH$$

Erst wenn alle Glukose in diese Säure übergeführt ist, wirkt das Bakterium auch auf die sekundäre Alkoholgruppe ein, wobei Oxyglukonsäure gebildet wird:

$$CH_2 \cdot OH—CO—CH \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH— COOH$$

Da die Gärungen das Mittel sind, durch welches sich Bakterien und viele niedere Pilze die zum synthetischen Aufbau ihrer Leibessubstanz erforderliche Energie verschaffen, so ist von energetischen Gesichtspunkten aus die dabei frei gemachte Wärmemenge das wesentlichste.

O. Jensen (95) hat sich der Mühe unterzogen, für alle von Bakterien überhaupt vermittelten, bis jetzt bekannten Gärungen die Wärmetönung zu berechnen. Ordnet man diese nach dem Werte der letzteren, so erhält man folgende Reihe:

Oxydation des H (*Bac. pantotrophus*)	3,83	Kal.
Oxydation des CH_4 (*Bac. methanicus*)	2,75	„
Oxydation des H_2S zu H_2SO_4 (Schwefelbakterien)	2,05	„
Oxydation des CO (*Bac. oligocarbophilus*)	1,68	„
Essigsäuregärung	1,47	„

Oxydation des H_2S zu S	1,24	Kal.
Denitrifikation	0,8—1	„
Nitritation	0,76	„
Methangärung	0,35	„
Propionsäuregärung	0,32	„
gewöhnliche Buttersäuregärung	0,28	„
Bernsteinsäuregärung	0,23	„
Nitratation	0,22	„
Milchsäuregärung	0,19	„
ammoniakalische Gärung (Harnstoffgärung)	0,07	„
Desulfuration	0,06	„

„Wie man sieht, sind die Gärungen, durch welche am meisten Energie gewonnen wird, sämtlich Oxydationsprozesse. Nach diesen kommen die Reduktionsprozesse (Buttersäure- und Propionsäuregärung) und zuletzt die reinen Spaltungsprozesse (Bernstein- und Milchsäuregärung). Nächst der Oxydation von H, CH_4 und H_2S ist die vollständige Kohlehydratverbrennung, wie sie vorzugsweise bei den Tieren stattfindet, der stärkste energieliefernde Prozeß. Es ist einleuchtend, daß, je größer die synthetische Tätigkeit der Bakterien ist, desto mehr Energie sie bedürfen. Zu den ersten in der Uebersicht angeführten Gärungen gehören daher die der autotrophen Bakterien und zu den letzten diejenigen, welche von Bakterien ausgeführt werden, die sich nur, wenn sie organische N-Quellen zur Verfügung haben, entwickeln. Eine Ausnahme bilden jedoch die Nitratbakterien. Dieselben wachsen aber auch sehr langsam, und müssen große Mengen Nitrit oxydieren für jeden Teil organischer Substanz, den sie erzeugen“ (O. Jensen).

D. Gärungstheorien und Kraftenzyme.

Das klare Licht, welches die Gärungserscheinungen auf manche Fragen der Ernährungslehre und vor allem des Betriebsstoffwechsels werfen, ließ, nachdem erst einmal die Rolle sichergestellt war, welche bei diesen Vorgängen gewissen lebendigen Organismen zukommt, die Hoffnung berechtigt erscheinen, auf dem gleichen Gebiete auch darüber ins klare zu kommen, wie und durch welche Mittel jene lebendigen Zellen ihre spaltende resp. oxydierende Einwirkung auf die vergärbaren Substanzen ausüben. Es ist leicht ersichtlich, daß mit der Beantwortung dieser Frage ein mächtiger Schritt nach vorwärts in der Erkenntnis des Lebens getan sein würde. In der Tat darf man sagen, daß augenblicklich alles darauf hinzielt, die tiefgehenden Anregungen, welche die Physiologie vonseiten der Gärungschemie in neuerer Zeit erhalten hat, in allen ihren Konsequenzen weiterzuverfolgen, und es steht zu hoffen, daß die Zeit nicht mehr fern ist, wo man im strengen Sinne des Wortes von einer „Biochemie“, oder wenigstens von einem chemischen Verständnis einiger der wichtigsten Lebenserscheinungen wird sprechen dürfen.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die Geschichte der Gärung und die ältesten Ansichten über das Wesen derselben zu entwickeln, zumal wir aus neuerer

Zeit eine vortreffliche historische Darstellung von Lafar (Handb., Bd. 1, daselbst und bei Oppenheimer [129] auch die folgende Lit.) besitzen. Einige Andeutungen müssen genügen. Nachdem durch Cagniard Latour, Schwann und Kützing die vitalistische Auffassung der Gärungserscheinungen begründet worden war, wurde dieselbe durch Liebig (vgl. 129, p. 414 f.) alsbald aufs heftigste bekämpft, welcher die Gärung als eine rein chemische Zersetzung erklärte und nicht gelten lassen wollte, daß sie durch die Tätigkeit organisierter Wesen zustande komme. Nach Liebig ist jede Gärung eine molekulare Bewegung, die ein in chemischer Bewegung, d. h. in Zersetzung begriffener Körper auf andere Stoffe überträgt, deren Elemente nicht sehr fest zusammenhängen. „Gärung (im engeren Sinne) und Fäulnis sollten nur darin verschieden sein, daß bei der letzteren die Zersetzung durch das sich zersetzende Fäulnismaterial (die Albuminate) selbst übertragen werde, so daß die begonnene Fäulnis durch eigene Bewegung fortdauere, nachdem die Ursache, welche den Anstoß gab, unwirksam geworden. Bei der Gärung dagegen vermöge der in Zersetzung begriffene Körper (der Zucker) nicht seine Bewegung zu übertragen; es müsse dies durch eine fremde Ursache geschehen, durch ein Ferment, welches somit nicht bloß zur Einleitung, sondern auch zur Unterhaltung der Bewegung notwendig sei.“ Der Grund, welcher Liebig zu dieser auf den ersten Blick sehr anschaulichen Unterscheidung führte, liegt hauptsächlich in dem Umstande, daß bei der Vergärung der Bierwürze (Hefegärung), welche Liebig vor allem berücksichtigte, das „Ferment“ (die Hefe) ohne weiteres wahrnehmbar war, während sich die bei der Eiweißfäulnis beteiligten Mikroorganismen den damaligen Mitteln der Beobachtung gänzlich entzogen. „Die Hefe also ist für die Durchführung der Gärung auch nach Liebigs Ansicht unentbehrlich. Nur wurde dieses „Ferment“ zu einer bloßen Eiweißsubstanz degradiert.“ (Lafar.) 1870 bezeichnete Liebig das Ferment als eine in dem Plasma der Hefezellen enthaltene N- und S-haltige Substanz, die sich im Zustande der Zersetzung und Umlagerung befinde. Der Zucker der Gärflüssigkeit solle sich dabei mit den Eiweißkörpern im Innern der Hefe zu einem festen Proteïnsaccharat umsetzen und dann erst scheide sich durch die Umlagerung eines oder einiger Bestandteile des Fermentes der Alkohol ab.

Pasteur hat hier den Kampf gegen Liebig auf der ganzen Linie aufgenommen und siegreich durchgeführt. Er lieferte zunächst Beweise dafür, daß Gärung ohne lebendige Gärungserreger nicht möglich sei, und stellte sich durchaus auf den schon viel früher von Cagniard Latour, Schwann und Kützing eingenommenen vitalistischen Standpunkt. Auch versuchte er, eine rein physiologische Theorie der Gärung zu begründen, indem er von der damals allgemein angenommenen Ansicht ausging, daß alle Pflanzen, einschließlich der niederen Pilze, zu ihrem Leben des freien O bedürfen, wofür sie eine entsprechende Menge CO_2 ausscheiden. Eine Gruppe von niederen Pilzen jedoch zeige in dieser Beziehung ein besonderes Verhalten. Während alle anderen Pilze, wie die sämtlichen übrigen Gewächse, bloß freien O benutzen können, so sollten die Hefepilze, die ebenfalls bei Zutritt von freiem O am kräftigsten gedeihen, bei Mangel desselben gewissen leichter zersetzbaren organischen Verbindungen den O zu entziehen und davon zu leben vermögen, wiewohl eine solche Vegetation ohne freien O, wenigstens bei der Sproßhefe, kümmerlich bleibe. „Gärung ist Leben ohne Luft“, so faßte Pasteur seine Auffassung in einem Satze zusammen. Es ist begreiflich, daß diese Theorie, welche mit einem Male über ein bisher so dunkles und rätselvolles Gebiet Licht zu verbreiten schien, das größte Aufsehen hervorrief, doch läßt sich nicht verkennen, daß Pasteurs eigene Forschungen geeignet waren, ihr den Boden zu entziehen. Hier ist vor allem an die Essigsäuregärung zu erinnern, welche ohne Zutritt von O sich überhaupt gar nicht abspielen kann. Aber auch andere Zersetzungen, wie z. B. die Milchsäuregärung, würden dann aus der Reihe echter Gärungserscheinungen

auszuschließen sein. Es kommt dazu, daß spätere Erfahrungen es über jeden Zweifel sicherstellten, daß Hefezellen bei unbehindertem Luftzutritt am üppigsten gedeihen und ihre Gärwirkung am intensivsten entfalten. Daß aber demungeachtet der Auffassung PASTEURS ein richtiger Grundgedanke innewohnt, lehren alle jene Gärungsvorgänge, welche durch obligat-anaërobe Organismen bewirkt werden (Buttersäuregärung und Denitrifikation). Es war für die Weiterentwicklung der von LIEBIG angebahnten Richtung verhängnisvoll, daß er und seine Anhänger sich in so schroffer Weise gegen die von PASTUER vertretene biologische Auffassung der Gärungserscheinungen wendeten und dieser letzteren damit auch zu einem die theoretische Deutung der Fermentprozesse stark in Mitleidenschaft ziehenden Sieg verhalfen. „Es wäre wohl nicht zu einer so grundlegenden Trennung der ‚geformten' Fermente von den Enzymen gekommen, wenn die Vertreter der energetischen Auffassung zwar die Tatsache, daß die alkoholische Gärung und andere ähnliche Prozesse wirklich in sehr engem Zusammenhang mit den lebenden Zellen der Hefe stehen, unumwunden zugegeben hätten, dafür mit um so größerer Energie und viel mehr Berechtigung die Frage aufgeworfen hätten, inwiefern denn diese unbestrittene Zusammengehörigkeit mit lebenden Organismen uns einer Erklärung der Fermentprozesse näher bringt." (OPPENHEIMER, 129).

Einen vermittelnden Standpunkt zu LIEBIGS Meinung und PASTEURS vitalistischer Auffassung nahm C. NAEGELI ein. Jener hatte dem „Gärerreger", welchen er nur als unbelebte, „eiweißartige, in Zerfall begriffene Substanz gelten lassen wollte, die Aufgabe zugeteilt, der Ausgang von Molekularschwingungen zu sein, durch welche das labile Gleichgewicht der Molekularschwingungen spaltbarer anderer Substanzen gestört und diese so zum Zerfall gebracht würden. NAEGELI nun hielt an der durch PASTEUR gemachten Feststellung der organisierten Natur der Gärerreger fest, behauptete jedoch, daß die durch diese letzteren zustande kommende Gärwirkung nicht, wie dies in PASTEURS Auffassung liegt, innerhalb der tätigen Zellen sich abspiele, sondern daß diese letzteren die Ausgangsstellen zersetzender Kräfte seien, welche dann nach außen vorschreitend dort erst spaltend sich betätigen". NAEGELI (122) verlieh dieser molekular-physikalischen Theorie der Gärung im Jahre 1879 mit folgenden Worten Ausdruck: „Gärung ist demnach die Uebertragung von Bewegungszuständen der Molekularschwingungen, Atomgruppen und Atome verschiedener, das lebende Plasma zusammensetzender Verbindungen (welche hierbei chemisch unverändert bleiben) auf das Gärungsmaterial, wodurch das Gleichgewicht in dessen Molekülen gestört und dieselben zum Zerfallen gebracht werden." Den Radius der Wirkungssphäre schätzte NAEGELI zu 20—50 μ. Noch ganz neuerdings hat RUBNER (150) bezüglich des „Mechanismus des Energieumsatzes" ganz ähnliche Anschauungen geäußert: „Das Protoplasma bezw. bestimmte Teile desselben — nicht alle Substanz kann bei dem Energieumsatz stetig beteiligt sein — haben einen begrenzten Schwingungszustand (der Moleküle, Atome), solange sie leben, einzelne Teile besitzen durch ihre eigenartigen Schwingungen die Fähigkeit, benachbarte Nahrungsstoffe zum Zerfall zu bringen."

Inzwischen war eine Reihe von Tatsachen bekannt geworden, welche den Gang der Forschung wieder mehr und mehr zu LIEBIGS Anschauungen zurücklenkten, denen sich auch HOPPE-SEYLER (88) sehr entschieden angeschlossen hatte. Unbeschadet der vollen Anerkennung des vor allem von PASTEUR durch seine glänzenden Forschungen bewiesenen Satzes, daß als Gärungserreger in allen Fällen lebendige Organismen (niedere Pilze) fungieren, stehen wir doch heute durchaus auf dem Standpunkte, zuzugeben, daß die spezifischen Gärwirkungen nicht an das Leben der betreffenden Zellen, sondern an gewisse chemisch wirkende, von jenen allerdings produzierte Substanzen, geknüpft sind, die entweder im Innern der Plasmakörper (intracellular) oder außerhalb derselben im umgebenden Medium (extracellular) wirksam werden. Der Umschwung von der streng vitalistischen zur

chemischen Theorie der Gärung in ihrem modernen Gewande bereitete sich vor, als man die chemisch spaltende Wirkung der sogenannten „ungeformten Fermente“ näher kennen lernte, die vielfach so sehr an jene der „geformten oder organisierten Fermente“, d. h. der Gärungsorganismen erinnert. „Die längst bekannte Erscheinung, daß zerkleinerte bittere Mandeln bei Berührung mit Wasser alsbald nach Blausäure riechen, war im Jahre 1830 durch Robiquet und Bontron-Chalard (vgl. 129, p. 426) auf den Zerfall einer darin enthaltenen und als Amygdalin bezeichneten Substanz zurückgeführt worden. Als Verursacher dieser Spaltung erkannten und beschrieben 1837 Liebig und Wöhler einen eiweißartigen Bestandteil der Mandeln, welchem sie den Namen „Emulsin“ gaben. Durch Kirchhoff (1812, vgl. 129, p. 409) und Dubrunfaut (1819—1830, vgl. 129, p. 394) war es bekannt geworden, daß keimende Gerste einen Stoff enthält, welcher in ein Wasserextrakt übergeht und Stärke in Zucker überzuführen vermag, und den später Payen und Persoz (1833, vgl. 129, p. 422) als „Diastase“ zu bezeichnen vorschlugen. Sie konnten feststellen, daß durch Fällung eines wässerigen Malzauszuges mit Alkohol ein Niederschlag erhalten wird, der getrocknet und in Wasser wieder gelöst die gleiche verzuckernde Eigenschaft zeigt, wie der ursprüngliche Auszug. In gleicher Weise konnte Leuchs (1845, vgl. 129, p. 414) eine ganz analog wirkende „Diastase“ aus tierischem Speichel isolieren. Schon vorher (1836) hatte Schwann (vgl. 129, p. 431) in Fortführung der von Spallanzani begonnenen Untersuchungen über die chemischen Wirkungen des Magensaftes feststellen können, daß dieser eine Substanz enthält, welche Eiweißköeper zu spalten vermag und die er als „Pepsin“ bezeichnete. Hier hatte man es also mit einer Reihe von Körpern zu tun, die zwar vorerst nicht als chemische Individuen dargestellt werden konnten, deren Wirkungen aber jenen der organisierten (geformten) Fermente außerordentlich ähnlich und dennoch von der Gegenwart lebender Organismen ganz unabhängig waren. Die Uebereinstimmung zwischen den lebenden Gärungserregern und jenen „ungeformten Fermenten“ oder, wie man sie jetzt nach Kühnes Vorschlag oft zu bezeichnen pflegt, den „Enzymen“, trat auch darin hervor, daß im einen wie im anderen Falle schon äußerst geringe Mengen genügen, um sehr große Mengen des betreffendeu spaltbaren Körpers zu zersetzen, sowie auch in dem Umstande, daß durch Erhitzen auch die „Enzyme“ ihr Wirkungsvermögen dauernd und unwiderbringlich einbüßen.

Obschon es bei dieser Sachlage fast selbstverständlich hätte erscheinen können, zu vermuten, daß auch die Gärungserscheinungen durch „Enzyme“ bewirkt werden, welche in den Gärungsorganismen entstehen und bei Vorhandensein spaltbarer Substanzen wirksam werden, war man doch zunächst wenig geneigt, einer derartigen Auffassung Raum zu geben. Im Gegenteil bemühte man sich, den Nachweis zu führen, daß die Enzyme, obwohl auf den ersten Blick den organisierten Fermenten sehr ähnlich, doch von diesen wesentlich verschieden seien. Insbesondere hat sich Naegeli (122) bemüht, den übereinstimmenden unterscheidende Merkmale entgegenzustellen, indem er einerseits betont, daß für das Zustandekommen von Gärwirkungen durch organisierte Fermente (Pilze) eine unmittelbare Berührung mit dem Protoplasma unbedingt erforderlich sei, während die Enzyme gesondert von der Zelle wirken, und daß ferner die Enzyme hauptsächlich der Assimilation und dem Aufbau organischer Substanz dienen, indem sie plastisches, besonders unlösliches Material (Kohlehydrate, Eiweißstoffe, Fette) in eine zur Resorption und Assimilation geeignete Form überführen, während die Produkte der Gärung für die Ernährung zumeist wenig geeignet sind und vielfach gerade die besten Nährstoffe durch die lebenden Gärungserreger zersetzt werden. „Während durch die Wirkung der unorganisierten Fermente (Enzyme) aus Kohlehydraten und Eiweißstoffen Zucker und Peptone gebildet werden, werden diese Verbindungen durch Gärung mittels Pilzen in Alkohol, Mannit, Milchsäure und in Leucin, Tyrosin usw. zerlegt. In einigen Fällen folgen mehrere Gärungen aufeinander; die Gärprodukte werden dann schrittweise schlechtere

Nährstoffe. Allgemein kann man sagen, daß die Hefenpilze das Medium, in dem sie wachsen, durch jeden Gärvorgang, den sie bewirken, chemisch ungeeigneter für die Ernährung machen“ (NAEGELI).

NAEGELI übersieht hier vollkommen, daß alle durch lebende Organismen bewirkten Gärungen in ihrer Bedeutung nur von energetischen Gesichtspunkten aus richtig gewürdigt werden können, denn die Rolle, welche sie im Baustoffwechsel spielen, tritt ganz in den Hintergrund gegenüber ihrer außerordentlichen Bedeutung im Betriebsstoffwechsel. Schon allein der Umstand, daß die chlorophyllfreien Pilze außer stande sind, die strahlende Energie des Sonnenlichtes für die Synthese organischer Substanz auszunützen, läßt es verständlich erscheinen, daß sie namentlich in Fällen, wo, wie im anaëroben Leben, Oxydationsprozesse als Energiequelle in Wegfall kommen, sich die zum Aufbau ihrer Körpersubstanz erforderliche Energie durch Spaltung organischer Moleküle im Gärungsprozeß verschaffen müssen.

Während so NAEGELI, dem sich auch J. SACHS vollkommen anschloß, daran festhielt, daß zwischen geformten und ungeformten Fermenten eine tiefgreifende Wesensverschiedenheit besteht, so wenig seine eigene Theorie der Gärung zu einer solchen Auffassung eigentlich nötigte, hatte M. TRAUBE (173) schon im Jahre 1858 Gedanken über das Wesen der Gärungsprozesse geäußert, welche für die Entwicklung der modernen Auffassung von großer Bedeutung geworden sind.

Sollte die Vorstellung, daß zwischen den durch geformte und ungeformte „Fermente“ bewirkten „Gärungen“ Wesensgleichheit besteht, und die lebenden Gärungserreger eben auch nur durch „Enzyme“ wirken, die als Produkte ihrer Lebenstätigkeit gebildet und entweder nach außen in das umgebende Medium abgeschieden (sezerniert) oder in den Zellen zurückgehalten werden, um hier ihre spezifische Wirkung zu entfalten, wirklich zu Recht bestehen, so mußte vor allem gezeigt werden, daß solche Zellfermente wirklich existieren und unabhängig vom Leben der Zellen wirken können.

a) Die Alkoholgärung vorbereitende Fermente (Invertase, Maltase, Trehalase, Raffinase, Laktase).

1) Invertase. Seit langer Zeit ist es bekannt, daß Hefezellen nicht nur Traubenzucker und andere Monosaccharide, sondern auch Saccharose (Rohrzucker) zu Alkohol und CO_2 vergären, die letztere Zuckerart freilich erst nach Spaltung in die beiden Monosaccharide, welche das Molekül des Rohrzuckers bilden (d-Glukose und linksdrehende Fruktose). Da nun die letztere stärker links dreht als die Glukose rechts, so dreht die Mischung beider Zucker (zu gleichen Teilen) links und wird deshalb als „Invertzucker“ bezeichnet. Man hatte nun schon frühzeitig erkannt, daß diese Spaltung (Inversion) des Doppelzuckers durch ein ungeformtes Enzym bewirkt wird, welches man den Hefezellen, ähnlich wie etwa die Diastase dem Malz durch Extraktion mit Wasser entziehen kann. BERTHELOT und später BÉCHAMP zeigten (1860), daß das hierbei wirksame Agens in einer löslichen, anscheinend N-haltigen Substanz enthalten ist, die von der Hefe ausgeschieden wird und in mehr oder weniger großer Menge im filtrierten Waschwasser der Hefe vorkommt („ferment inversif“ BERTHELOTS). DONATH (51) bezeichnete das Enzym im Jahre 1875 als „Invertin“, und es ist dieser Ausdruck auch zurzeit noch namentlich in der Tierphysiologie üblich, wo sich gleichwirkende Substanzen vielfach in Sekreten finden. Die Isolierung und Reindarstellnng des jetzt als

„Invertase“ (Sukrase) bezeichneten Enzyms ist oft, aber bisher immer ohne Erfolg, versucht worden, und das gleiche gilt für alle übrigen ungeformten Fermente.

Statt Wasser kann man sich zur Extraktion auch mit Vorteil des Glyzerins bedienen. Die Hefe wird vorher abgetötet oder getrocknet und pulversiert. Die verhältnismäßig reinsten Invertasepräparate wurden von Osborne (130) und Wroblewsky (182) dargestellt. Der erstere extrahierte in mäßiger Wärme die mit Alkohol abgetötete Hefe mit Chloroformwasser und reinigte die Invertase weiterhin durch Ausfällen mit Bleiacetat und Dialyse. Es ergab sich, daß es sich anscheinend um einen kohlehydrathaltigen Körper handelt, der aber nicht als Eiweißsubstanz anzusprechen ist. Die Elementaranalyse „gereinigter“ Invertase ergab 44,54 Proz. C, 6,52 Proz. H und 6,1 Proz. N. Osborne hält sie für verwandt mit den Peptonen. Die von Salkowski dargestellte „Invertase“ hatte einen N-Gehalt bis zu 16,86 Proz. und war außerdem immer P-haltig, gab aber keine Eiweißreaktion. Nach Donath (51) und O'Sullivan (170) ergibt die Elementaranalyse einer möglichst rein dargestellten Invertase: C 40,5—46,4 Proz., H 6,6—8,4 Proz., N 3,6—9,4 Proz. Friedenthal und Miyamota (68) erhielten ein Präparat von Invertase, dessen Wirkung nach Abtrennung der Nukleinsäurekomponente und Eiweißkomponente vollständig erhalten blieb. Nach Dialysierversuchen erwies sich dieses Präparat dennoch als eine kompliziert molekular gebaute Verbindung. Als sicher darf gelten, daß die Invertase kein Eiweißkörper ist. Nach den Untersuchungen von Osborne nähert sich die Zusammensetzung der Invertase derjenigen von Chitin. Aus dem Kohlehydrat gelang es Kölle (99) Mannose darzustellen. Nach Salkowski (151) wäre die Invertase immer mit einem löslichen Gummi der Hefe (nach Oshima (131), einem Methylpentosan) verunreinigt. Er will mittels Ca-Acetats sehr geringe Mengen kohlehydratfreier Invertase erhalten haben. Man hat Invertase fast in allen Hefen vom Typus *Saccharomyces cerevisiae* der Ober- und Untergärung sowie in allen echten Weinhefen gefunden. Dagegen scheint sie den Rassen des *Saccharomyces apiculatus* und den meisten Torulaceen zu fehlen. Schon Béchamp hatte gefunden, daß, wenn gewisse Schimmelpilze (*Penicillium glaucum*) in Lösungen von Rohrzucker zerquetscht und die Masse filtriert wurde, im Filtrat Dextrose nachweisbar war, und schloß daraus auf das Vorhandensein eines invertierenden Enzyms wie bei der Hefe. Im Jahre 1878 fand Gayon (71), daß bei der Kultur von *Asperg. niger* in Saccharoselösungen eine gewisse Menge Invertzucker gebildet wird, was Duclaux (53) bestätigte. Fernbach (63) stellte im Jahre 1890 fest, daß dies auf die Wirkung einer „Invertase“ zurückzuführen sei. Aus dem reifen Mycelium von *Penicillium glaucum* extrahierte Bourquelot (26) ein invertierendes Enzym. Seit langem ist ein solches auch bekannt von *Asperg. oryzae.* Bakterien scheinen sehr häufig Invertase zu produzieren, und es bildet bekanntlich Rohrzucker für eine überaus große Zahl von Bakterienarten eine sehr geeignete C-Quelle. Fermi und Montesano (64) fanden, daß *Bac. megatherium, Bac. fluorescens liquefaciens,* der rote Kieler Bacillus (*Bac. kiliensis* und *Bac. vulgaris* [*Proteus vulgaris*]) sie in mit Rohrzucker versetzter Bouillon erzeugten. Als nicht sicher entschieden muß es gelten, ob es sich in allen diesen Fällen um dieselbe Substanz handelt oder ob es verschiedene Invertasen gibt. Bemerkenswert ist jedenfalls, daß Invertasen verschiedener Herkunft sich nicht nur durch ungleiche Empfindlichkeit gegenüber störenden Einflüssen, sondern auch durch ihre Optimaltemperatur als nicht identisch erweisen. Im allgemeinen scheint die Invertase ihre optimale Wirkung bei 52—56° C zu entfalten, und wird in wässeriger Lösung oder auch in den Hefezellen durch Erhitzen auf 75° C sicher zerstört. In völlig trockenem Zustande verträgt sie jedoch, wie auch andere Enzyme, sehr viel höhere Temperatur. Went (177) fand Invertase als Exoenzym bei *Monilia sitophila.* Mit anderen Enzymen teilt die Invertase die Fähigkeit, festen

Körpern sehr verschiedener Natur durch Adsorption anzuhaften. Wir wissen zurzeit, daß diese Eigenschaft wesentlich von entgegengesetzten Ladungen des adsorbierenden und des adsorbierten Körpers mitbedingt wird. „Sie bewirken, daß im allgemeinen elektropositive Körper von elektronegativen Oberflächen und umgekehrt adsorbiert werden". L. MICHAELIS (117) fand nun die Invertase sehr geeignet, um die Ladung des Enzyms zu ermitteln. Durch Zerreiben von Hefe mit Seesand und stundenlanges Ausschütteln mit Chloroformwasser wurde eine Invertaselösung hergestellt, deren Wirksamkeit durch die Umwandlung von Saccharose in reduzierenden Invertzucker mittels des Polarimeters bestimmt wurde. Die Enzymlösung wurde dann verschiedenen Adsorbentien, teils kolloïdalen Lösungen, welche entweder durch die Fermentlösung selbst oder durch nachträglichen Zusatz von Elektrolyten koaguliert wurden, teils Hydrogelen oder feinpulverigen Substanzen ausgesetzt, und die abfiltrierte oder abzentrifugierte Fermentlösung mit einer entsprechend verdünnten Originalfermentlösung in ihrer Wirkung auf die gleiche Saccharoselösung verglichen. Es ergab sich, daß durch elektronegative Substanzen (Kaolin, Mastix, Arsensulfid) keine Verminderung des Enzymgehaltes bewirkt wurde. Dagegen wurde die Lösung durch die elektropositive Tonerde, sowie durch das ebenfalls elektropositive kolloïdale Eisenhydroxyd absolut fermentfrei." Damit ist aber die Invertase als ein entschieden elektronegatives Kolloïd charakterisiert. Sie bewahrte auch im adsorbierten Zustande ihre volle Wirksamkeit.

Die Hauptwirkung der Invertase ist, wie schon erwähnt, die hydrolytische Spaltung der Saccharose entsprechend der Gleichung

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6$$

also eine Wirkung, wie sie auch verdünnten Säuren eigentümlich ist. Nach BOURQUELOT (26) vermag jedoch Invertase auch die Gentianose, ein Trisaccharid aus *Gentiana lutea*, das aus 2 Molekülen Glukose und 1 Molekül Fruktose besteht, zu spalten, indem die letztere frei wird und eine Glukobiose (Gentiobiose) zurückbleibt, die nicht weiter angegriffen wird. Ferner wurde auch die Spaltung der Melitriose (eines Trisaccharids des Rübenzuckers) in Fruktose und Melibiose auf Invertase bezogen. Wenn es auf Grund der vorstehenden Beobachtungen auch nicht zu bezweifeln ist, daß die genannten niederen Pilze ein ungeformtes Enzym produzieren, welches extrahiert werden kann und unabhängig vom Leben der Zellen seine charakteristische Wirkung entfaltet, so fragt es sich doch, ob unter normalen Verhältnissen die hydrolytische Spaltung der Saccharose innerhalb oder außerhalb der lebenden Zellen stattfindet. Nach O'SULLIVAN (170) wäre das erstere der Fall und auch spätere Angaben deuten darauf hin, daß frische, gesunde Hefezellen das Enzym nicht austreten lassen; nach FERNBACH (63) geschieht dies um so schwieriger, je jünger die Zellen sind. Auch scheinen sich verschiedene Heferassen in dieser Beziehung verschieden zu verhalten. „Als Mittel, um den Widerstand der Zellen zu brechen, und so das Enzym in das Wasserextrakt zu bekommen, benutzt man Alkohol, Chloroform, Toluol, oder man zerstört die Zellen durch Zerreiben mit Glaspulver oder langsame Mazeration oder Trocknen bei höherer Temperatur. Zugunsten der Annahme, daß auch frische Hefezellen Invertase austreten lassen, machten BAU (8) und DONATH (51) die Tatsache geltend, daß in allen gegorenen Flüssigkeiten (Bier etc.) sich Invertase nachweisen läßt. Doch könnte es sich auch hier um Austritt des Enzyms aus abgestorbenen Zellen handeln, die ja wohl immer vorhanden sein werden.

Wenn so schon das Verhalten der echten Hefezellen (Saccharomyces) dafür zu sprechen scheint, daß die Invertase für gewöhnlich nicht nach außen abgeschieden wird, sondern intraplasmatisch wirkt, so darf insbesondere auch das Verhalten der *Monilia*-Invertase als eine sehr wesentliche Stütze dieser Auffassung gelten. *Monilia candida* ist ein Pilz, der ebenso wie echte Hefen nicht nur in Glukose-, sondern auch in Saccharoselösungen Alkoholgärung bewirkt und von dem man, da ein invertierendes Enzym nicht nachgewiesen werden konnte, lange Zeit glaubte, daß er Rohrzucker direkt, d. h. ohne Beihilfe einer Invertase zu vergären imstande sei. Erst in neuerer Zeit ist von E. Fischer und P. Lindner (66), sowie von Buchner und Meisenheimer (44) gezeigt worden, daß auch die durch Toluol abgetöteten, getrockneten Zellen Saccharose invertieren und daß dasselbe auch für frische *Monilia*-Hefe gilt, wenn man die Zellen durch Glaspulver zerreißt. Auch bei der *Monilia candida* findet also zunächst Hydrolyse des Rohrzuckers und dann erst Vergärung statt, doch ist das spezifische Enzym anscheinend unlöslich in Wasser oder doch wenigstens so fest an das Plasma gebunden, daß eine Extraktion so ohne weiteres nicht gelingt.

2) Maltase. An die Hefeinvertase reiht sich ein Enzym an, welches sich ebenfalls in vielen Hefezellen findet und als Vorbedingung der Vergärung von Maltose eine ganz ähnliche Rolle wie die Invertase bezüglich jener von Saccharose spielt. Die Maltose, ein Disaccharid von gleicher empirischer Zusammensetzung wie der Rohrzucker ($C_{12}H_{22}O_{11}$), zerfällt bei der hydrolytischen Spaltung in 2 Moleküle d-Glukose und findet sich in der Natur nicht sehr verbreitet, sie entsteht besonders beim Keimen stärkehaltiger Samen und kommt daher auch im Malz vor. Nachdem schon Bourquelot, indem er (durch Chloroform) die Alkoholbildung durch Hefezellen lähmte, wobei die Hydrolyse der Maltose erhalten blieb, gezeigt hatte, daß bei jeder Gärung der Maltose immer erst Glukose entsteht, gelang es zuerst E. Fischer (65), das dabei wirksame spezifische Enzym (die Maltase) direkt nachzuweisen. Ursprünglich wurde dasselbe als „Glukase“ (Hefeglukase) bezeichnet, zurzeit ist ganz allgemein der Name „Maltase“ üblich, indem die Enzyme im allgemeinen nach den Stoffen, welche sie spalten, benannt werden. In bezug auf ihre Verbreitung stimmt die Maltase fast ganz mit der Invertase überein und findet sich demgemäß neben dieser fast immer in Kulturhefen des Typus *Saccharomyces cerevisiae*, sowie in allen Weinhefen und auch in den meisten wilden Hefen. Von Hefen, welche nur Glykose und Maltose zu vergären imstande sind, nicht aber auch Saccharose (und Laktose), bei welchen daher Invertase zu fehlen scheint, sind *Saccharomyces Rouxi* und *S. Soja* zu erwähnen. Umgekehrt fehlt Maltase bei *S. Marxianus*, *exiguus*, *Zopfii*, *Bailii* und *Joergensenii*; diese vergären daher zwar Glukose und Saccharose, aber nicht Maltose. Endlich gibt es auch Hefen, welche Dissaccharide überhaupt nicht zu vergären vermögen und bei welchen sich dementsprechend weder Invertase noch Maltase, sondern nur Alkoholase findet. Hierher gehört *S. mali* Duclaux und *S. flavae lactis* (vergl. Lafars Handb., Bd. 4, p. 180). Die meisten Torulaceen, welche Saccharose meist leicht und lebhaft vergären, also Invertase besitzen, vermögen Maltase entweder gar nicht oder nur sehr schwer zu vergären. Bei *Torula colliculosa* scheint Maltase nur in ganz bestimmten Zellen

der Kolonien gebildet zu werden. Auch bei Schimmelpilzen ist Maltase mehrfach nachgewiesen (*Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*, *Asperg. oryzae* u. a.).

Nach E. FISCHER läßt sich die Maltase aus mit Wasser gewaschener und scharf getrockener Bierhefe durch Digestion mit Wasser bei 35 ° C extrahieren; dagegen gibt frische, lebende Hefe an Wasser keine Maltase ab, so daß normalerweise die der Alkoholgärung vorangehende Hydrolyse innerhalb der Zellen vor sich gehen muß.

3) Trehalase. An die Maltase schließt sich die „Trehalase" an, ein Enzym, welches von BOURQUELOT (27, 28) im *Asperg. niger* entdeckt wurde und einen Zucker (Trehalose) spaltet, der wie die Maltose aus 2 Mol. d-Glukose besteht, die aber in anderer Weise gebunden sind. Derselbe wurde in der Trehala-Manna entdeckt und später in sehr allgemeiner Verbreitung bei verschiedenen Pilzen aufgefunden (so auch im Mutterkorn). Dieses Disaccharid galt lange als unvergärbar, bis sich endlich herausstellte, daß dies keineswegs der Fall ist und daß vielen Hefen die Fähigkeit zukommt, Trehalose hydrolytisch zu spalten.

Aus *Asperg. niger*, der auf RAULINscher Lösung gezüchtet worden war, hat BOURQUELOT die Trehalase in der Weise dargestellt, daß er die Kultur mit Sand zerrieb, den Brei nach dem Trocknen im Vakuum mit Wasser extrahierte und mit Alkohol fällte. Außer in Schimmelpilzen fand BOURQUELOT ein derartiges Enzym auch noch in der Gerste und im Grünfutter, will aber dessen Vorhandensein hier durch die Anwesenheit von Schimmelpilzen erklären. WENT (177) wies Trehalase bei *Monilia sitophila* als Endoenzym nach, indem er ähnlich wie BOURQUELOT die Pilzzellen mit Kieselgur verrieb und mit Wasser extrahierte. Die hydrolytische Spaltung der Trehalose erfolgt also jedenfalls intracellulär, und die gebildete Dextrose tritt offenbar erst nachher wieder teilweise in die Nährflüssigkeit aus, wo sie leicht nachweisbar ist.

Spätere Untersuchungen von BOURQUELOT (BOURQUELOT und HERISSEY, 29) haben ergeben, daß die Trehalose bei den Pilzen ganz allgemein eine ähnliche Rolle spielt, wie andere Hexobiosen (Saccharose) bei grünen Pflanzen, und so wie hier die Invertase und Maltase für die Ernährung unerläßliche Enzyme sind, so muß man vermuten, daß für die Trehalase das gleiche mit Bezug auf die Pilze gilt. Es war anzunehmen, daß das Enzym in denjenigen Organen fehlt, in denen sich der Zucker als Reservenährstoff anhäuft. Bei Untersuchungen an möglichst jungen und frischen Pilzen ergab sich, daß die durch Mazeration des Stieles und des Hutes von *Boletus edulis* in thymolhaltigem Wasser erhaltene Flüssigkeit keine Trehalase einschloß, daß aber Spuren des Fermentes in dem Extrakt des Hutes vorhanden waren. Aehnliche Ergebnisse erhielten BOURQUELOT und HERISSEY für *B. aurantiacus* und für *Cortinarius elatior*. Diese Resultate stehen mit der Tatsache in Einklang, daß sich im Stiele von *Boletus edulis* und *aurantiacus* Trehalose anhäuft. In der Mazerationsflüssigkeit des Stieles und des Hutes von *B. badius* findet sich dagegen Trehalase. Doch vollzieht sich die Spaltung der Trehalose sehr langsam. Mit *Amanita muscaria* erhält man gleichfalls Extrakte, die deutlich, aber schwach aktiv sind. *Paxillus involutus* und *Russula delica* endlich liefern Auszüge, die viel reicher sind an Trehalase als

die der vorhergenannten Arten. „Fügen wir diesen verschiedenen Resultaten diejenigen hinzu, die sich aus der Untersuchung zahlreicher anderer Arten ergeben, so gelangen wir zu dem hauptsächlichen Schluß, daß die Trehalase ein in den Pilzgeweben allgemein anwesendes Enzym ist, und daß die Zeit ihres Erscheinens und die ihres Verschwindens in enger Beziehung zu den Zeiten des Verbrauches der Trehalose oder ihrer Aufspeicherung in Form von Reservestoff stehen.“ (Bourquelot und Herissey.)

4) Melibiase und Raffinase. Aus den Rückständen der Zuckerraffinerien hat man einen Zucker isoliert, der sich als Trisaccharid erwies, indem er aus drei einfachen Hexosen (d-Fruktose, d-Glukose und d-Galaktose) besteht, von denen die zwei letzteren unter sich fester verbunden sind und die „Melibiose“ bilden, während das ganze Trisaccharid als Raffinose (Melitose, Melitriose, Gossypose, Pluszucker) bezeichnet wird. Schon durch die Einwirkung verdünnter Säuren läßt sich die d-Fruktose leicht abspalten, so daß Melibiose entsteht, die ihrerseits, wie der Milchzucker durch Säuren, nur verhältnismäßig schwer hydrolysiert werden kann. Dagegen wird die Spaltung durch ein Enzym leicht vollzogen, welches 1895 von E. Fischer und P. Lindner (66) in untergäriger Bierhefe entdeckt und als Melibiase bezeichnet wurde (Melibio-Glukase nach O. v. Lippmann). Die Optimaltemperatur für dieses in Wasser schwer lösliche Enzym liegt bei 50° C. Die obergärigen Bierhefen spalten im allgemeinen die Melibiose nicht, ebensowenig Wein- oder Milchzuckerhefen. Von den wilden, botanisch genau definierten Hefen vergären *Sacch. Pastorianus I* und *III* die Melibiose. Höchst wahrscheinlich ist auch schon bei der Spaltung der Raffinose, die wie Saccharose von vielen Hefen vergärt wird, ein besonderes Enzym beteiligt, was vor allem aus dem von Lindner hervorgehobenen Umstand zu folgern scheint, daß es Hefen gibt, welche Rohrzucker nicht vergären, wohl aber die Raffinose. Als Beispiel wäre *Schizosaccharomyces octosporus* zu erwähnen, der nach E. Fischer und Lindner Raffinase enthält, aber keine Invertase, während umgekehrt auch Hefen bekannt sind (Kahmhefen), die Saccharose angreifen, aber Raffinose intakt lassen. Außer in Hefen scheint Raffinase auch in Schimmelpilzen vorzukommen. Went (177) hat gezeigt, daß *Monilia sitophila* Raffinase in einer raffinosehaltigen Nährlösung als Exoenzym abscheidet.

5) Laktase. Wie sehr die chemische Arbeit der Zellen an das Vorhandensein ganz bestimmter Enzyme geknüpft erscheint, dafür liefern auch die den Milchzucker vergärenden Pilze lehrreiche Beispiele. Entsprechend dem beschränkten Vorkommen dieser Zuckerart sind auch in der Natur Pilze, welche aus Laktose Alkohol zu bilden vermögen, viel weniger verbreitet, und gibt es speziell nur wenige echte Hefen (Saccharomyceten), welche dies leisten können. In der Regel handelt es sich um Arten der Gattung *Torula.* 1887 machte Duclaux (53) zuerst einen solchen milchzuckervergärenden Pilz bekannt (*Saccharomyces* [*Torula*] *lactis*), der dann von Adametz (4) nebst einer anderen ähnlichen Art näher beschrieben wurde. Derartige Hefepilze spielen eine wichtige Rolle bei der Bereitung gewisser alkoholhaltiger Getränke aus Milch, vor allem des in den Kaukasusländern üblichen Kefir. Die zur Gärung benützte „Kefir-Hefe“ bildet hirsekorn- bis erbsengroße trockene Klümpchen (Kefirkörner). Dieselben werden in

warmem Wasser aufgeweicht, wobei sie sehr stark quellen, und dann erst längere Zeit mit warmer Milch behandelt, ehe sie „reif" sind. Genaue mikroskopisch-biologische Untersuchungen haben ergeben, daß im Kefir wesentlich 4 verschiedene Organismen vorhanden sind, von denen 3, wie es scheint, für die Gewinnung des Getränkes unentbehrlich erscheinen. Die Hefe des Kefirs (*Saccharomyces* [*Torula*] *Kefir*) bildet kleine ovale Zellen, welche für sich den Milchzucker nicht zu vergären vermögen. Wird derselbe jedoch vorher hydrolytisch gespalten, wobei er in je ein Molekül d-Glukose und d-Galaktose zerfällt, dann tritt Gärung ein. Wie bei der Vergärung von Saccharose oder Maltose durch die gewöhnlichen echten Hefen bildet also das Vorhandensein eines invertierenden Enzyms, einer „Laktase" die conditio sine qua non der Spaltung des Milchzuckers in Alkohol und CO_2. Es gibt nun in der Tat einige *Torula*-Arten, welche neben Alkoholase ein solches Enzym produzieren und daher an sich befähigt erscheinen, Laktose zu vergären. Das Vorhandensein von Laktase ist u. a. von FISCHER im *Sacch.* (*Torula*) *lactis* und von E. BUCHNER und J. MEISENHEIMER im Preßsaft der grünlichen Mazunhefe nachgewiesen worden.

FISCHER konnte nach vorhergehendem Zerreiben der Zellen von *S lactis* mit Glaspulver die Laktase mit Wasser extrahieren. Dagegen geht ein derartiges Enzym aus Kefirkörnern ohne weiteres in Lösung und FISCHER nennt es deshalb zum Unterschied von der Hefenlaktase „Kefir-Laktase". In der Tat haben nun spätere Untersuchungen gezeigt, daß diese letztere nicht von den Zellen des *Saccharomyces Kefir* erzeugt wird, sondern das Produkt gewisser, mit diesen zusammen vorkommender Milchsäurebakterien darstellt. Es finden sich deren im Kefir regelmäßig zwei Arten, von denen nur die eine (*Streptococcus b*) den Milchzucker hydrolisiert, während die andere (*Streptococcus a*) nur die Gerinnung der Milch bewirkt. Wir haben also hier den besonderen Fall vor uns, daß nur durch das Zusammenwirken von zwei verschiedenen Organismen die alkoholische Gärung des Milchzuckers zustande kommen kann, von denen der eine ein hydrolysierendes Enzym (Laktase) entsprechend der Invertase und Maltase erzeugt, während die Hefezellen nur Alkoholase produzieren und daher ebensogut durch andere Hefearten ersetzt werden könnten. Neben Maltase ist bei dem schon früher genannten Schimmelpilz *Allescheria* (*Eurotyopsis*) *Gayoni*, welcher außer Glukose, Lävulose und Maltose auch Laktose (Milchzucker) zu vergären vermag, eine Laktase nachgewiesen, während Invertase fehlt. „Auch das entwickelte Mycel von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* scheint nach DUCLAUX Laktase auszuscheiden" (LAFARS Handb., Bd. 4, p. 421). Selbstverständlich wird man auch allen den Bakterien, welche Milchzucker zu spalten oder zu vergären vermögen, ein derartiges Enzym zuschreiben müssen. Das Nebeneinandervorkommen von Maltase und Laktase bei *Allescheria* ist um so bemerkenswerter, als sonst allen Laktase führenden Milchzucker-Hefen Maltase fehlt.

Nachdem die Alkoholgärung seitens gewisser Hefezellen mit Sicherheit als ein enzymatischer Prozeß erkannt war, lag es nahe, auch andere Gärungsvorgänge, insbesondere die Milchsäuregärung, in gleicher Weise zu deuten. Schon HUEPPE (vgl. 129, p. 407) gab an, daß

sein *Bact. acidi lactici* Invertase erzeuge, und Henneberg (vgl. 129, p. 405) hat dies für das *Bact. lactis acidi* Leichmann direkt erwiesen. Von besonderem Interesse ist aber der Nachweis eines den Milchsäurebakterien eigentümlichen, die Umwandlung des Milchzuckers in Milchsäure bewirkenden Enzyms (Laktacidase).

„Analog dem Verhalten der bisher bekannten enzymbildenden Bakterien hat man ein solches bei den Milchsäurebakterien ebenfalls in den Kulturmedien, also extracellulär gesucht, aber ohne Erfolg. Erst die Anwendung der neueren, an den Hefezellen erprobten Methoden, hat auch hier zum Ziele geführt. Nachdem schon R. O. Herzog (87) unter Ed. Buchners Leitung gezeigt hatte, daß der aus einer Reinkultur von *Bac. acidi lactici* Hueppe mittels Kieselgur erhaltene Preßsaft aus Milchzucker Milchsäure zu bilden vermag, ist durch Buchner und Meisenheimer (44) auch für den *Bac. acidificans longissimus* Lafar (*Bac. Delbrücki* Leichmann) das Vorhandensein eines die Säuerung hervorrufenden Enzyms festgestellt worden. Danach muß man annehmen, das allgemein den Milchsäurebakterien ein den Zucker in Milchsäure umwandelndes Enzym zukommt. Bei den auch Rohrzucker vergärenden Milchsäurebakterien darf dann auch noch ein hydrolytisches Enzym (Invertase) vorausgesetzt werden" (Lafars Handb., Bd. 2, p. 100).

Ueber die Methoden der Darstellung des Enzymes von Herzog und Buchner und Meisenheimer vergl. Fuhrmann (67, p. 120).

Mit Rücksicht darauf, daß die Invertase in manchen Fällen (*Monilia candida*) nur nach mechanischer Zertrümmerung der Zellen extrahiert werden kann, erscheint es nun keineswegs überraschend, daß es bis in die allerletzte Zeit trotz eifriger Bemühungen niemals gelungen war, die zweite Hauptwirkung der Hefezellen, die Alkoholgärung, als einen unabhängig vom Leben der Zellen verlaufenden enzymatischen Vorgang nachzuweisen.

Schon Berthelot, der Entdecker der Hefeinvertase, versuchte durch Mazeration der Zellen eine „Alkoholase" zu gewinnen, und später haben Mitscherlich, Dumas und Helmholtz die Hefenflüssigkeit filtriert oder durch Diffusion die Hefe von den gelösten Bestandteilen zu trennen sich bemüht. Aber in allen diesen Versuchen trat keine Gärung ein, solange eine neue Infizierung mit Hefezellen ganz verhütet wurde. Selbst in voller Gärung begriffene Bierwürze gärt alsbald nicht mehr, wenn durch Filtrieren die Hefezellen getrennt werden. Auch mechanische Zerreißung der Zellen durch stundenlanges Zerreiben führte zu keinem Resultat. So hatte sich die Ansicht immer mehr befestigt, daß zum Zustandekommen der alkoholischen Gärung die Anwesenheit lebendiger Hefezellen unter allen Umständen erforderlich sei. Trotz dieser Mißerfolge und trotz der glänzenden Leistungen Pasteurs auf dem Gebiete der Gärungschemie war aber die Vorstellung, daß es sich vielleicht doch um eine enzymatische Wirkung handelt, nie ganz unterdrückt worden und nicht zum mindesten hatte die Entdeckung und das Studium der Hefeinvertase hierzu beigetragen. Hatte doch schon Hoppe-Seyler mit Recht bemerkt, daß nichts im Wege stehe, die niederen Organismen ebensogut für Produzenten und Träger von Fermenten (Enzymen) zu halten, wie die höheren. „Mit der Trennung der Invertase von den

Hefezellen ist die Möglichkeit der Erzeugung eines alkoholbildenden Fermentes (Enzymes) durch die Hefe im Prinzip entschieden" (HOPPE-SEYLER). Von großem Einfluß in dieser Richtung war auch der von MIQUEL (118) geführte Nachweis, daß die Harnstoffgärung nicht unmittelbar durch die Lebenstätigkeit gewisser Bakterien, sondern durch Vermittlung eines von ihnen abtrennbaren Enzyms, der Urease, bewirkt wird.

b) BUCHNERs Zymase.

Allen Zweifeln betreffs der enzymatischen Natur der Alkoholgärung wurde endlich durch die epochemachende Entdeckung ED. BUCHNERS (37) im Jahre 1896 ein Ende gemacht, indem es ihm gelang, durch rein mechanische Mittel (Auspressen) aus Hefezellen einen Saft zu gewinnen, der zellenfrei Zucker in Alkohol und CO_2 zu spalten vermochte. (Ueber die Technik des Verfahrens möge auf LAFARS Handb., Bd. 4, p. 349f., verwiesen sein.)

Der nach dem Verfahren von BUCHNER und HAHN (40) erhaltene Hefenpreßsaft stellt eine zwar opaleszierende, sonst aber klare Flüssigkeit von gelber Farbe mit starkem Geruch und Geschmack nach Hefe dar.

Der hohe Eiweißgehalt bedingt es, daß beim Erwärmen schließlich die ganze Masse koaguliert. Die chemische Untersuchung hat, wie zu erwarten war, das Vorhandensein einer größeren Menge verschiedener Stoffe in dem Preßsaft nachgewiesen. Es fanden sich Albumine, Globuline, mucinartige Körper, Proteosen, Peptone, Nukleoalbumine, ein Kohlehydrat und eine kristallisierbare Substanz, die beim Verbrennen eine große Menge phosphorhaltiger Asche hinterließ. Außerdem fanden sich Tyrosin, Leucin, Glutaminsäure, N-haltige Basen, Xanthinkörper, eine Substanz, die S zu H_2S und Jod zu HJ reduziert, Lecithin, Glyzerin, Ca- und Mg-Phosphat (WROBLEWSKY, 182). Eine Weiterführung dieser Untersuchungen bleibt mit Rücksicht auf viele Fragen der Zellchemie sehr erwünscht. Bemerkenswerterweise ist der Hefepreßsaft optisch fast inaktiv, obschon er doch eine große Anzahl von asymmetrisch gebauten Stoffen enthalten muß. Das geringe Drehungsvermögen, welches unter Umständen beobachtet wurde ($+ 1{,}68^0$ bis $+ 2{,}48^0$) scheint in erster Linie auf dem Glykogengehalt der Hefe zu beruhen. Ohne an enzymatischer Wirksamkeit erheblich einzubüßen, kann der Hefepreßsaft auch getrocknet werden und bildet dann eine wasserlösliche Masse, vom Aussehen getrockneten Eiereiweißes, deren Haltbarkeit sehr groß ist. Man hat selbst noch nach einem Jahre keine merkliche Abnahme der Gärkraft konstatieren können (BUCHNER und RAPP, 47). Dieselbe blieb auch nach 8-stündigem Erhitzen auf 85^0 C erhalten, und selbst 6-stündiges Erwärmen auf 97^0 C vernichtete die Gärkraft getrockneten Hefepreßsaftes nicht vollständig. Als noch widerstandsfähiger erwies sich der im Vakuum-Exsikkator über H_2SO_4 getrocknete, das Alkoholenzym einschließende Niederschlag, welchen man in Hefepreßsaft durch ein Gemisch von Alkohol und Aether erhält. Es handelt sich dabei um ein hauptsächlich aus Eiweißstoffen bestehendes weißes Pulver, welches,

mit Wasser oder besser Glyzerin extrahiert, ein sehr wirksames Extrakt liefert und seine Gärkraft nach 4-stündigem Erhitzen auf 105 bis 110° C nicht verloren hatte. Demgegenüber ist die „Zymase“, wie Buchner das von ihm entdeckte Enzym nannte, in Lösung außerordentlich empfindlich gegen die verschiedensten chemischen und physikalischen Einwirkungen und verliert schon in wenigen Tagen ihre Gärkraft. Wie es scheint, spielen proteolytische, im Preßsaft ebenfalls enthaltene Enzyme dabei die wesentlichste Rolle. Gegen Chloroform, Thymol, Phenol (0,5 Proz.) und besonders Toluol erweist sie sich, wie andere Enzyme auch, beständig.

Wie Albert, Buchner und Rapp (39) gefunden haben, lassen sich Hefezellen auch durch Behandlung mit Alkoholäther oder besser noch Acetonäther abtöten, ohne daß die Zellen ihre Gärkraft einbüßen, falls sie trocken aufbewahrt werden (Dauerhefe, „Zymin“). Die Alkoholase bleibt hier in den toten uneröffneten Zellen wirksam, läßt sich aber nicht extrahieren und geht bei Anfeuchtung rasch zugrunde. Die aus untergäriger Bierhefe bereitete Acetondauerhefe stellt ein weißes, staubtrockenes Pulver dar, dessen Wirksamkeit jene des Preßsaftes noch übertrifft. Daß für die Erhaltung der Fermentwirkung hier wesentlich die Wasserentziehung verantworlich zu machen ist, ergibt sich auch aus dem Umstande, daß vorsichtiges Trocknen bei Luftabschluß und Erhitzen auf 110° C ebenfalls wirksame Präparate liefert.

Die außerordentliche Bedeutung, welche der Buchnerschen Entdeckung zukommt, läßt es verständlich erscheinen, daß man sich anfangs vielfach skeptisch verhielt und selbst vor den unwahrscheinlichsten Erklärungsversuchen nicht zurückschreckte, nur um die alte liebgewordene biologische Auffassung der Wirkungsweise organisierter Fermente zu retten. War doch Green (76) seinerzeit sogar so weit gegangen, **alle** Fermentwirkungen, ob sie nun durch geformte oder ungeformte Fermente bewirkt seien, als Lebensprozesse zu deuten, indem er sie ausschließlich in ihrer Beziehung zum lebenden Protoplasma würdigte; später gab er freilich zu, daß die „Gärungen neben dem eigentlichen biologischen Prozeß herlaufen“. In gleicher Richtung bewegte sich auch die von vielen geteilte Anschauung, daß die Wirksamkeit des Buchnerschen Preßsaftes auf dem Vorhandensein kleinster unsichtbarer Teilchen noch lebenden Plasmas („Protoplasmasplitter“) beruhe. Selbst die Wirkung ungeformter Fermente hat man in ähnlicher Weise zu deuten versucht. Man hat von „Organismenresten“ oder Protoplasmasplittern“ gesprochen, welche „vielleicht von sehr wechselnder Zusammensetzung, aber noch mit einem Teil der charakteristischen molekularen Bewegung begabt sind, welche in dem Organismus für einen Teil das Leben ausmachen“ (Ad. Mayer, 115). In einem ähnlichen Gedankengang bewegen sich offenbar Brown und Heron, wenn sie den Eiweißsubstanzen, aus denen die Diastase bestehen soll, Eigenschaften des lebenden Plasma zuschreiben. („Möglich ist, daß diese Körper aus Teilen des Zellenplasmas, welches noch einige von den Eigenschaften des lebenden Protoplasmas zurückbehalten hat, bestehen.“) Auch Wortmann (181) schließt sich diesen Anschauungen im wesentlichen an. Mit Recht bemerkt dagegen Krabbe (100), daß es keinen Sinn hat, von

„Protoplasmamolekülen“ zu sprechen, resp. den Molekülen irgendwelcher Substanz Eigenschaften des lebenden Plasmas zuzuschreiben. Ist die Diastase in ihrer Wirkung vom lebenden Protoplasma völlig unabhängig, so kann sie auch nicht mit letzterem identifiziert werden. Die albuminoide (?) Natur der Enzyme läßt, wie O. Loew (109) meint, „in bezug auf ihre innere Bewegung und ihre Kraftäußerungen eine Beziehung zur lebenden Bewegung im Protoplasma vermuten, es ist, als hafte ihnen noch ein Rest von derselben Kraft an, die in der komplizierten Organisation des lebenden Protoplasmas tätig ist“. Am weitesten ist wohl Armand Gautier gegangen, indem er den Fermenten (Enzymen) nicht nur „Reste“ von vitalen Kräften, sondern ein bedeutendes Maß davon zuspricht, da er ihnen sogar die Fundamentalerscheinungen der Zelle, nämlich die Assimilation und Reproduktion zuschreibt. „Er betrachtet also gewissermaßen die Fermente als gelöste Zellen“ (Oppenheimer, 129). Man wird derartigen vagen Spekulationen kaum scharf genug entgegentreten können, die nicht nur an sich gänzlich unbegründet, sondern außerdem geeignet sind, jeden weiteren Fortschritt der Erkenntnis zu hemmen.

Alle oben angeführten Erfahrungen über das Wirksambleiben des Hefepreßsaftes nach dem Trocknen und Erhitzen, sowie nach dem Filtrieren durch Chamberland-Filter, die Resultate der Fällung mit Aetheralkohol und darauffolgender Extraktion mit Wasser oder Glyzerin, die vorzügliche Gärkraft von Dauerhefepräparaten etc. lassen es von vornherein als absolut ausgeschlossen erscheinen, daß lebende Substanz in irgendeiner Form, sei es als ganze Zelle oder Teile einer solchen, bei der Gärung unter den erwähnten Bedingungen irgendwelchen Anteil haben könnte. Es bleibt demnach als Erklärungsmöglichkeit die Annahme eines an die Substanz der Zellen gebundenen ungeformten Fermentes, das sich prinzipiell von anderen, leichter trennbaren, löslichen Enzymen nicht unterscheidet. Es läßt sich aber nicht in Abrede stellen, daß die durch besonders große Labilität und Empfindlichkeit ausgezeichnete Alkoholase in manchen Punkten von anderen Enzymen sehr wesentlich abweicht. Alle bis dahin isolierten Enzyme wirkten entweder hydrolytisch, wie die Diastase, die Invertase, das Emulsin, die Lipasen, die proteolytischen Enzyme (Pepsin, Trypsin), oder oxydierend oder reduzierend, vollführten also Reaktionen, wie sie auch chemisch mit gleichem Erfolg ausführbar waren, während die Zymase unter beträchtlicher Wärmeentwicklung eine Zersetzung des Zuckers bewirkt, deren Mechanismus zunächst rätselhaft blieb, da sie mit gleichem quantitativen Effekt durch keine chemischen Mittel einzuleiten war (Ehrlich, 56). Buchner und Meisenheimer (45) suchten eine Klärung dieser Frage herbeizuführen, indem sie nach Zwischenprodukten der Zuckeralkoholgärung forschten. Es zeigte sich, daß bei der zellenfreien Vergärung von Zucker stets inaktive Milchsäure auftritt, und daß zugesetzte Milchsäure in manchen Versuchen während der Gärung direkt verschwand. Buchner folgert daraus, daß Milchsäure ein normales Zwischenprodukt der Gärung darstellt (s. oben).

Buchner und Meisenheimer sind daher geneigt, an Stelle der einheitlichen „Alkoholase“ (Zymase Buchners) zwei Enzyme anzunehmen, von denen das eine, die „Hefenzymase“, den Zucker in Milchsäure spaltet, während ein zweites Ferment,

die „Laktacidase“, die Milchsäure in Alkohol und CO_2 zerlegen würde. Diese Meinung gründet sich hauptsächlich auf die Erfahrung, daß bei der zellenfreien Gärung in der Tat Milchsäure (und Essigsäure) gefunden wurde und daß im Hefepreßsaft jene sowohl entstehen wie verschwinden kann. „Sind beide Enzyme im Ueberschuß vorhanden oder werden beide stetig neugebildet, so lassen sich nur die Endprodukte der Spaltung gewinnen; dies wäre der Fall bei der Gärung mit lebender Hefe, bei der übrigens noch die Zwischenprodukte durch den Ernährungsvorgang verschwinden können.“

Der Umstand, daß nur bestimmte, durch ihre sterische Konfiguration charakterisierte Zuckerarten der Vergärung durch Hefezellen zugänglich sind, hat E. Fischer (65) zu der Annahme geführt, daß zwischen den wirksamen Enzymen und der chemischen Struktur des Zuckers gesetzmäßige Beziehungen bestehen. Nur bei ähnlichem geometrischen Aufbau kann diejenige Annäherung der Moleküle stattfinden, welche zur Auslösung des chemischen Vorganges erforderlich ist. Der spaltbare Körper uud das Enzym müssen zueinander passen wie Schloß und Schlüssel, wenn sie eine chemische Wirkung aufeinander ausüben sollen. Es ist hierdurch der Nachweis geliefert, „daß der früher viefach angenommene Unterschied zwischen der chemischen Tätigkeit der lebenden Zellen und der Wirkung der chemischen Agentien in bezug auf molekulare Asymmetrie tatsächlich nicht besteht. Dadurch wird insbesondere die von Berzelius, Liebig u. a. so oft betonte Analogie der „lebendigen und leblosen Fermente“ in einem nicht unwesentlichen Punkte wiederhergestellt.“ (E. Fischer.)

E. Fischer hat zur Stütze einer solchen Auffassung eine ganze Reihe höchst interessanter und wichtiger Tatsachen beigebracht, welche hier noch kurz erwähnt werden müssen.

„Der Traubenzucker ist durch seine Aldehydgruppe in hohem Grade befähigt, mit andern organischen Substanzen der verschiedensten Art zusammenzutreten. Solche Verbindungen werden Glukoside genannt. Sie sind zumal im Pflanzenreich sehr verbreitet, wie beispielsweise das Amygdalin und das Salicin. Alle diese Verbindungen werden beim Erwärmen mit verdünnten Säuren unter Bildung von Zucker gespalten.“ Neuerdings ist es gelungen, Glukoside auch künstlich darzustelien. So sind Glukoside des Methyl- und Aethylalkohols, des Glyzerins, der Milchsäure etc. bekannt. Die Untersuchung des Einflusses, welchen Enzyme auf derartige Verbindungen ausüben, hat E. Fischer zu der oben erwähnten stereochemischen Auffassung der Enzymwirkung geführt. Das Methylglukosid des Traubenzuckers tritt in zwei geometrischen Isomeren auf, die nur durch die verschiedene Lagerung des Methylalkoholrestes am Aldehydkohlenstoffatom bei sonst gleicher Anordnung der Atome im Molekül bedingt sind:

„Erhitzt man Aldosen, z. B. Traubenzucker, mit sehr schwacher alkoholischer HCl, so erhält man 2 isomere Glukoside, die durch die Bezeichnung α und β unterschieden worden sind. E. Fischer hat diesen Methylderivaten des Traubenzuckers folgende Formeln gegeben:

$$\begin{array}{l} H \cdot C \cdot OCH_3 \\ \quad | \\ H \cdot C \cdot OH \\ \quad | \\ HO \cdot C \cdot H \quad > O \\ \quad | \\ H \cdot C \\ \quad | \\ H \cdot C \cdot OH \\ \quad | \\ \quad CH_2OH \end{array} \qquad \begin{array}{l} CH_3O \cdot C \cdot H \\ \qquad | \\ \quad H \cdot C \cdot OH \\ \qquad | \\ \quad HO \cdot C \cdot H \quad > O \\ \qquad | \\ \quad H \cdot C \\ \qquad | \\ \quad H \cdot C \cdot OH \\ \qquad | \\ \qquad CH_2OH \end{array}$$

Durch *Hefe-Maltase* wird nur das α-Methylglukosid gespalten, während das andere ganz unverändert bleibt, was um so auffallender ist, als das β-Methylglukosid nach den Beobachtungen von v. EKENSTEIN durch verdünnte Säuren viel rascher als das isomere α-Glukosid hydrolysiert wird. Das kristallisierte *Aethylglukosid* verhält sich demselben Enzym gegenüber wie die α-Methylverbindung und gehört also offenbar zur α-Reihe. Gerade entgegengesetzt wirkt ein anderes glukosidspaltendes Enzym, welches in den Mandeln vorkommt und als *Emulsin* bezeichnet wird. Dieses zerlegt nur das β-Methylglukosid und läßt die α-Verbindung ganz unberührt. Die beiden Methylglukoside des dem gewöhnlichen (rechtsdrehenden) Traubenzucker isomeren linksdrehenden Traubenzuckers werden von beiden Fermenten nicht angegriffen, wie ja auch die Hefe nur den gewöhnlichen rechtsdrehenden Traubenzucker, aber nicht seine linksdrehende Modifikation zu spalten vermag. Das Emulsin zerlegt ferner auch das β-*Methyl-Galaktosid* (E. FISCHER).

Wie geringfügig oft die Aenderungen im Bau eines Moleküls zu sein brauchen, um Unangreifbarkeit durch ein Enzym zu bedingen, lehrt am besten das Beispiel des α- *und* β-*Methyl-Xylosids*, die sich nur durch das Fehlen einer (H·C·OH)-Gruppe von den entsprechenden Glukosiden unterscheiden.

Der Vorgang der Alkoholgärung erscheint noch dadurch wesentlich kompliziert, daß, wie neuere Untersuchungen gezeigt haben, neben der „Zymase" noch die Anwesenheit eines zweiten Stoffes, des sogenannten *Ko-Enzyms*, erforderlich erscheint. Nach HARDEN und YOUNG (84), kann man Hefepreßsaft durch ein feinporiges MARTIN-Gelatinefilter in 2 Teile zerlegen, welche beide für sich ohne Gärwirkung auf Zucker sind; nach der Vereinigung des Rückstandes mit dem Filtrat tritt aber wieder die alte Gärwirkung hervor. An Stelle des Filtrates kann man sich, um den Rückstand von neuem wirksam zu machen, auch des „Kochsaftes" bedienen, wie er durch Erhitzen von frischem Hefepreßsaft oder Aufkochen von Hefe zu erhalten ist. Aehnlich wie Filtrieren durch Gelatinefilter wirkt auch einfaches Dialysieren mittels Pergamentpapier (BUCHNER und ANTONI, 38). Es scheint sich bei dem „Ko-Enzym" um eine durch Magnesiamischung nicht fällbare *Phosphorsäureverbindung* zu handeln, und zwar um einen *organischen Phosphorsäureester*. BUCHNER und KLATTE (43) haben ferner festgestellt, daß auch Preßsaft, der während 3 Tagen eine Gärwirkung auf Zucker ausgeübt hat und dabei schließlich unwirksam geworden ist (sogenannter „ausgegorener Preßsaft"), durch Kochsaftzusatz wieder zur Zuckervergärung fähig gemacht (regeneriert) werden kann. Es ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß während des Gärungsvorganges die Zymase teilweise erhalten bleibt, das Ko-Enzym aber allmählich verschwindet; da für den Gärungsvorgang *beide* Enzyme notwendig sind, wird der Preßsaft dadurch unwirksam, aber durch Zufügen von Kochsaft, d. h. von Ko-Enzym, wieder regeneriert.

Eine noch wenig geklärte Frage ist die, ob auch die Bildung der Nebenprodukte bei der Alkoholgärung auf besondere Enzyme zurückzuführen ist. Duclaux hat die Bildung von Glyzerin und Bernsteinsäure in dieser Weise deuten wollen. Auch für die Entstehung der Essigsäure hat man ein besonderes Enzym, die „Glukacetase“ verantwortlich gemacht.

Ob der eigenartige Abbau gewisser Aminosäuren (Leucin) zu Alkoholen (Amylalkohol) des Fuselöls auch auf enzymatische Wirkungen zurückzuführen ist, läßt sich vorläufig noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Wichtig erscheint hier vor allem die Tatsache, daß, wie F. Ehrlich (56) und H. Pringsheim (144) gezeigt haben, bei der Acetondauerhefegärung in Gegenwart von Leucin eine Ueberführung desselben in Amylalkohol nicht erfolgt. Doch darf nicht unerwähnt bleiben, daß Buchner und Meisenheimer (45) bei der Vergärung von Rohrzucker mit Hefepreßsaft Fuselöl, wenn auch nur in äußerst geringen Mengen, nachweisen konnten. Sollten sich diese Erfahrungen weiterhin bestätigen, so müßte man auch in diesem Falle an das Wirksamwerden eines besonderen Enzymes denken, oder versuchen, die Entstehung des Amylalkohols und ähnlicher Substanzen bei der alkoholischen Gärung auf das Wechselspiel bekannter Enzyme zurückzuführen.

Wie man sieht, ist es höchst wahrscheinlich, daß am Spaltungsprozeß des Zuckers in Alkohol und CO_2 mehrere Enzyme beteiligt sind, indem einerseits Glukose nicht unmittelbar in jene beiden Stoffe gespalten wird, während anderseits begleitende enzymatische Vorgänge völlig verschiedener Art nebenherlaufen. In der Tat wird auch von E. Buchner neuerdings der Ausdruck „Zymase“ nur als Sammelbegriff für die Gesamtheit der bei der Alkoholgärung mitwirkenden Enzyme gebraucht.

Nach Untersuchungen von Grüss (77) scheint es, daß auch ein reduzierendes Enzym (Reduktase, Hydrogenase) am Prozeß der Alkoholgärung unmittelbar beteiligt ist, und auch W. Palladin (134) verdanken wir dahingehende Angaben. Schon lange weiß man, daß Hefe Sulfate zu reduzieren vermag (vergl. S. 84), und zwar auch im aëroben Leben. Nach Beijerinck wird auch aus Thiosulfat und Na-Sulfit H_2S durch Hefe gebildet. Desgleichen werden jodsaure Salze zu Jodiden, Kaliumpermanganat zu Mn-oxydulsalz reduziert; nicht aber Nitrate, Nitrite, Indigkarmin und Lackmus (vergl. Czapek, Biochem., Bd. 2, p. 385). Nach Rey-Pailhade läßt sich aus Hefe ein Stoff extrahieren, welcher Schwefel zu H_2S reduziert und den er „Philothion“ nennt. Ob es sich hierbei wirklich um ein reduzierendes Enzym (Reduktase) handelt, kann freilich nicht als völlig sichergestellt gelten (vergl. hierüber auch Lafars Handb., Bd. 4, p. 447 ff.) Palladin verwendete zu seinen Versuchen Aceton-Dauerhefe („Zymin“). Wird eine Probe derselben mit einer 2,5-proz. wässerigen Lösung von selenigsaurem Natron übergossen (unter Zusatz von Toluol), so scheidet sich nach einiger Zeit ein roter Niederschlag von reinem Selen ab, was nicht der Fall ist, wenn die Hefe vorher gekocht wurde. Dadurch ist der Prozeß als ein enzymatischer charakterisiert. Wird nun bei einem solchen Versuch Glukose zugesetzt, so erfolgt eine Abscheidung von Selen entweder gar nicht oder doch sehr viel später, indem die Reduktase in diesem Falle zunächst den Traubenzucker reduziert und daher das Selenat verschont, woraus Palladin den Schluß zieht, „daß Reduktase am Spaltungsprozeß der Glukose durch Hefe unmittelbar beteiligt ist“. Nur vergärbare Zucker wirken in dieser Weise hemmend auf die Reduktion des selenigsauren Salzes. An Stelle dieses letz-

teren läßt sich auch Methylenblau als Reagens auf Reduktase verwenden, indem es bei Luftabschluß sowohl durch Hefepreßsaft wie durch Zymin reduziert und entfärbt wird. Glukosezusatz hemmt auch in diesem Falle die Reduktion; HAHN hatte seinerzeit der „Zymase" selbst reduzierende Eigenschaften zugeschrieben, während es nach dem obenerwähnten Versuch den Anschein hat, daß ein selbständiges Enzym bei dieser Wirkung beteiligt ist.

Sehen wir von diesen noch etwas zweifelhaften Hefeenzymen ab, so dürfen neben den gärungserregenden noch eine ganze Reihe anderer als sicher nachgewiesen gelten, und zwar zwei Doppelzucker spaltende (Invertase, BERTHELOT, 1860, und Maltase, BOURQUELOT, 1886, E. FISCHER, 1897), ein diastatisches (Glykogen spaltendes, BUCHNER, 1903); ein proteolytisches (GERET und HAHN, 1898), ein oxydierendes (GRÜSS, 1901), ein reduzierendes, ein Labenzym (RAPP, 1902), ein fettspaltendes (Lipase) und endlich ein H_2O_2 zersetzendes (Katalase). Es ist kaum zweifelhaft, daß die meisten, und gerade die wichtigsten chemischen Prozesse, welche sich überhaupt im gegebenen Falle innerhalb des lebenden Plasmas vollziehen, durch Enzyme vermittelt werden, wenn auch vielleicht nicht alle diese Enzyme immer gleichzeitig in einer Hefezelle enthalten sind.

c) Andere Gärungsenzyme.

Einige Versuche zum Nachweis, daß es sich auch bei der Buttersäuregärung um die Wirkungen von Enzymen handelt, haben bis jetzt nicht zum Ziele geführt, was angesichts des höchst komplizierten Vorganges bei dieser Gärung kaum zu verwundern ist. Die Arbeiten werden auch durch die Anwesenheit der sehr widerstandsfähigen Dauersporen des *Bac. butylicus*, welche die Acetonbehandlung lebend überstehen, wesentlich erschwert (BUCHNER und MEISENHEIMER, 46).

Auch die Kenntnis, daß die harnstoffvergärenden Bakterien ein extracellular(?) wirksames Enzym („Urease") erzeugen, ist verhältnismäßig neueren Datums, obschon MUSCULUS (121) bereits 1876 darauf hingewiesen hatte, daß bei gewissen Erkrankungen im Harn ohne körperliche Elemente eine enzymatische Spaltung des Harnstoffes eintritt. Doch gelang es erst MIQUEL (118), das Enzym der ammoniakalischen Gärung mit Sicherheit nachzuweisen.

Er züchtete eine gärkräftige Art von Harnstoffbakterien in Peptonbouillon, welcher pro Liter 2—3 g Harnstoff zugesetzt wurden. „Nach Ablauf einiger Tage, oft schon nach 48 Stunden, enthält die Flüssigkeit soviel Enzym, daß dadurch im Liter 40—60 g Harnstoff in der Stunde zersetzt werden. Der Gehalt daran steigt bis zum Ende soweit an, daß dann in der gleichen Zeitspanne 100—120 g Harnstoff gespalten werden können. Man kann diese an Urease reiche Bouillon durch ein Biskuit-Porzellanfilter treiben, ohne daß sie eine nennenswerte Einbuße an Wirkungskraft verlöre" (MIQUEL). Dieser Angabe MIQUELs ist von BEIJERINCK (10) und auch von MOLL (119) widersprochen worden. Der Letztere verwendete eine Nährlösung, welche weder Pepton noch Harnstoff enthielt (auf 100 ccm Wasser kamen Fleischextrakt 1 g, Dextrose 0,2 g, Ammoniumkarbonat 0,1 g). Nach 8—14-tägiger Kultur wurde die Flüssigkeit samt den Bakterien mit überschüssigem Alkohol gefällt, der Niederschlag abfiltriert und bei 30—35° C getrocknet. In Wasser verrieben erhält man auf diese Weise einen wirksamen Brei, der neutral reagiert. Doch gelang es nicht, bei Filtration kräftig Harnstoff spaltender Kulturen durch Porzellanfilter ein wirksames Filtrat

zu erhalten. Selbst gewöhnliches Filtrierpapier hielt den größten Teil des Enzyms mit den Bakterien zurück, denn das Filtrat erwies sich nach Beijerinck nur sehr wenig wirksam, während der Rückstand fast ebenso kräftig wirkte, wie die ursprüngliche Kultur. Die Annahme von Lea (103), daß die Urease vielleicht die toten Zellen verläßt, widerlegte Beijerinck (10) dadurch, daß er Filtrationsversuche mit Kulturen ausführte, die durch Chloroformwasser getötet worden waren.

Die Urease wirkt am energischsten bei einer Temperatur von 48—50° C, erleidet aber eine vollständige Zersetzung innerhalb 2 Stunden, wenn eine Temperatur von 70—75° einwirkt. Bei 80° wird sie schon in einer Minute zerstört. Das trockene Enzym erträgt noch 70° C, wurde aber bei 80° ebenfalls vernichtet. Bei 0° halten sich Urease-Lösungen sehr lange.

Einige Stoffe, wie Saccharose und Glyzerin, vermögen die Wirkungskraft der Urease leicht zu verdoppeln und zu verdreifachen. Aeußerst empfindlich erweist sich das Enzym gegen Quecksilbersalze, und wirkt beispielsweise Sublimat schon in einer Verdünnung von 1:1 000 000. „$CuSO_4$ hindert schon bei 1:10 000, Borsäure bei 1:1000, Aetznatron bei 1:250, Karbolsäure bei 1:100. Mineralsäuren bringen in der Menge von 1:5000 den Abbau vollständig und endgültig zum Stillstand" (Miquel). Auch Chloroform und Toluol wirken sehr schädlich. Nach Moll ist es aber gegen Natriumfluorid sehr widerstandsfähig. Der Harnstoff selbst hemmt die Wirkung der Urease bei Ansammlung in größerer Menge (20—40 Proz.) vollkommen. Durch Kalkniederschläge in den Lösungen der Urease konnte Miquel das Enzym ausfällen, doch gelang es nicht, es aus den Niederschlägen wieder zu gewinnen.

d) Oxydasen.

1. Allgemeines über Vorkommen.

In einigen Fällen ist es gelungen, auch Oxydationsprozesse als durch Enzyme (Oxydasen) veranlaßt zu erkennen, und es ist von typischen Gärungen vor allem die Essigsäuregärung zu nennen. Obschon man dieselbe seit lange zu den Fermentprozessen rechnet, ist es doch erst in neuester Zeit möglich gewesen, Beweise dafür zu liefern, daß die Oxydation des Aethylalkohols zu Essigsäure, welche, wie schon erwähnt, durch besondere Bakterien vermittelt wird, nicht unbedingt an das Leben der betreffenden Mikroorganismen gebunden erscheint, sondern durch ein besonderes Enzym („Azetase", Essigsäurebakterienoxydase) bewirkt wird. E. Buchner und Meisenheimer (41, 44) stellten 1903 durch Behandlung mit Aceton ein Trockenpräparat von toten Essigbakterien dar („Daueressigbakterien"), welches in alkoholhaltigen Flüssigkeiten eine Oxydation bewirkte.

Es werden lebende Kulturen von Bieressigbakterien, welche nach Aussaat in Würze mit 4 Proz. Alkohol und 1 Proz. Essigsäurezusatz bei 30° C nach einigen Tagen dünne Oberflächenhäutchen bildeten, nach kurzem Abpressen in einen großen Ueberschuß von Aceton eingetragen, das wieder abgesaugt wird. Schließlich wird mit wenig Aether übergossen, wieder abgesaugt und der Rückstand als fein zerriebenes Pulver auf Filtrierpapier in dünner Schicht ausgebreitet. Nach einstündigem Lagern an der Luft bei gewöhnlicher Temperatur wird noch bei 45° C durch 24 Stunden getrocknet.

Man darf vermuten, daß auch der Prozeß der Nitrit- resp. Nitratbildung durch besondere Enzyme vermittelt wird, doch sind die Ver-

suche von Omeliansky, eine nitritbildende Oxydase zu isolieren, bis jetzt ohne Erfolg geblieben. Dagegen sind bei höheren pflanzlichen und tierischen Organismen eine ganze Reihe oxydierender Enzyme bekannt geworden, deren eigentliche Bedeutung zwar in den meisten Fällen noch sehr rätselhaft ist, die aber nichtsdestoweniger als Repräsentanten einer wichtigen Gruppe von Enzymen hier Erwähnung finden müssen, von denen es als sicher gelten darf, daß sie in den Chemismus des Stoffwechsels tief eingreifen und nicht nur bei energieliefernden dissimilatorischen Vorgängen, sondern auch bei jenen, welche zur Assimilation organischer Nährstoffe führen, vielfach eine maßgebende Rolle spielen.

Auch hier knüpfen unsere Erfahrungen wieder an gewisse pflanzliche Enzymwirkungen an, auf welche zuerst Schönbein (158—162) schon vor langen Jahren die Aufmerksamkeit hinlenkte. Besonders reich an Oxydasen scheinen gewisse Pilze zu sein. Es ist namentlich die Tatsache, daß die frische Schnittfläche gewisser Hutpilze sich an der Luft sehr rasch verfärbt, seit jeher aufgefallen. So färbt sich das gelbliche Gewebe von *Boletus luridus* fast momentan blau. *Lactarius* wird beim Zerschneiden violett, während *Russula* erst rot und später schwarz wird.

Schoenbein war ursprünglich geneigt, diese Erscheinung darauf zurückzuführen, daß in den betreffenden Pilzen eine Substanz enthalten sei, welche den O der Luft in Ozon umzuwandeln vermag und mit diesem „eine Verbindung eingeht, aus welcher der O wieder auf andere Körper unorganischer oder organischer Natur übertragen werden kann." (Als solche betrachtete er ein besonderes Chromogen des betreffenden Pilzes.) „Auch läßt sich nach Schoenbein die ozonhaltige Pilzmaterie, nachdem sie ihren übertragbaren O an diese oder jene Substanz abgegeben hat, wieder mit Ozon beladen, einfach dadurch, daß man sie mit gewöhnlichem O oder atmosphärischer Luft in Berührung setzt." Wenn sich nun auch die Annahme Schoenbeins, daß Ozon bei diesen Vorgängen eine wesentliche Rolle spielt, in der Folge als nicht zutreffend erwiesen hat, so darf es doch als sicher gelten, daß eine O-Uebertragung auf jene Chromogene stattfindet. Es sind gewisse im Pilzgewebe enthaltene Substanzen, die zuerst Traube (173, 174) als „Fermente" bezeichnete, welche dieselbe vermitteln und die Oxydation bewirken. Diese letzteren sind löslich in Alkohol und gehen daher in alkoholische Extrakte über; eine Färbung derselben erfolgt jedoch nur dann, wenn oxydierende Agentien (z. B. Bleisuperoxyd) oder lebendiges Pilzgewebe der Pilztinktur zugesetzt wird. Aehnlich rasche Farbenänderungen, wie sie die frische Schnittfläche gewisser Pilze in Berührung mit O-haltiger Luft zeigt, finden sich vielfach im Pflanzenreich. Es sei nur an die Schwarzfärbung des Zuckerrübensaftes, der Hülsenschalen von *Vicia Faba*, sowie des Saftes von *Rhus vernicifera* (japanischer Lackbaum) erinnert (vergl. 12—18). In allen diesen Fällen handelt es sich nachweislich um Oxydation natürlicher, in den Geweben oder Säften schon vorhandener Chromogene. Ersetzt man dieselben durch absichtlich zugefügte Stoffe, deren Oxydation ebenfalls mit Farbstoffbildung verbunden ist, so kann man sich leicht überzeugen, daß pflanzlichen Geweben und Säften oxydierende Wirkungen, wie sie in den genannten Fällen ohne weiteres hervortreten, in außerordentlich großer Verbreitung zukommen.

2. Guajakreaktion.

Schon lange ist es bekannt, daß Emulsionen von Guajakharz nicht nur durch anorganische Oxydationsmittel gebläut werden, sondern auch durch viele Pflanzenextrakte und Gewebe. Schoenbein hat diese Reaktion, welche auf Oxydation der Guajakonsäure des Harzes beruht (Schaer, 154 und Neumann-Wender, 127), zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht und stellte fest, daß es sich jedenfalls um eine organische Substanz handelt, welche durch Kochen zerstört wird.

Bach und Chodat (5) gewannen aus *Lactarius vellereus* durch Auspressen und Fällen des Preßsaftes mit Alkohol einen Niederschlag, welcher als trockenes Pulver, mit Wasser extrahiert, eine Lösung gab, von der ein einziger Tropfen genügte, um Guajaktinktur sofort tiefblau zu färben. Versetzt man eine Pyrogallollösung mit 2 ccm der Oxydaselösung, so nimmt das Gemisch eine braune Färbung an, und nach etwa 2 Stunden beginnt die Ausscheidung von Gallopurpurin-Kristallen (dem Oxydationsprodukt des Pyrogallols).

Bemerkenswert ist die große Beständigkeit dieseser Pilzoxydase. „Der ursprüngliche *Lactarius*-Saft konnte der Fäulnis überlassen und selbst kurze Zeit auf Siedehitze erwärmt werden, ohne seine oxydierenden Eigenschaften einzubüßen."

Schon vorher (1896) hatte Bourquelot (30—34) die oxydierenden Wirkungen des Preßsaftes von gewissen Hutpilzen (*Russula foetens*, *Lactarius*, *Boletus* und *Psalliota*) untersucht und das Vorhandensein einer Oxydase festgestellt, welche in allen ihren Reaktionen mit der später zu besprechenden „Lakkase" aus dem Milchsaft von *Rhus vernicifera* übereinstimmt. Auch die festen Teile des zerkleinerten Plasmodiums von *Fuligo varians* (*Aethalium*) bläuen alkoholische Lösungen von Guajakonsäure. Die Färbung trat schon ohne Zusatz von H_2O_2 ein, wurde aber durch letzteres immer ungemein verstärkt (H. Schroeder, 163).

Der Durchschnitt einer Kartoffel wird nach Benetzung mit Guajaktinktur hauptsächlich und zuerst am Rande blau, von da aus verbreitet sich die Bläuung allmählich, so daß sich ein stark blauer, dem Rande paralleler Ring von der Breite der Rindenschicht bildet. Die Marksubstanz selbst bläut sich erst nach viel längerer Zeit und nur schwach. Demnach ist der oxydierte Körper hauptsächlich in der Nähe der Schale, weniger in der Rindenschicht und nur spurweise in der Marksubstanz enthalten. Sehr reich daran sind auch die Keime der Kartoffeln (Schoenbein). Kartoffelschnitte, welche, wenn auch nur kurze Zeit, der Luft ausgesetzt wurden, büßen rasch ihre bläuende Kraft ein. Ebenso wirkt auch das Einlegen in destilliertes Wasser, wobei aber dieses eine schwach bläuende Wirkung gewinnt. Dagegen tritt nach Einlegen in verdünnten Weingeist (für eine Viertelstunde) die Guajakreaktion noch in voller Stärke auf. M. Traube (174) extrahierte zerkleinerte Kartoffelschalen mit Aqua destillata. Die gewonnene Flüssigkeit, mit Guajaktinktur versetzt, gab sofort einen tiefblauen Niederschlag, der in feinster Verteilung suspendiert blieb. Nach einiger Zeit trat die bei dem blauen Guajakharz immer von selbst erfolgende Entfärbung ein; nur die oberflächliche, mit der Luft in Berührung befindliche Schicht blieb unter dem O übertragenden Einfluß des gelösten „Fermentes" immer blau. Mit Luft geschüttelt, nahm die ganze Flüssigkeit die blaue Farbe in der früheren Intensität wieder an, nach einiger Zeit aber wurde die unterste Schicht wieder farblos. Wurden die Durchschnitte von 1—2 Zoll langen Würzelchen gekeimter Erbsen in einem Uhrschälchen mit Guajaktinktur übergossen, so nahmen dieselben sehr bald eine tief dunkelblaue Färbung an, die nach einiger Zeit an Intensität abnahm, um nach $^1/_2$—1 Stunde fast ganz zu verschwinden. Wurde die alte Tinktur dann weggegossen und frische zugefügt, so trat sofort wieder tiefblaue Färbung ein.

Sehr stark bläuend wirkt auch der frisch ausgepreßte Saft von *Lathraea squamaria*, und es gelang BACH und CHODAT (5), den oxydierenden Körper in Lösung zu erhalten, indem sie den durch tropfenweisen Zusatz von Barytwasser (1 Proz.) erhaltenen Niederschlag nach dem Auswaschen mit verdünnter Säure versetzten.

Nach RACIBORSKY (145, 146) geben auch Schnitte aus Zuckerrohr eine sehr intensive Guajakreaktion, insbesondere an jungen Organen. Von der Vegetationsspitze nach abwärts nimmt die Bläuung ab und kommt in den alten Internodien nur in den Augen und Wurzelspitzen zustande. Makroskopisch kann man sehen, daß die oxydierende Substanz in den Parenchymzellen lokalisiert ist; an den Querscheiben, die mit Guajaklösung behandelt sind, treten die Gefäßbündel als farblose Punkte auf dem tiefblauen Parenchymgrunde hervor. Beim Pressen des Rohres geht der betreffende Körper in den Saft über. Wird ein Stückchen eines einjährigen Platanenzweiges für eine Viertelstunde in Guajaklösung gelegt, so erscheint dann an der Luft sofort ein intensiv blauer Ring um das Mark, worauf sich die Bläuung allmählich über den ganzen Schnitt verbreitet (GRÜSS, 82). Im austreibenden Rhizom von *Pteris aquilina* bläut sich unter gleichen Umständen das Gewebe der Rinde und das Xylem. Nach GRÜSS soll die wirksame Substanz hauptsächlich in der Wand der Gefäße wandern. Bisweilen scheint die Wirkung der Guajak direkt oxydierenden Substanzen durch die Anwesenheit reduzierender Substanzen behindert zu sein. Dies gilt nach HUNGER (89, 90) z. B. von der Kokosmilch, die nur dann Guajak für sich allein zu bläuen vermag, wenn sie zuckerfrei ist. Aber auch andere reduzierende Substanzen berauben zuckerfreie Kokosmilch jener Wirkung; so Durchleiten von H_2S. Nachdem dann wieder Luft durchgetrieben wurde, färbt sich die Flüssigkeit mit Guajaktinktur wieder blau. Auch Cyanwasserstoff hebt die Reaktion auf, ferner Pyrogallussäure, Hämotoxylin und Brasilin. Auch die geringsten Spuren von Säure beeinflussen die Reaktion, nach Neutralisierung erfolgt dann wieder die Guajakbläuung. Bemerkenswerterweise verträgt zuckerfreie Kokosmilch noch Erhitzung auf 100° C, ohne ihre Fähigkeit, Guajak zu bläuen, einzubüßen.

In sehr vielen Fällen kommt Bläuung des Guajakharzes durch Pflanzenstoffe nur dann zustande, wenn gleichzeitig Wasserstoffsuperoxyd vorhanden ist. Es scheint, daß es sich bei dieser Reaktion um wesentlich verschiedene enzymartige Körper handelt, die sich auch durch ihre Lokalisation von jenen an sich Guajak bläuenden Stoffen unterscheiden, mit denen sie jedoch oft zusammen vorkommen.

So gibt RACIBORSKY (145, 146) an, daß Zuckerrohrstücke, welche durch Erwärmen auf 60° C oder durch Einlegen in absoluten Alkohol die Eigenschaft, Guajaklösung zu bläuen, eingebüßt haben, noch sehr stark reagieren, wenn denselben etwas H_2O_2 zugesetzt wurde. Es treten dann im Gegensatz zu der einfachen Guajakreaktion gerade die Gefäßbündel, welche dort farblos blieben, tiefblau auf dem farblosen oder schwächer gefärbten Parenchymgrunde hervor. Makroskopisch läßt sich das Leptom der Gefäßbündel als Sitz der Reaktion nachweisen. Auch in ruhenden Hölzern tritt nach Behandlung mit Alkohol intensive Bläuung durch Guajak-H_2O_2 fast durchgängig im Leptom ein (nicht im Mark, im Xylem und in der Rinde, GRÜSS), und diese Reaktion würde nach RACIBORSKY für alle Gefäßpflanzen charakteristisch sein. Es gelang ihm, den wirksamen Körper („Leptomin") aus Zuckerrohrpreßsaft, der behufs Zerstörung des an sich Guajak bläuenden Stoffes auf 60° C erwärmt wurde, durch Alkohol zu fällen. Getrocknet erwies sich der Niederschlag leicht löslich in Wasser und Glyzerin, und diese Lösungen geben eine intensive Reaktion mit Guajak-H_2O_2. Das gleiche gilt von Chloroformwasser, Auszügen aus keimendem Reis, sowie einem Dlyzerinauszug aus keimendem Mais. Der ausgepreßte Saft von *Lathraea*, der,

wie schon erwähnt, Guajaklösung für sich allein intensiv bläut, verliert diese Eigenschaft sehr bald beim Stehen, gibt aber die Reaktion selbst noch nach Tagen, wenn eine Spur H_2O_2 zugefügt wird. Nach Aufkochen des Saftes bleibt aber auch diese Wirkung aus. Es scheinen demnach diese Stoffe ungleich beständiger zu sein als die Guajak direkt oxydierenden. Auch ein wässeriger Malzauszug wirkt, wie schon Schoenbein wußte, stark bläuend auf H_2O_2-Guajak. Ebenso nach Raciborsky die wässerige Flüssigkeit im Innern des Samens der Kokospalme (Kokosmilch).

Ohne allen Zweifel handelt es sich hier sowohl bei den Guajak direkt bläuenden Körpern (direkte Oxydasen) wie auch bei jenen, welche die Reaktion nur bei Anwesenheit von H_2O_2 geben (indirekte Oxydasen), um Enzyme, welche Sauerstoff auf andere Körper zu übertragen vermögen und schon von M. Traube (173) seinerzeit als „Oxydationsfermente“ bezeichnet wurden. Er äußert sich in dieser Beziehung, wie folgt: „Es gibt Fermente, welche die Fähigkeit besitzen, freien O aufzunehmen und ihn auf andere passive Körper zu übertragen bezw. deren Oxydation zu veranlassen. Ich nannte sie Verwesungs- und nenne sie jetzt — wohl passender — Oxydationsfermente ... Zu denselben zähle ich das guajakbläuende Ferment in den Kartoffeln und vielen anderen Pflanzen.“

Im übrigen ist die eigentliche Natur dieser „Oxydasen“ noch sehr wenig bekannt, ja ihre selbständige Existenz erscheint in manchen Fällen noch fraglich.

Nach Schoenbein kommt Enzymen ganz allgemein die Eigenschaft zu, Guajak in Gegenwart von H_2O_2 zu bläuen, und sollte dies insbesondere für die meisten Diastasepräparate gelten, so daß Grüss (79—82) diese Reaktion geradezu als eine für Diastase charakteristische bezeichnete und sie benutzte, um die Lokalisation dieses Enzyms in der Pflanze kennen zu lernen. Lintner (106) bemerkt hierüber: „Eine Reaktion aber gibt die Diastase, die sonst kein Proteïnkörper zeigt, in ausgezeichneter Weise, das ist die Reaktion gegen Guajaktinktur und H_2O_2; ja es will mir scheinen, als ob diese Reaktion in der Form, wie sie von mir angestellt wird, für die Diastase charakteristisch wäre.“ Nun hat aber Jacobson (92) gezeigt, daß man wirksame Diastasepräparate gewinnen kann, welche jene Reaktion nicht geben. „Man ist sonach berechtigt, den Schluß zu ziehen, daß der Verlust des Vermögens, H_2O_2 zu katalysieren, durchaus nicht den Verlust der spezifischen Fermentwirkung bedingt“ (Jacobsen). Andererseits hat Grüss selbst nachgewiesen, daß das von *Penicillium glaucum* ausgeschiedene diastatische Enzym die Guajak-H_2O_2-Reaktion nicht gibt. Wenn daher auch zuzugeben sein wird, daß die diastatischen Enzyme oft von Oxydasen begleitet sind, so gilt dies doch keineswegs ausnahmslos, und es handelt sich daher sicher um zwei ganz verschiedene Substanzen.

Schoenbein war der Meinung, daß die Bläuung des Guajakharzes und die in der Regel gleichzeitig vorhandene katalytische Spaltung des Wasserstoffsuperoxydes einem und demselben Stoffe zuzuschreiben seien, obschon ihm bereits bekannt war, daß beide Erscheinungen nicht immer gemeinsam vorkommen müssen. So führt er die Hefe als „eine der wenigen Ausnahmen von der Regel an, gemäß welcher Substanzen, die nach Art des Platins Wasserstoffsuperoxyd zerlegen, auch die H_2O_2-haltige Guajaktinktur bläuen“. Auch Spitzer (166), welcher die Energie der Oxydationskraft verschiedenartiger Gewebszellen und die Bedingungen ihrer Wirkung durch die von denselben hervorgerufene katalytische Zersetzung des H_2O_2 zu messen versuchte, kam zu dem Schluß, daß die Fähigkeit, H_2O_2 zu katalysieren, demselben Ferment, welches die Blaufärbung der Guajaktinktur in Gegenwart von Hydroperoxyd bedingt, zugeschrieben werden muß. Spätere Erfahrungen haben jedoch gezeigt, daß es sich hier um verschiedene Enzyme handelt. Raud-

NITZ (147) hat für die Wasserstoffsuperoxydkatalyse durch rohe Milch zuerst die Wirksamkeit eines speziellen Enzyms, einer „Superoxydase", in Anspruch genommen, worauf dann O. LOEW (109) die allgemeine Verbreitung derartiger „Katalasen" nachwies, nachdem schon LEPINOIS (105) darauf hingewiesen hatte, daß die Intensität der Guajakbläuung bei verschiedenen Objekten der Fähigkeit, H_2O_2 zu zerlegen, keineswegs parallel geht. H. SCHROEDER (163) stellte das Vorhandensein einer „Katalase" im Plasmodium von *Aethalium septicum* fest. „Das Material wurde wie üblich zerkleinert und mit Chloroformwasser extrahiert, alsdann klar filtriert und genau neutralisiert. Davon wurde je 1 ccm mit 1 ccm Wasser versetzt, das 2 Tropfen einer 30-proz. Lösung von H_2O_2 (Perhydrol, MERK) enthielt. Es trat darauf in sämtlichen Proben innerhalb weniger Minuten eine lebhafte Gasentwicklung ein, während vorher aufgekochte und filtrierte Extrakte keine Reaktion auslösten.

Es wurde schon früher erwähnt, daß zu den verschiedenen Enzymen der Hefezellen auch eine Katalase gerechnet wird. Bringt man Hefe in H_2O_2, so wird dieses gespalten, es entwickelt sich O, dessen Menge von äußeren Faktoren, Temperatur, Druck, von der Quantität des zu spaltenden Körpers, sowie vom physiologischen Zustand der Hefe abhängt. Die Hefekatalase läßt sich mit Wasser und Glyzerin extrahieren und aus den Lösungen durch Alkohol fällen (ISSAJEW, 91). Auch völlig abgestorbene Hefe behält ihr katalytisches Vermögen noch längere Zeit bei und verliert es erst bei 70° C, im trockenen Zustand sogar erst bei mehr als 100° C. Schon THÉNARD (1819) war es bekannt, daß auch Fibrin, sowie die verschiedensten tierischen Gewebe (Lungen, Nieren) Wasserstoffsuperoxyd ähnlich wie Pt, Au oder Ag energisch katalysieren.

3. Einteilung der Oxydasen.

Hält man sich bloß an das Tatsächliche, was bisher über pflanzliche oxydierende Enzyme bekannt geworden ist, so lassen sich leicht drei Gruppen unterscheiden, von denen die erste alle jene Enzyme umfaßt, welche an sich fähig sind, freien Sauerstoff auf gewisse, leicht oxydable Körper zu übertragen. Außer der schon erwähnten Bläuung des Gujakharzes sind noch eine ganze Reihe von Farbenreaktionen auf solche „direkte Oxydasen" (Aërooxydasen, Oxygenasen) bekannt geworden.

Nach BACH und CHODAT (5, 6), auf deren ausgedehnte Untersuchungen über vegetabilische Oxydasen noch zurückzukommen sein wird, besteht ein vollkommener Parallelismus zwischen der Guajakreaktion und der Bläuung von Jodkaliumstärkepapier. Pflanzen, welche Guajaktinktur sofort bläuen, geben auch ausnahmslos die Jodstärkereaktion. Je stärker die eine Farbenreaktion ist, desto intensiver gestaltet sich auch die andere. Die Jodausscheidung findet nicht direkt aus JK, sondern aus JH statt. Ist dabei der Säuregrad des Zellsaftes für die Zersetzung des JK hinreichend, wie bei jungen Kartoffelknollen oder bei frischer *Lathraea*, so färbt sich das Jodstärkepapier direkt, sonst ist es nötig, das Papier nach dem Berühren mit dem Schnitte mit verdünnter Essigsäure zu bestreichen. Erhitzen der Versuchsobjekte auf 80° C vernichtet sowohl die Guajak- wie die Jodreaktion. Dieser Angabe ist von ASO widersprochen worden, welcher fand, daß die Reaktion auf JK-Stärke auch mit gekochten Pflanzensäften gelingen kann. Auch leugnet er, daß die JK-Stärkebläuung der Guajakbläuung immer parallel gehe. Sehr empfindlich ist die von RÖHMANN und SPITZER (149) angegebene Indophenolprobe: Eine verdünnte Lösung von 1 Aeq. α-Naphtol, 1 Aeq. p-Phenylendiamin und 3 Aeq. Na_2CO_3, die sich sonst nur sehr langsam blau färbt, wird bei Zusatz von oxydasehaltigem Material rasch blau. Ihre Anwendung, die nach CZAPEK mit

pflanzlichen Geweben sehr allgemein ein positives Resultat liefert, erleidet nur dadurch eine Einschränkung, daß nach Pohl (139) auch einige Pflanzenstoffe nicht enzymatischer Natur (Amygdalin, gewisse Stoffe des Tannennadelextraktes) die Färbung geben. Wurster (183) zeigte, daß auch alkalische Lösungen von Dimethyl- und Tetramethyl-p-Phenylendiamin zum Nachweis von Oxydasen brauchbar sind: es entstehen rote Farbenreaktionen. α-Naphtylamin geht bei Oxydation in das violettblaue Oxynaphtylamin, Benzidin in einen violettbraunen Körper über Phenolphtalin wird zu Phenolphtaleïn oxydiert (Kastle und Shadd, 96).

In einer zweiten Gruppe wären jene Enzyme zu vereinigen, welche Guajaklösung für sich allein nicht zu bläuen imstande sind, also auch keine direkt oxydierenden Wirkungen besitzen und solche nur dadurch gewinnen, daß sie Wasserstoffsuperoxyd „aktivieren“ und so als O-Ueberträger fungieren (indirekte Oxydasen, Anaëroxydasen Bourquelots, Peroxydasen nach Bach und Chodat).

Es ist bekannt, daß das reine H_2O_2 an sich meist nur schwach oxydierend wirkt, so daß es Traube gar nicht dem aktivierten O zurechnete. Es kann aber durch verschiedene Mittel „aktiviert“ und dann zu einem sehr energischen Oxydationsmittel werden. So wird JK-Stärkekleister durch reines H_2O_2 nicht, nach Zusatz einer Spur eines Eisensalzes aber sofort gebläut. Ebenso werden Lösungen von Indigo- oder Methylenblau bei Gegenwart einer minimalen Menge von $FeSO_4$ oder Eisenlaktat durch H_2O_2 augenblicklich entfärbt, während sonst große Mengen von H_2O_2 erforderlich sind. Eine solche „aktivierende“ Kraft scheint nun auch den Peroxydasen zuzukommen.

Eine genauere Scheidung derselben von den Enzymen der ersten Gruppe ist zuerst von Bach und Chodat versucht worden, und zwar auf Grund einer Untersuchung der im Safte gewisser Pilze (*Russula foetens, Lactarius vellereus*) enthaltenen Oxydasen. Durch fraktionierte Fällung von Lösungen der *Lactarius*-Oxydase mit Alkohol (vergl. oben) erhielten sie zwei Endfraktionen, deren eine nur schwach direkt oxydierend wirkte, während die andere überhaupt keine direkt oxydierenden Eigenschaften zeigte. Dieser letztere alkoholische Anteil ist durchaus als „Peroxydase“ charakterisiert, er vermag H_2O_2 zu aktivieren und bläut daher Guajak nur in Gegenwart desselben. Die erstere, in 40-proz. Alkohol unlösliche Fraktion, bezeichnen Bach und Chodat als „Oxygenase“ und sind geneigt, ganz allgemein die direkten Oxydasen (an sich guajakbläuenden Enzyme) als Gemische aus Oxygenasen und Peroxydasen aufzufassen. Ein sehr geeignetes Material, um oxygenasefreie Peroxydasen zu erhalten, fanden Bach und Chodat in Kürbisfrüchten und Meerrettigwurzeln. Namentlich aus den letzteren konnten sie durch Extraktion mit 40-proz. Alkohol und Fällung mit absolutem Alkohol ein verhältnismäßig reines Peroxydasepräparat gewinnen, welches etwa 6 Proz. Asche enthielt und aluminium- und manganhaltig war. Weder das Rohprodukt noch die reineren Präparate gaben Eiweißreaktionen. Eine Peroxydase aus *Cochlearia armoracea* fand Stoecklin (169) zwar N-haltig, doch gab sie keine Eiweißreaktionen. In der Asche fanden sich Phosphate des Ca und Mg, sowie Alkaliphosphate (K und Na). Durch längeres Erhitzen zum Sieden, werden die Peroxydasen zerstört. Sie aktivieren kleine Mengen von H_2O_2 stark, während sie durch größere Mengen vernichtet werden, ein Verhalten welches bereits Schoenbein bekannt war. Werden gleiche Mengen des zu oxydierenden Stoffes (Guajaktinktur, JK-Stärkekleister, Pyrogallollösung etc.) einmal mit einer abgemessenen Quantität Peroxydaselösung, in einer zweiten Probe mit H_2O_2 und endlich in einer dritten mit Peroxydase und H_2O_2 versetzt, so erfolgt letzterenfalls schon nach wenigen Sekunden eine mehr oder weniger deutliche Reaktion, während anderenfalls jede Wirkung ausbleibt oder doch nur sehr langsam eintritt.

In Abwesenheit von Peroxyden zeigen Peroxydasen keine Spur oxydierender Wirkung. Da, wie BACH und CHODAT fanden, auch das Oxydationsvermögen von direkten Oxydasen (Oxygenasen) durch Peroxydasen sehr erhöht wird, die ersteren also ähnlich wie H_2O_2 „aktiviert“ werden, so sind die genannten Forscher geneigt, anzunehmen, daß es sich auch bei den Oxygenasen um peroxydartige Verbindungen handelt, welche erst durch ein zweites Enzym aktiviert werden und nun O an oxydable Substanzen abgeben. Uebrigens haben auch KASTLE und LOEWENHARDT (97) die oxydierenden Enzyme als organische Peroxyde aufgefaßt, welche durch Aufnahme des molekularen O entstehen. Sie fanden, daß organische Peroxyde, wie Benzoyl-, Phthalyl- und Succinylperoxyd oder unorganische, wie Blei, Manganperoxyd, dieselbe auf Oxydation beruhende Blaufärbung der Guajaktinktur hervorriefen, wie die pflanzlichen Gewebe und deren wässerige Extrakte.

Was endlich die dritte Gruppe der bisher gewöhnlich zu den Oxydasen gerechneten Substanzen, die H_2O_2 katalysierenden „Katalasen“, betrifft, welche Guajaktinktur weder an und für sich, noch auch in Gegenwart von H_2O_2 zu bläuen (oxydieren) vermögen, so sind sie überhaupt nicht als „oxydierende“ Enzyme anzusprechen. Sie zerzetzen H_2O_2 unter Bildung von molekularem Sauerstoff (SHAFFER, 165) und sind eher geeignet, die oxydierende Wirkung von H_2O_2 herabzusetzen als sie zu erhöhen. Die Zellen haben, wie sich ABDERHALDEN (1) ausdrückt, in ihnen ein Mittel, „um die Lebhaftigkeit der Oxydationsprozesse herabzusetzen und diese zu regulieren“.

Daß die Eigenschaft, H_2O_2 zu zersetzen, übrigens tatsächlich einem besonderen Enzym zuzuschreiben ist, kann nicht dadurch widerlegt werden, daß auch Fibrin und Blutkörperchen, sowie kolloidale Metalle die gleiche Fähigkeit besitzen, denn im Blute ist eben „Katalase“ (Hämase) vorhanden und die Metallsole BREDIGS sind ja gerade als „anorganische Fermente“ für die Erkenntnis der Wirkungsweise organischer Enzyme von der allergrößten Bedeutung. Durch die Untersuchungen von JACOBSON (92) und SENTER (164) wissen wir, daß sich auf verschiedene Weise eine Trennung der Katalase von anderen gleichzeitig in Extrakten vorhandenen Enzymen (Oxydasen) ermöglichen läßt.

Wir sind zurzeit über die Eigenschaften der „Katalasen“ wesentlich besser unterrichtet, als über jene der eigentlichen Oxydasen, und sind hier namentlich die Arbeiten von SENTER über Blutkatalase und von ISSAJEW (91) über die Katalase der Hefezellen zu erwähnen. Es sei noch bemerkt, daß sich die Wirkung der Katalasen nicht nur auf H_2O_2 beschränkt, sondern anscheinend auch auf andere Stoffe mit locker gebundenem O erstreckt.

4. Lakkase.

Zu den etwas eingehender untersuchten pflanzlichen Oxydasen gehört auch die sogenannte „Lakkase“, eine als oxydierendes Enzym geltende Substanz, welche bei der Bildung des japanischen schwarzen Lackes aus dem rohen Saft des Lackbaumes (*Rhus vernicifera*) beteiligt ist und zuerst von YOSHIDA (184) nachgewiesen wurde.

Der Rohsaft wird durch Schnitte in den Stamm mehrerer *Rhus*-Arten erhalten. Er sieht weißrahmig aus und riecht schwach nach Buttersäure. Bei Luftzutritt wechselt er rasch die Farbe, wird braun und schließlich schwarz. Auf Grund seiner

Versuche kam Yoshida zu dem Schluß, daß der Saft neben Gummi eine besondere Säure, die er Urushisäure nannte, sowie ein Enzym enthält, welches durch Oxydation jener Säure den Lack bildet. Der Name „Lakkase" wurde demselben erst mehr als 10 Jahre später von Bertrand (12—15) beigelegt, dem wir wichtige Aufschlüsse über Natur und Verbreitung dieses Enzymes verdanken. Die Urushisäure Yoshidas nannte er Lakkol. Es handelt sich dabei um ein harzähnliches, leicht oxydables Phenol, welches im natürlichen gummihaltigen Saft als Emulsion vorkommt und durch Lösen in Alkohol rein dargestellt werden kann. Behandelt man den Saft mit großen Mengen Alkohol, so fällt die Gummisubstanz in Flocken aus, welche bei der Hydrolyse Galaktose und Arabinose liefern, und denen das Enzym anhaftet. Bertrand fand in einem Lakkasepräparat 86,77 Proz. Gummi (Araban und Galaktan), 0,41 Proz. N und 5,58 Proz. Asche. Durch kaltes Wasser läßt das Enzym sich extrahieren. Fügt man zu einer alkoholischen Lösung von Lakkol etwas Wasser, so entsteht eine weiße Emulsion, die sich längere Zeit unverändert hält; nimmt man jedoch an Stelle des Wassers eine Lösung von Lakkase, so wird die entstehende Emulsion sofort braun und schwarz, besonders bei Luftzutritt. Eine gekochte Lakkaselösung bewirkt eine derartige Veränderung nicht.

Das in Rede stehende „Enzym" wirkt spezifisch oxydierend auf mehrwertige Phenole (besonders auch auf Hydrochinon und Pyrogallol), während die einfachen Monophenole unverändert bleiben.

Ebenso bleiben die Metaphenole, wie Phloroglucin und Metamidophenol, unverändert, während die Paraphenole, besonders Hydrochinon, leicht angegriffen werden. Hydrochinon ist oft zum qualitativen Nachweis von Oxydasen verwendet worden. Seine Ueberführung in Chinon darf als typisch für die Oydationen der zahlreichen Phenole in den Pflanzensäften angesehen werden. „Wird Hydrochinon der Wirkung der Lakkase unterworfen, so wird seine Lösung rasch rosenrot, und nach kurzer Zeit scheiden sich kristallinische Schuppen von grünem, metallischem Glanze aus, deren Menge rasch zunimmt. Wird diese Reaktion in einem verschlossenen Rohre ausgeführt, so wird der vorhandene O fast ganz absorbiert. Durch Schütteln mit Aether läßt sich dann aus der Flüssigkeit das Oxydationsprodukt Chinon gewinnen:

$$2\ C_6H_4\left\langle\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix}\right. + O_2 = 2\ H_2O + 2\ C_6H_4\left\langle\begin{matrix}O\\|\\O\end{matrix}\right.$$

Die erwähnten kristallinischen Schuppen sind eine Additionsverbindung von Chinon und Hydrochinon, sogen. Chinhydron. Pyrogallol wird unter CO_2-Abspaltung zu Purpurogallin oxydiert, welches sich als Pulver abscheidet.

Lakkase bläut Guajaktinktur, wie die früher besprochenen Oxydasen, dagegen gibt sie nicht die Indophenolreaktion. Nach den Untersuchungen von Bertrand scheint die Lakkase eine im Pflanzenreich sehr weit verbreitete Oxydase zu sein, er fand sie in Rüben, Kartoffeln, in den Knollen von *Dahlia* und in gewissen Rhizomen, ferner in Aepfeln, Birnen, Quitten und Kastanien, in den vegetativen Teilen der Luzerne, des Klees, des Lolchs und des Spargels, sowie in den Blüten von *Gardenia*. Sie kann aus diesen Pflanzenteilen durch Extraktion mit Wasser und Fällen mit Alkohol gewonnen werden (Green-Windisch, 76). Bertrand und Bourquelot (30—34) stellten fest, daß die früher besprochenen, Guajaktinktur, wie auch die natürlichen Chromogene färbenden Pilzoxydasen in ihrem ganzen Verhalten der Lakkase entsprechen. Besonders leicht ließ sich das Enzym aus *Russula foetens* gewinnen. Die Reaktionen des Preßsaftes sowie des mit Chloroformwasser hergestellten Extraktes mit anderen Substanzen außer der Guajaktinktur, ließen keinen Zweifel darüber, daß es sich um das gleiche oder wenigstens ein ganz ähnliches Enzym handelt, wie im Safte des Lackbaumes.

Diese „Pilzlakkase" oxydiert Anilin, o- und p-Toluidin, o-, m- und p-Kresol, Hydrochinon, Pyrogallol, Resorcin, Guajakol, Eugenol und das in H_2O unlösliche o-, m- und p-Xylenol; α-Naphtol gibt Violettfärbung, β-Naphtol dagegen keine Färbung. Ein ähnliches Enzym scheint auch Hefe zu erzeugen (ISSAJEW, 91).

Von großem Interesse sind die von BERTRAND (17) aufgedeckten Beziehungen gewisser Aschenbestandteile der Oxydasen zu ihren Wirkungen. Er fand die Asche der Lakkase stets auffallend reich an Mangan (2,5 Proz.) und schrieb diesem Bestandteil einen gewissen Anteil an der Wirkung des Enzymes zu.

In der Tat weiß man namentlich durch die Untersuchungen von LOTHAR MEYER, daß Mangansalze ($MnSO_4$, $MnCl_2$) sehr wirksame O-Ueberträger sind, auch von Eisen-, Cu- und Cobaltsalzen, in minderem Grade von Nickel-, Zink-, Cadmium- und Magnesiumsalzen gilt das gleiche. TRILLAT (175) zeigte, daß kleine Mengen von Mangansalzen in eiweißhaltigen Lösungen bei schwach alkalischer Reaktion aromatische Stoffe zu oxydieren vermögen. Eine Oxydase aus *Schinus molle* („Schinoxydase") soll nach SARTHON eisenhaltig sein und, er ist der Meinung, daß vielleicht auch noch Ca-haltige Oxydasen existieren. Nach GRÜSS (83) lassen sich mit Kupferoxydul Wirkungen erzielen, welche gleichzeitig denen einer Katalase, Oxydase und Peroxydase entsprechen. CZAPEK erinnert an die Beobachtungen von LIVACHE (107), daß kleine Mengen von Mangan das Eintrocknen (d. h. die Oxydation) von Leinöl intensiv beschleunigen. BERTRAND ist der Meinung, daß die Wirksamkeit eines Lakkasepräparates dem Gehalte desselben an Mangan proportional sei. Als besonders geeignet zur Prüfung dieses Einflusses fand er die an sich manganarme Lakkase aus Luzerne. Durch Fällen des Preßsaftes mit Alkohol, Auflösen des Niederschlages in Wasser und abermaliges Fällen gewann er ein enzymhaltiges Präparat, welches nur Spuren von Mangan enthielt. Zu 50 ccm einer 2-proz. Hydrochinonlösung wurde dann 0,1 g des getrockneten Niederschlages hinzugefügt. Es trat innerhalb von 24 Stunden nur eine rötliche Färbung auf. Weitere 50 ccm der Hydrochinonlösung wurden mit 0,1 g Lakkase und 0,001 Mn in Form von $MnSO_4$ versetzt: in weniger als 2 Stunden schieden sich Kristalle des Chinhydrons aus.

Auf alle Fälle spielt, wie man sieht, das Metall bei dieser Enzymwirkung eine wichtige Rolle, wie man sich diese auch immer im einzelnen denken mag. BERTRAND gelangte zu der Auffassung, daß die Oxydase eine dissoziierbare Verbindung von Mangan mit einem eiweißartigen Stoffe darstellt, wobei das Metall als O-Ueberträger fungiert, während der Eiweißstoff der Oxydase ihre anderweitigen Charaktere bedingt. „Man müßte sich vorstellen, daß Mn als Manganoxydul vorhanden ist, welches das eine O-Atom des Sauerstoffes der Gewebe unter Bildung von Mangandioxyd bindet, während das andere auf den oxydablen Körper übertragen wird. Das entstandene Mangandioxyd könnte dann unter O-Entwicklung und Bildung von Manganoxydul zerfallen, und zwar würde die O-Abspaltung dem eigentlichen Ferment, der Oxydase, an welche das Mn-Salz gebunden ist, zukommen" (ABDERHALDEN, 1). Man wird den rein spekulativen Charakter dieser „Theorie" ohne weiteres einräumen dürfen, ohne jedoch so weit zu gehen, wie RUFF, welcher geneigt ist, der Lakkase den Enzymcharakter überhaupt abzusprechen und „ihre Fermentwirkung auf die längst bekannte katalytische Wirkung der in ihr vorhandenen Mangansalze zurückzuführen". Es spricht dagegen nicht nur die rasche Vergänglichkeit der Wirkung mancher Oxydasen, sondern es wird die Bedeutung der Mangansalze, auch im Sinne der BERTRANDschen Auffassung, sehr wesentlich eingeschränkt durch gewisse Befunde von BACH und CHODAT, welche zeigten, daß auch die reinsten Präparate von „Peroxydasen" stark manganhaltig waren

(0,2—0,6 Proz.), und dennoch in Abwesenheit von H_2O_2 keinerlei oxydierende Wirkung ausübten. Andererseits soll nach de Stoecklin (169) der Peroxydase aus *Cochlearia armoracea* Mangan vollkommen fehlen. Er fand das betreffende Enzym sehr empfindlich gegen Wärme, sowie auch gegen O-haltiges Wasser. Die Bedeutung des Mangans, wie auch der anderen oben genannten Metalle für die Oxydasenwirkung dürfte man wohl mit Czapek (50) am ehesten darin zu erblicken haben, „daß sie im Sinne Bredigs als ‚Zymoexcitatoren' fungieren und ähnlich, wie schwach saure oder alkalische Reaktion die Wirkung anderer Enzyme stark befördert, auch auf die Wirkung von oxydierenden Enzymen einen mehr oder weniger starken Einfluß nehmen". Man erinnert sich dabei auch an die früher besprochene, so auffallend fördernde Wirkung, welche kleine Mengen von Salzen einiger Schwermetalle (darunter auch Mangan) auf das Wachstum von Schimmel- und Hefepilzen ausüben, die wohl auch als eine Art Reizung aufzufassen ist und vielleicht mit einer Beschleunigung von Enzymwirkungen im Zusammenhang steht.

Neuerdings haben wieder Ehler und Bolin (55) die Enzymnatur der „Lakkase" (speziell der Luzernenlakkase) in Zweifel gezogen, indem sie zeigen konnten, daß ein nach Bertrands Vorschrift hergestelltes Präparat aus *Medicago sativa* auch nach Aufkochen der Lösung noch in gleicher Weise auf Hydrochinon oxydierend wirkte, wie vorher, vorausgesetzt, daß ein Mangansalz (Acetat) vorhanden war. Der auffallend hohe Aschengehalt der Lakkasepräparate brachte die genannten Autoren auf die Vermutung, daß man es in der (*Medicago*-)Lakkase „mit organischen Salzen zu tun hat, welche neben dem Mangan die wesentliche Rolle bei der Oxydation des Hydrochinons spielen". In der Tat zeigte sich in der Folge, daß die von Bertrand dargestellte *Medicago*-Lakkase ein Gemisch von Calciumsalzen ein-, zwei- und dreibasischer Oxysäuren ist, von denen besonders Zitronensäure, Aepfelsäure und Mesoxalsäure nachgewiesen wurden. Die Gegenwart von viel Glykolsäure wurde sehr wahrscheinlich gemacht. Während so für die *Medicago*-Lakkase eigentlich kein Grund vorliegt, sie als „Enzym" zu bezeichnen, ist nach Ehler und Bolin die *Rhus*-Lakkase durchaus verschieden hiervon, und „kann die Oxydationskatalyse durch dieselbe keineswegs auf die gleichzeitige Gegenwart von Mangan und Hydroxylionen zurückgeführt werden. Die in dieser Richtung geäußerten Vermutungen können als endgültig erledigt betrachtet werden, und Bertrands Angaben über diese Oxydase bestätigen sich durchaus."

5. Tyrosinase.

Während die Lakkase und die ihr nächstverwandten guajakbläuenden pflanzlichen Oxydasen anscheined nur gewisse, sehr leicht oxydable, der aromatischen Reihe angehörige Körper anzugreifen vermögen, haben wir es in der „Tyrosinase" mit einem auch im Tierreich weitverbreiteten Enzym zu tun, welches, wie schon der Name zeigt, gewisse schwerer oxydierbare Eiweißspaltungsprodukte (Tyrosin) zu oxydieren imstande ist. Neben Pilzen, deren Schnittfläche sich an der Luft rasch bläut, gibt es auch solche, welche, angeschnitten oder zerquetscht, sich schwarz färben (*Russula nigricans*). Die Aehnlichkeit der Erscheinungen mit den bei *Boletus*, *Lactarius* etc. beobachteten deutet schon darauf hin, daß auch die Ursache der Verfärbung wohl eine ähnliche sein dürfte. In der Tat haben Bourquelot und Bertrand (30—34) den enzymatischen Charakter der Farbenänderung auch hier sichergestellt.

„Die die Schwarzfärbung veranlassende Substanz (das Chromogen) ist in Alkohol so gut wie unlöslich; nach dem Kochen des Pilzes mit Alkohol kann sie durch darauffolgende Behandlung mit kochendem Wasser aus dem Rückstand ausgezogen werden. Wird ein solcher Auszug mit einem frischen Wasserauszug des Pilzes behandelt, oder gibt man ein Stück des Pilzgewebes hinzu, so wird die Flüssigkeit rot und nach einiger Zeit schwarz. Wird das Chromogen aus dem Pilz mit heißem Wasser ausgezogen, rasch ausgepreßt, der Preßsaft filtriert und auf eine kleine Menge eingedampft, so scheiden sich farblose, nadelförmige Kristalle aus, die gewöhnlich in Kugelgebilden angeordnet sind. Sie sind in Alkohol unlöslich, schwer löslich in kaltem, leicht löslich in heißem Wasser und wurden von BERTRAND mit dem Tyrosin identifiziert" (GREEN-WINDISCH, 76). Fügt man etwas Kaltwasserauszug aus *Russula nigricans* zu einer Lösung von Tyrosin, so wird das Gemisch erst rot, dann tintenschwarz, schließlich scheidet sich ein amorpher schwarzer Niederschlag aus.

Führt man diesen Versuch in einem Glasgefäß aus, ohne umzurühren, so tritt die Färbung zumeist an der Oberfläche der Flüssigkeit auf. Bei Luftabschluß findet kein Farbenumschlag statt, ebenso nicht, wenn der Pilzauszug vor der Zugabe zur Tyrosinlösung aufgekocht wurde. In einem geschlossenen Gefäß bei Gegenwart von Luft kann die Absorption des O gleichzeitig mit dem Schwarzwerden der Lösung gemessen werden. BOURQUELOT hat in vielen Pilzen Tyrosinase nachgewiesen, unter anderen in *Boletus*, *Russula*, *Lactarius*, *Paxillus*, *Coprinus*, *Psalliota*, *Hebeloma*, *Pholiota*, *Collybia*, *Clitocybe*, *Tricholoma* und *Amanita*. In allen diesen ist sie mit Lakkase vergesellschaftet. BERTRAND ist es gelungen, beide Enzyme voneinander zu sondern, indem er *Russula delica* zerrieb, mit Chloroformwasser extrahierte und mit 95-proz. Alkohol fällte. Das Filtrat wirkte kräftig auf Pyrogallol und Hydrochinon, nicht aber auf Tyrosin. Es enthielt daher nur Lakkase. Im Niederschlag ließ sich dann die Tyrosinase nachweisen.

Bei Bakterien scheint diese Oxydase ziemlich verbreitet vorzukommen. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß bei der Zucht vieler Bakterien auf Nähragar eine braune Verfärbung auftritt, die in der Folge mitunter sehr dunkel wird. In zahlreichen Fällen dürfte dieselbe auf eine Oxydation des bei der Eiweißspaltung gebildeten Tyrosins zurückzuführen sein. GESSARD (73) berichtet über eine Tyrosinase, die aber von den Zellen nicht getrennt werden konnte. Weitere Befunde teilt LEHMANN (104) mit. In einzelnen Fällen bräunten Bakterien das Kultursubstrat nach Zusatz von Tyrosin. Eine Bräunung des Nährbodens tritt aber ohne einen solchen Zusatz besonders bei der Zucht von *Bac. fluorescens non liquefac.* auf peptonhaltigen und zuckerfreien Nährmedien auf. In diesem Falle nimmt LEHMANN eine Spaltung von Peptonen in Tyrosin an, das dann durch eine Tyrosinase oxydiert wird. Ein Zusatz von Tyrosin bewirkt aber auch in zuckerhaltigen Substraten eine braune Färbung.

Auch in Extrakten (mit Chloroformwasser, Glyzerin, verdünnten Säuren) aus Plasmodien von *Aethalium* (*Fuligo varians*) konnte SCHROEDER (163) das Vorhandensein von Tyrosinase nachweisen, doch lieferte immer nur das unfiltrierte Extraktionsgemisch eine deutliche Reaktion: „Das zerriebene Material wurde mit Chloroformwasser übergossen und 12—36 Stunden sich selbst überlassen. Es bildeten sich dann jeweils folgende 3 Schichten:

1) An der Oberfläche hing eine größere oder geringere Anzahl ziemlich grober Partikel.

2) Darunter folgte eine Zone, die durch Suspension kleiner Teilchen getrübt erschien.

3) Die Hauptmasse des zerkleinerten Materials sank als Sediment zu Boden.

Alle 3 Schichten schwärzten Tyrosinlösung, nicht aber ihr klares Filtrat. Es haftet daher das Enzym offenbar an den feinsten Teilchen. Auch bei höheren

Pflanzen ist Tyrosinase gefunden worden, namentlich in den Knollen von *Dahlia* und in roten Rüben. Aus Rübensaft (Zuckerrüben) erhielt GONNERMANN (75) ein sehr wirksames Tyrosinasepräparat, indem er denselben in 96-proz. Alkohol einlaufen ließ, den Niederschlag abpreßte und auf dem Wasserbad bei 33° C trocknete. Das Pulver wurde dann mit Glyzerin bei 30° mehrere Tage digeriert, der filtrierte Extrakt abermals mit Alkohol gefällt, getrocknet und pulverisiert. In Wasser verteilt, bewirkte dasselbe in einer Tyrosinlösung eine äußerst schnelle und intensive Dunkelfärbung. Daß diese durchaus an den O der Luft gebunden ist, zeigte GONNERMANN in der Weise, daß er eine Mischung von Tyrosin, Enzymlösung und ätherhaltigem Wasser in ein Reagenzglas brachte, die Luft dann evakuierte und dann die Röhre zuschmolz. Noch nach mehr als einem Jahr erwies sich die Mischung gänzlich unverändert und farblos, während bei Eintritt von Sauerstoff die Färbung alsbald eintrat.

Die Tyrosinase wird bei viel niedrigerer Temperatur zerstört, als die Lakkase, bei 50° C wird sie schon geschädigt und geht bei höherer Temperatur rasch zugrunde.

Auch durch Schütteln büßen tyrosinase-haltige Extrakte bald an Wirksamkeit ein (ABDERHALDEN), eine Eigentümlichkeit, die übrigens auch von anderen Enzymen bekannt ist. So fanden ABDERHALDEN und GUGGENHEIM, daß Hefepreßsaft, sowie auch Pankreassaft bei anhaltendem Schütteln sehr geschädigt werden.

Man kann aus einem Gemisch beider Oxydasen leicht Lakkase erhalten, wenn man auf 70° erhitzt. Es oxydiert dann die Lösung Hydrochinon, ist aber ohne Wirkung auf Tyrosin (GREEN-WINDISCH, 76).

Wie COUSIN und HÉRISSEY (49) gezeigt haben, vermag die Tyrosinase auch Thymol zu oxydieren. Beim Vermischen einer wässerigen Lösung von Thymol mit einem Glyzerin- oder Aetherextrakt von *Russula delica* oder *Lactarius controversus* entsteht an der Luft rasch eine Blaufärbung und es läßt sich als Oxydationsprodukt Dithymol nachweisen. Auch Guajakol, Phenol, Resorcin, Xylidin, Metatoluidin, Ortho-, Meta- und Para-Xylenol, Carvacrol, α- und β-Naphtol und alle Kresole werden durch Tyrosinase oxydiert, die demnach nicht als ein ausgesprochen spezifisches Enzym gelten kann. Wie man sieht, sind es zum Teil dieselben aromatischen Körper, welche auch von der Pilz-Lakkase angegriffen werden.

Die Natur des bei der Oxydation des Tyrosins entstehenden Körpers hat zuerst GONNERMANN (75) aufgeklärt. Es ergab sich, daß unter O-Aufnahme eine Spaltung in Homogentisinsäure (Hydrochinonessigsäure, früher als Alkapton bezeichnet) nebst CO_2 und NH_3 erfolgt:

$$\underset{\text{Tyrosin}}{C_6H_4{\cdot}OH{\cdot}CH_2{\cdot}CH{\cdot}NH_2{\cdot}COOH} + 4H + 5O = \underset{\text{Homogentisinsäure}}{C_6H_3(OH)_2{\cdot}CH_2{\cdot}COOH} + NH_3 + CO_2 + 2H_2O$$

eine Reaktion, die nach BERTEL zu den verbreitetsten Stoffwechselvorgängen gehört. Die Stoffe, welche dann bei schwach alkalischer Reaktion aus der Homogentisinsäure sehr rasch gebildet werden und ihrerseits die Dunkelfärbung verursachen, sind bis jetzt nicht näher bekannt.

Ganz neuerdings (1908) untersuchten ABDERHALDEN und GUGGENHEIM (2) die Einwirkung der Tyrosinase aus *Russula delica* auf l-Tyrosin bei Zusatz verschiedener anderer Aminosäuren (Glykokoll, d-Alanin, d-Valin, l-Leucin, d-Serin, dl-Isoserin, l-Phenylalanin, l-Asparaginsäure, d-Glut-

aminsäure), wobei sich bei hoher Konzentration der Lösungen eine Hemmung der Reaktion bemerkbar machte, während geringe Mengen ohne Einfluß blieben. Auch das in der Natur bis jetzt nicht beobachtete d-Tyrosin scheint von dem Enzym oxydiert zu werden, wiewohl viel später als l-Tyrosin, desgleichen d-Tryptophan. Dagegen werden Lösungen von Indol und Skatol nicht verfärbt, ebensowenig solche von l-, d- und dl-Phenylamin, so daß es scheint, daß die Tyrosinase nur dann angreift, wenn im Benzolkern schon mindestens eine OH-Gruppe vorhanden ist. Homogentisinsäure wurde deutlich angegriffen, wenn sie in konzentrierter Lösung verwendet wurde. Lösungen von tyrosinhaltigen Polypeptiden (Glycyl-l-tyrosin, d-Alanyl-glycyl- l-Tyrosin, l-Leucyl-glycyl-tyrosin, l-Leucyl-triglycyl-l-tyrosin, d-Alanyl-l-tyrosin und l-Leucyl-l-tyrosin u. a.) wurden sämtlich durch Tyrosinase gefärbt, wiewohl später als bei Anwendung von l-Tyrosin, auch war die Färbung eine andere. So wurde die Lösung von Glycyl-l-tyrosin prachtvoll grün, nachdem sich die zuerst rote Lösung vorher fast entfärbt hatte, diejenige von d-Alanyl-glycyl-l-tyrosin blieb dunkelrot. Die grüne Farbe im ersteren Falle erscheint nach einiger Zeit im durchfallenden Licht rot und im auffallenden grün und schließlich wird sie blau. Zusatz geringer Mengen von Aminosäuren beschleunigen den Eintritt der Färbung durch Tyrosinase sehr auffallend, während größere Mengen hemmend wirken. Durch l-Prolin wurde die Färbung in Karminrot umgewandelt.

Läßt man eine $^1/_{10}$ n-Lösung von Phenol mit 1 ccm Tyrosinaselösung stehen, so tritt nach einiger Zeit Braunfärbung ein, wird außerdem noch 1 ccm $^1/_{10}$ n-Glykokoll zugesetzt, so tritt Cochenillefärbung auf, die nach etwa 12 Stunden in Violett übergeht. Mit Prolin an Stelle von Glykokoll zeigt sich sofort intensive Violettfärbung. Ganz analoge Färbungen lassen sich nun auch durch Oxydation mit Kaliumbichromat an Stelle der Tyrosinase hervorrufen. In alkalischer Lösung sind die bei der Oxydation von Tyrosin oder tyrosinhaltigen Polypeptiden entstehenden Farben nicht beständig und gehen in Braun über. Durch Zusatz von Aminosäuren oder Mineralsäuren treten sie jedoch wieder hervor.

„Wenn wir alles zusammenfassen, was wir bis jetzt über die Art der bei der Tyrosinasewirkung auftretenden Farbstoffe wissen, so läßt sich mit ziemlicher Bestimmtheit sagen, daß die Art des Farbstoffes (vorläufig erkennbar an der Art der Färbung) abhängig ist von der Bindung, in der das Tyrosin vorhanden ist. Es färbt sich im freien Zustande anders, als wenn es mit anderen Aminosäuren verbunden oder in Form von Polypeptiden oder Anhydriden vorhanden ist. Es spricht alles dafür, daß die tyrosinhaltigen Polypeptide ohne vorherige Abspaltung von Tyrosin oxydiert werden. Endlich kann man mit ziemlich großer Bestimmtheit annehmen, daß die durch Aminosäurezusatz bewirkten Aenderungen in der Farbstoffbildung durch die Teilnahme der zugesetzten Aminosäuren am Aufbau des neugebildeten Farbstoffs bedingt sind. Die beobachteten Farbstoffe erinnern in mancher Hinsicht an die Farbstoffe der Gruppe der Indophenole, Oxazone und Oxazine" (ABDERHALDEN und GUGGENHEIM). Ihre Mannigfaltigkeit, die sicher viel größer ist, als sich bisher mit einem nur kleinen Versuchsmaterial feststellen ließ, legt die Vermutung nahe, daß manche Farbstoffe der Tiere und Pflanzen wohl in ähnlicher Weise entstehen.

6. Bedeutung der Oxydasen.

Die physiologische Bedeutung aller im vorstehenden besprochenen pflanzlichen Oxydasen, deren Wirkung sich, soweit dies bis jetzt untersucht wurde, anscheinend nur auf gewisse, leicht oxydable Körper der aromatischen Reihe erstreckt, ist noch völlig in Dunkel gehüllt und es wäre verfrüht, darüber irgendwelche Vermutungen zu äußern,

zumal es nicht an gewichtigen Stimmen fehlt, welche die Existenz solcher oxydierender Enzyme innerhalb der lebenden Zelle resp. im lebenden Protoplasma durchaus in Abrede stellen.

„Die lebende Zelle darf, wie PFEFFER (138) bemerkt, nicht nach den Reaktionen beurteilt werden, die mit dem Tode und in den ausgepreßten Säften eintreten. Denn so gut, wie die enzymatische Zerlegung der Glukoside, kommen mit solcher Mischung auch z. B. erst die Oxydationen zustande, durch welche u. a. die Säfte von *Monotropa, Faba* usw. sich dunkel färben. Diese postmortalen Oxydationen scheinen allgemein durch bestimmte Stoffe vermittelt zu werden, die man vorläufig als Oxydasen zusammenfaßt."

WOLFGANG OSTWALD (132, 133) hat demgegenüber mit Recht darauf hingewiesen, daß, „wenn derartige Schlußfolgerungen aus dem Verhalten „toter", von Organismen abstammender Systeme, nicht wenigstens zum Teil berechtigt, d. h. kausal erfolgreich wären, eine analytische Biochemie, welche doch in den meisten Fällen den Organismus zersetzen, ihn schädigen oder doch unter nicht normale Bedingungen bringen muß, ganz unmöglich oder zwecklos sein würde, was aber nach ihren bisherigen Erfolgen sicher nicht der Fall ist". Selbstverständlich sind solche Versuche mit Organextrakten nur Annäherungen an die wirklichen Verhältnisse, aber welche wichtigen Erkenntnisse wir ihnen verdanken, das hat wohl am deutlichsten BUCHNERS Entdeckung der „Zymase" im Hefepreßsaft gezeigt.

Zurzeit besteht ohne allen Zweifel eine große Neigung, die vitalen Oxydationsprozesse, deren Material Kohlehydrate und Fette resp. die nächsten Spaltungsprodukte dieser wichtigsten organischen Nährstoffe darstellen, als durch oxydierende Enzyme vermittelt anzusehen. Die Schwierigkeiten, welche einer solchen Auffassung entgegenstehen, sind aber auch heute noch sehr groß und von einem wirklichen chemischen Verständnis der vitalen Oxydation sind wir fast noch ebensoweit entfernt, wie zu jener Zeit, wo TRAUBE (173) und HOPPE-SEYLER (88) ihre Oxydationstheorien entwickelten.

Während der erstere die Ansicht vertrat, daß die Oxydation in den lebenden Zellen durch Bildung kleiner Mengen von H_2O_2 eingeleitet werde, schrieb HOPPE-SEYLER diese Wirkung dem H in statu nascendi zu und zeigte, daß derselbe dadurch, daß er den molekularen O aktiviert, die kräftigsten Oxydationen vermittelt. Bringt man ein mit H beladenes Palladiumblech in ein Becherglas mit Wasser, welches einige Tropfen JK-Stärke enthält, so tritt schon nach einigen Minuten eine Blaufärbung durch Bildung von Jodstärke ein und nach $^1/_2$—1 Stunde ist die Flüssigkeit intensiv blau gefärbt. Er konnte durch Palladium-H auch die Oxydation von Benzol zu Phenol, sowie des Toluols zu Benzoësäure vermitteln. Beim Ueberleiten von Luft über Palladium-H wurde ferner aus dem N der Luft salpetrige Säure gebildet (HOPPE-SEYLER).

Gegen die Theorie von TRAUBE wurde vor allem und mit Recht eingewendet, daß es bis jetzt nicht gelungen ist, H_2O_2 in lebenden Zellen nachzuweisen. Würde dasselbe hier, wenn auch nur in Spuren, entwickelt, so müßte sich dies, wie PFEFFER (138) zeigte, in manchen Fällen durch Farbenreaktionen, Entfärbung oder Färbung des Zellsaftes sofort verraten. Durch Zellwände, welche Wasser leicht passieren lassen, dringt auch H_2O_2 selbst aus sehr verdünnten Lösungen schnell bis in den Zellsaft lebender Zellen und ist dort in kleinen Mengen ohne Schädigung im Protoplasmakörper existenzfähig. Es bewirkt in manchen Pflanzen durch Oxydation Färbungen oder Entfärbungen im Zellsaft. Als geeignete Objekte sind insbesondere die Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*, Wurzel und Stengel von Keimpflanzen der Bohne sowie die violetten Staubfadenhaare von *Tradescantia* zu nennen. Durch Zusatz von H_2O_2 in Lösungen von 0,01—5 Proz. tritt in den beiden ersten Fällen

rasch eine rotbraune Färbung des ursprünglich farblosen Zellsaftes ein, wobei die Plasmakörper nicht erheblich geschädigt werden, wie sich aus der Fortdauer der Plasmaströmung bei *Trianea* sofort ergibt. Die Entfärbung des violetten Zellsaftes von *Tradescantia* ist nicht minder geeignet, als Reagens auf H_2O_2 zu dienen. Eine Substanz, welche das Plasma selbst färbt und in demselben durch H_2O_2 entfärbt wird, ist in dem Cyanin gegeben, welches schon von SCHOENBEIN (158, 159) als eines der empfindlichsten Reagentien für H_2O_2 und Ozon empfohlen wurde. Wurzelhaare von *Trianea*, deren Protoplasma nach kurzem Einlegen (3—15 Min.) in mäßig gefärbte Cyaninlösung schön himmelblau gefärbt sind, ändern diese Färbung im Dunkeln auch nach vielen Stunden nur wenig. Durch die oxydierende Wirkung des H_2O_2 wird aber schnell eine gänzliche Entfärbung des Plasmas herbeigeführt. Es läßt sich hieraus auf das Fehlen von H_2O_2 und ebenso von anderem wirksamen aktivierten O in dem normal lebenstätigen und atmenden Protoplasma schließen. Denn, würden auch in jedem Augenblick nur sehr kleine Mengen von aktiviertem O entstehen, so müßten diese doch die ungemein geringe Quantität des gespeicherten Cyanins sofort entfärben.

PFEFFER kommt auf Grund aller seiner Versuche zu dem Schlusse, daß nicht nur kein H_2O_2 in den lebenden Zellen gebildet wird, sondern „daß überhaupt in denselben in keiner Weise gleich starke oder noch stärkere Oxydationswirkungen gegen die genannten Indikatoren zustande kommen. Denn diese würden jedwelche genügend energische Oxydationswirkung anzeigen, gleichviel ob diese durch H_2O_2, Ozon, nascierenden H, durch irgendeine O-Verbindung oder einen O-Ueberträger oder sonst in irgendwelcher Weise ausgeübt würde.“ „Da die natürlich vorkommenden Indikatoren in Zellsaft gelöst sind und das eingeführte Cyanin das ganze Protoplasma durchtränkt, so würde auch eine lokalisierte entsprechende Oxydierung angezeigt werden und es ist also auch bewiesen, daß eine solche weder an einzelnen Partien des Plasmas, noch an der Grenze von Protoplasma und Zellsaft stattfindet.“

Es scheint demnach durch die Untersuchung von PFEFFER nicht nur die Annahme von TRAUBE, sondern ingleichen auch die Theorie von HOPPE-SEYLER widerlegt, zu deren Stütze auch die Entstehung von H bei manchen Gärungen und in der intramolekularen Atmung einzelner Pflanzen als beweisendes Argument herangezogen wurde. Da es als erwiesen gelten kann, daß so leicht oxydable Stoffe, wie gewisse im Zellsaft natürlich vorkommende oder künstlich eingeführte Chromogene sowie das im Protoplasma selbst gespeicherte Cyanin der Oxydation innerhalb der lebenden Zelle nicht anheimfallen, obgleich inaktiver O im Ueberschuß vorhanden ist, dagegen sehr leicht und rasch durch H_2O_2 angegriffen werden, so hält PFEFFER überhaupt jede Theorie, welche aktivierten O, gleichviel in welcher Weise, als Ursache der physiologischen Verbrennung in der Zelle fordert, für ausgeschlossen. Denn solchem aktivierten O müßten notwendig die leichter oxydablen Stoffe zunächst anheimfallen und da solche Stoffe, welche das im Protoplasma dem aktiviertem O so leicht zugängliche Cyanin schützen könnten, nachweislich nicht vorhanden sind, so ist die Nichtentfärbung dieses Reagens für PFEFFER ein völlig sicheres Argument nicht nur für das Fehlen von H_2O_2, sondern auch von aktivierten O innerhalb der lebenden Zellen.

Die Untersuchungen von PFEFFER, deren wesentlichste Resultate im vorstehenden in aller Kürze mitgeteilt wurden, haben, wie mir scheint, in den Kreisen der Tierphysiologen weniger Berücksichtigung gefunden, als sie verdienen. Aber auch in den zahlreichen neueren Arbeiten über pflanzliche Oxydasenwirkungen vermißt man sehr den Nachweis derselben innerhalb lebender Zellen und Gewebe. Fast immer handelt es sich um Reaktionen an Schnittflächen oder mit aus-

gepreßten Säften und Extrakten. Zwar haben Bach und Chodat versucht, Peroxydbildung und Aktivierung des O auch in lebenden Zellen nachzuweisen, indem sie Dünnschnitte der peripheren Zellschichten junger oxydasereicher Kartoffelknollen zunächst mit Wasser oder physiologischer Salzlösung wuschen, um den Saft der angeschnittenen Zellen zu entfernen, und dann unter dem Mikroskop mit reiner JK-Lösung behandelten; nach einiger Zeit nahmen dann die im Innern der Zellen befindlichen Stärkekörner die für Jodstärke charakteristische blaue Farbe an. Die Reaktion konnte noch wesentlich verstärkt werden durch Zusatz von Mangansulfatlösung ($2^1/_2$-proz. JK-Lösung und $2^1/_2$-proz. $MgSO_4$-Lösung in gleichen Teilen). Dessenungeachtet muß man, wie ich glaube, an dem von Pfeffer in aller Schärfe gelieferten Nachweis festhalten, daß aktiver (atomistischer) O im lebenden Plasma pflanzlicher atmender Zellen zu keiner Zeit enthalten ist und daher auch nicht für die unzweifelhaft sich beständig vollziehenden Oxydationen verantwortlich gemacht werden kann, welchen organische Körper verfallen, die an und für sich erfahrungsgemäß vom molekularen O nicht angegriffen werden. Da wir es nun aber sicher nur mit diesem zu tun haben, so wird, wie Pfeffer in Uebereinstimmung mit Pflüger schon vor langer Zeit bemerkte, „der oxydierende Einfluß des molekularen O offenbar durch die im lebenden Organismus gebotenen Bedingungen verursacht und reguliert; in den im lebenden Organismus gebotenen Dispositionen, nicht in dem O liegt die primäre Ursache der Atmung. Dieses ergibt sich als logische Folgerung, welcher Art immerhin die den Eingriff des O veranlassenden Ursachen sein mögen, und ohne bestimmte Voraussetzungeu hinsichtlich dieser darf man wohl von den in dem lebenden Organismus entwickelten O-Affinitäten als den die Atmung veranlassenden und regulierenden Ursachen reden“ (Pfeffer). Durch diese „wird der neutrale O in den Stoffwechsel gerissen, ohne daß eine Aktivierung zu Hilfe genommen wird“. Ein Beweis dafür ist ja auch in dem Umstand gegeben, daß dem Protoplasma einer Zelle niemals eine allgemeine, auf alle überhaupt oxydablen Körper sich erstreckende Oxydationswirkung zukommt, sondern daß in dieser Beziehung spezifische Unterschiede bestehen. Man erinnere sich nur der Tatsache, daß von den Nitrobakterien die einen nur NH_3 zu Nitrit zu oxydieren vermögen, während die anderen dieses weiter zu HNO_3 oxydieren. Auch bleibt die Oxydation, selbst wenn es sich um relativ leicht oxydable Stoffe handelt, oft auf einer bestimmten Stufe stehen, während sie in anderen Fällen bis zur bei maximaler Oxydation erreichbaren Grenze fortschreitet.

Welche Bedeutung kommt nun unter diesen Umständen den oxydierenden Enzymen zu, von denen bei Pfeffer auch in der zweiten Auflage seiner Physiologie noch sehr wenig die Rede ist, deren Existenz aber wenigstens zugegeben wird? „Ferner gibt es auch Oxydationsfermente (Oxydasen), die postmortal oder vielleicht teilweise schon in der lebenden Zelle als O-übertragende Katalysatoren funktionieren.“ In der Tat dürfte in diesen Worten alles ausgedrückt sein, was sich zu jener Zeit mit einiger Sicherheit über die Mittel und Wege sagen ließ, durch welche die lebende Substanz die in ihr ablaufenden Oxydationen zustande bringt. Nur darf man sich derzeit wohl schon etwas bestimmter ausdrücken und an Stelle der Worte „oder vielleicht teilweise schon“ „„und auch““ setzen.

Pfeffer hat übrigens in seiner großen Arbeit selbst schon eine Möglichkeit angedeutet, nach welcher peroxydaseartige Stoffe auch mit Berücksichtigung ihrer Nichtnachweisbarkeit in lebenden Zellen sich an der Gewebeatmung beteiligen könnten, obschon er auch ihr skeptisch gegenübersteht. Diese Möglichkeit besteht darin, daß durch irgendwelche Stoffwechselbedingungen verhindert wird, daß sich Peroxyde in nachweisbarer Menge in der lebenden Zelle bilden, resp. darin, daß diese Peroxyde unter normalen Lebensbedingungen sofort wieder zerstört werden. W. Ostwald hält eine solche Auffassung, wonach ein Gleichgewichtszustand zwischen Bildung und Zerstörung peroxydähnlicher Stoffe bestehen würde, für sehr beachtenswert, um so mehr, als damit auch der Katalase eine wichtige und plausible Rolle zuerteilt würde, insofern als dieselbe die Aufgabe hätte, eine solche Speicherung zu verhindern.

Wie dem nun aber auch sein mag, jedenfalls sind O-übertragende Stoffe im Chemismus der lebenden Substanzen hervorragend beteiligt.

7. Anhang: Tierische Oxydasen.

Es ist hier wohl am Platze, zugleich das Wenige vorzubringen, was wir bis jetzt über das Vorkommen analog wirkender Enzyme, wie sie in Pflanzenextrakten gefunden wurden, bei Tieren wissen. Namentlich durch die Arbeiten einiger französischer Forscher ist das Vorkommen guajakbläuender enzymartiger Körper in den Säften und Geweben einer ganzen Anzahl niederer Tiere bekannt geworden; Portier (140) hat eine Zusammenstellung der betreffenden Tatsachen geliefert. Bei Cölenteraten erwies sich der Schleim an der Oberfläche von *Sagartia parasitica* sowie auch ein Chloroformwasserauszug des zerkleinerten Tieres deutlich wirksam, bei Anneliden und Crustaceen das Blut. Von Insekten untersuchte Portier eine Heuschrecke (*Ephippium vicium*) und verschiedene Käfer. Es ergab sich, daß einige Tropfen Guajaktinktur, in die Leibeshöhle eines frisch eröffneten Tieres gebracht, sich nicht bläuten, wohl aber dann, wenn die Luft vorher einige Zeit eingewirkt hatte. Sehr stark wirkten Extrakte aus den Kiemen von Muscheln, während solche aus anderen Teilen keine Oxydase zu enthalten schienen. Bei den untersuchten Gastropoden erwies sich der Mantel, das Blut und der Schleim wirksam. Bei Tunicaten (*Botrylloides* und *Ascidia fumigata*) hatte schon Giard eine starke Bläuung von Guajaktinktur durch das Mantelgewebe beobachtet.

In allen diesen Fällen tritt die Reaktion mit ganz frischen lebenden Geweben nicht ein, so daß es den Anschein gewinnt, als ob die wirksame Substanz erst durch das Absterben der Zellen und durch die damit verknüpften chemischen Umwandlungen entstünde. Portier führt einen Versuch mit *Patella* an, der diese „postmortale Entstehung" der Oxydasen sehr deutlich erkennen läßt. Löst man das Tier aus seiner Schale, so daß ein Teil des Mantels darin zurückbleibt, und fügt man sofort Guajaklösung zu, so erfolgt Bläuung erst nach 5—10 Minuten, später aber sofort. Portier vertritt die Ansicht, daß die Oxydase in den Leukocyten gebildet und bei dem Zerfall derselben frei wird.

Neuerdings hat W. Ostwald (132, 133) die weite Verbreitung guajakbläuender Substanzen bei Insekten und Crustaceen abermals festgestellt. Nachdem ich (23) bereits früher auf die stark guajak-

bläuende Eigenschaft des Darminhaltes der Larve von *Tenebrio molitor* aufmerksam gemacht hatte, konstatierte Ostwald die gleiche Eigenschaft auch bei Chloroformwasserextrakten des übrigen Körpers hungernder Mehlwürmer, ferner in den Extrakten aus den Därmen und Körpern vieler überwinternden Wasserinsekten und ihrer Larven, ferner in niederen Crustaceen und in den Extrakten verschiedener Raupen (speziell nach Belichtung derselben). Sehr bemerkenswert ist auch das Vorkommen einer „Guajakperoxydase" in den Geschlechtszellen der Amphibien. Ostwald hat außerdem das Verdienst, die noch weitere Verbreitung der H_2O_2 spaltenden „Katalase" in den Extrakten niederer Tiere nachgewiesen zu haben. Er fand „keinen niederen tierischen Organismus, welcher dieses Enzym nicht in seiner Leibesflüssigkeit oder in seinem Körperextrakt besessen hätte". Dabei enthält die erstere bei vielen Insekten so viel Katalase, daß oft wenige Tropfen genügen, um 5 ccm einer 3-proz. H_2O_2-Lösung so stark zu zersetzen, daß der sich entwickelnde Schaum geschlossen im Reagenzrohr aufsteigt und überfließt.

Guajakperoxydase und Katalase kommen nach dem Gesagten in der Regel zugleich vor, doch überwiegt in manchen Fällen das eine oder andere Enzym. Ostwald fand die frischen Extrakte aus jungen überwinterten Räupchen von *Porthesia chrysorrhoea* „ganz ungemein reich an Katalase, während eine Guajakreaktion erst nach längerem Stehen der Extrakte an der Luft und im Licht zu erzielen war". Ebenso sind die Auszüge von getrockneten Ameisen ziemlich reich an Katalase, weisen aber mit H_2O_2 und Guajak auch nach längerem Stehen keine deutliche Grün- oder Blaufärbung auf. Umgekehrt sind dagegen die Extrakte aus dem Darminhalt hungernder Mehlwürmer außerordentlich reich an Peroxydase, während sie auf der anderen Seite zwar immer noch H_2O_2 zersetzen, jedoch in Anbetracht ihrer Empfindlichkeit gegen die Guajakprobe nur in sehr geringem Maße resp. bei relativ hoher Konzentration. Im allgemeinen scheint die Verbreitung der Katalase allgemeiner zu sein als die der Peroxydase, wenn schon nicht zu vergessen ist, daß die Guajakreaktion im Vergleich zur H_2O_2-Zersetzung wahrscheinlich viel weniger empfindlich ist. Eine Trennung beider Fermente läßt sich nach Ostwald am besten durch Alkohol bewerkstelligen. Der meist nur langsam ausfallende, zentrifugierte Niederschlag enthält den größeren Teil der Katalase, während die überstehende alkoholische Lösung meist recht kräftige Guajakreaktion gibt.

Mit Rücksicht auf die noch immer umstrittene Frage, ob Oxydasen schon während des Lebens vorhanden sind oder sich erst nach dem Tode bilden, ist es von Wichtigkeit, daß der Darminhalt des Mehlwurmes, sowie die Hämolymphe von *Hydrophilus* und *Dytiscus* sofort die Guajakreaktion geben. „Bereitet man ca. 5 ccm einer wässerigen oder mit wenig H_2O_2 versetzten Guajaksuspension, sticht den Hinterleib eines mit Chloroform betäubten Käfers an und läßt bei vorsichtigem Drücken einen Tropfen Hämolymphe in das Reagenzrohr fallen, so findet häufig schon in der ersten Minute, regelmäßig aber innerhalb der ersten 5 Minuten eine deutliche Grün- bis Blaufärbung statt." Ostwald schließt daraus, „daß die Guajakperoxydase entweder im lebenden Tier schon vorhanden ist oder aber sich mit ungeheurer Geschwindigkeit bildet. Jedenfalls wäre eine derartige Bildungsgeschwindigkeit von ganz anderer Ordnung als die Verstärkung der

Guajakreaktion, die man, wie schon oft beobachtet wurde, dann erhält, wenn man tierische oder pflanzliche Extrakte längere Zeit unter Luftzutritt stehen läßt."

Sehr dunkel ist noch immer die Bedeutung der beiden genannten Enzyme. Wenn es auch kaum zweifelhaft sein kann, daß die physiologische Verbrennung ein fermentativer (katalytischer) Vorgang ist, so fehlt doch jede Berechtigung, gerade den guajakbläuenden Substanzen (Peroxydasen) dabei eine wesentliche Rolle zuzuschreiben, selbst wenn man deren Vorhandensein während des Lebens in den Geweben und Flüssigkeiten zugibt, denn gerade diejenigen Stoffe, auf deren Oxydation es im Tierkörper in erster Linie ankommt (Zucker, Fette), bleiben erfahrungsgemäß völlig unbeeinflußt. Gewiß wird man Ostwald zustimmen dürfen, wenn er es für ausgeschlossen hält, „daß die zwei untersuchten Fermente trotz ihrer, in charakteristischer und konstanter Weise variierenden Verbreitung überhaupt keine Rolle bei den tierischen Oxydationsprozessen spielen", aber es muß andererseits zugestanden werden, daß wir diese Rolle zurzeit nicht kennen. Das ständige Zusammenvorkommen der Peroxydase und Katalase scheint darauf hinzuweisen, daß für die durch sie etwa beschleunigten, noch unbekannten Reaktionen auch das Zusammenwirken beider Fermente erforderlich ist, und hat schon Santer die Möglichkeit hervorgehoben, daß die Rolle der Katalase darin bestehe, die unter der Mitwirkung von Peroxydasen gebildeten O-reichen Produkte zu zerstören, um dadurch dieselbe Reaktion, welche vielleicht, wie so manche Fermentreaktion, durch Anhäufung der Reaktionsprodukte verlangsamt oder zum Stillstand gebracht wird, zu beschleunigen oder wieder zu ermöglichen (Ostwald). Auch O. Loew (110—113) erblickt die physiologische Funktion der oxydierenden Enzyme nur in der Zerstörung schädlicher Nebenprodukte des Stoffwechsels durch partielle Oxydation und hat neuerdings (1909) die Ansicht geäußert, daß die Katalase dem Zwecke dient, H_2O_2, welches, wie er meint, bei der Oxydation organischer Substanzen innerhalb der lebenden Zellen entsteht, zu zerstören. In etwas anderer Weise stellen sich Engler und Herzog (60) den Vorgang vor. „Durch die Zerstörung von Peroxydasen werden Katalasen wohl zu Regulatoren der Oxydation im Organismus". Alle diese Betrachtungen aber, die sich mehr auf theoretische Ueberlegung als auf experimentell festgestellte Tatsachen stützen, können über die großen Schwierigkeiten nicht hinwegtäuschen, welche zurzeit noch dem Verständnis der Oxydationsprozesse in lebenden Zellen entgegenstehen.

Auf Grund von Beobachtungen über den Einfluß der Belichtung auf Extrakte, welche Katalase und Guajakperoxydase enthalten, sowie auch auf den Oxydasengehalt gewisser Insektenlarven, hat W. Ostwald Beziehungen der Lichtempfindlichkeit jener Enzyme zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus statuieren wollen. Er findet einen hohen Peroxydasengehalt und einen im Verhältnis hierzu kleinen Katalasengehalt charakteristisch für negativ phototrope Tiere (Mehlwurm). Umgekehrt wurde gefunden, daß ausgesprochen positiv heliotropische Tiere nur sehr geringe Mengen oder gar keine Peroxydase in ihren Extrakten nachweisen lassen, während diese letzteren ihrerseits wieder ungemein reich an Katalase sind (Räupchen von *Porthesia chrysorrhoea*).

Noch ein anderes oxydierendes Enzym kommt wie bei Pflanzen, so auch bei Tieren in großer Verbreitung vor, nämlich die Tyrosi-

nase, die ich (23) im Verein mit Guajakperoxydase zuerst im Darminhalt des Mehlwurmes fand. Bringt man die Mitteldärme von 3—4 hungernden Mehlwürmern in etwas Chloroformwasser, so erhält man eine leicht gelblich gefärbte Lösung, die in zwei Teile geteilt wird. Die eine Hälfte bleibt unverändert, zur anderen werden einige Tropfen Tyrosinlösung gebracht. Läßt man beide Proben im offenen Uhrschälchen über Nacht in einer feuchten Kammer stehen, so findet man die tyrosinhaltige Probe violett-schwarz gefärbt, während die andere Probe nur wenig gedunkelt erscheint. In der Folge fanden v. Fürth und Schneider (69), daß ein der Tyrosinase entsprechendes Enzym einen regelmäßigen Bestandteil der Hämolymphe der Insekten und auch anderer Arthropoden bildet und eine längst bekannte Erscheinung, nämlich die Schwärzung derselben an der Luft verursacht. Die Schnelligkeit, mit der sich diese Veränderung („Melanose") vollzieht, scheint sehr großen Schwankungen unterworfen zu sein. Krukenberg (101) beobachtete bei verschiedenen in gleicher Weise gefütterten Exemplaren von *Hydrophilus*, daß die Schwärzung der dem Körper entnommenen Hämolymphe bald innerhalb weniger Minuten, bald aber erst nach Stunden erfolgte. v. Fürth und Schneider untersuchten die grünliche Flüssigkeit, welche sich durch Anstechen und Ausdrücken der Puppen von *Deilephila elpenor* und *euphorbiae* gewinnen läßt und die beim Stehen bereits in wenigen Minuten von der Oberfläche her dunkelt. „Setzt man 2 Tropfen des frischen ‚Blutes' einerseits zu einigen Kubikzentimetern einer gesättigten Tyrosinlösung, andererseits zu Wasser, so bemerkt man nach kurzer Zeit an der Oberfläche der tyrosinhaltigen Lösung einen violetten Ring, und schließlich erscheint die ganze Flüssigkeit dunkelviolett gefärbt und infolge Abscheidung feiner Flöckchen getrübt. Die Parallelprobe enthält gleichfalls Flöckchen, doch erscheint sie kaum merklich dunkler als vorher." Der Vorgang wird durch einen Zusatz von 0,05 Proz. Na_2CO_3 in hohem Grade befördert, aber schon durch Erwärmen der Lösung auf 30° C verhindert. Durch fraktionierte Fällung mit $(NH_4)_2SO_4$ ließ sich die „Tyrosinase", die übrigens auch andere leicht oxydable aromatische Substanzen (Brenzkatechin, Hydrochinon, Suprarenin, Oxyphenyläthylamin) zu oxydieren vermag, von dem im Puppenblut selbst vorhandenen Chromogen (welches mit Tyrosin nicht identisch ist) und von den kristallinischen Bestandteilen trennen. Das schwarze Oxydationsprodukt des Tyrosins ist mit Rücksicht auf seine elementare Zusammensetzung, seine physikalischen Eigenschaften, sowie auch besonders durch die Fähigkeit, beim Schmelzen mit Aetzkali skatolartig riechende Substanzen zu liefern, als ein „Melanin" charakterisiert. v. Fürth und Schneider halten es nicht für unwahrscheinlich, daß Tyrosinasen „bei der physiologischen Bildung zur Melaningruppe gehöriger Pigmente im lebenden Organismus eine wesentliche Rolle spielen".

Zu gunsten dieser Annahme spricht vor allem auch der Umstand, daß sich im Tintenbeutel der Cephalopoden, einem Organ, dessen Hauptfunktion die Produktion solcher dunkler Pigmente bildet, ebenfalls Tyrosinase nachweisen ließ. Möglicherweise sind solche Enzymwirkungen auch bei der Bildung des dunklen Haut- (Haar-)Pigmentes der Säugetiere beteiligt. Durham (54) will mit Erfolg aus der Haut neugeborener Ratten und Kaninchen Tyrosinase extrahiert haben.

Es sind im Tierkörper, sowie bei Pilzen noch eine ganze Reihe von oxydierenden Substanzen (Oxydasen) bekannt geworden, deren Wirkung sich ähnlich wie die der Tyrosinase nur auf ganz bestimmte Stoffe erstreckt. Es sei hier an die Aldehydase Jakobys erinnert, sowie an das sogenannte glykolytische Enzym, die Purinoxydasen (Xanthoxydase, Guanase, Adenase), die Urikase, die Acidoxydasen, welche die Spaltung von Racemkörpern vermitteln sollen, u. a. Doch sind unsere Kenntnisse über alle diese Vorgänge noch so wenig entwickelt und ihre Beziehungen zu dem hier zu behandelnden Gegenstand so lockere, daß ich unter Hinweis auf die ausführliche Literaturzusammenstellung von Engler und Herzog (60) auf ein näheres Eingehen verzichten muß.

Die Berechtigung, die Oxydasen überhaupt in dem vorliegenden Bande mitzuberücksichtigen, ergibt sich, glaube ich, hinreichend aus dem Umstande, daß sie als „Kraftenzyme" nicht nur indirekt den Aufbau der lebenden Substanzen vermitteln, sondern wohl auch direkt an der intraplasmatischen Umformung der zu assimilierenden Substanzen beteiligt sind. Leider knüpfen, wie aus dem Vorstehenden sich ergibt, unsere Kenntnisse der oxydierenden Enzyme gerade an eine Gruppe derselben an, deren biologische Bedeutung noch fast ganz unbekannt ist, und wissen wir andererseits über das Zustandekommen der bei weitem wichtigsten energieliefernden Oxydationen im Tierkörper, der Verbrennung von Zucker und Fett zu CO_2 und H_2O, so gut wie nichts. Sehr wichtige neue Gesichtspunkte für ein dereinstiges Verständnis des chemischen Mechanismus tierischer Oxydationsprozesse haben neuerdings namentlich die Untersuchungen von F. Batelli und L. Stern geliefert.

Literatur.

Gärungen und Kraftenzyme (p. 79—151).

1. **Abderhalden, E.,** *Lehrb. d. physiol. Chemie, 2. Aufl., 1909, p. 585 ff., Wien, Urban und Schwarzenberg.*
2. — *und* **Guggenheim, M.,** *Versuche über die Wirkung der Tyrosinase aus Russula delica auf Tyrosin und tyrosinhaltige Polypeptide. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 54 (1908), p. 313, und Bd. 57 (1908).*
3. **Ackermann, D.,** *Ueber die Entstehung von Fäulnisbasen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 60 (1909), p. 482.*
4. **Adametz, E.,** *Saccharomyces lactis, eine neue Milchzucker vergärende Hefeart. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895), p. 116.*
5. **Bach, A.,** *und* **Chodat, R.,** *Ueber den gegenwärtigen Stand der Lehre von den pflanzlichen Oxydationsfermenten. Biochem. Ctbl., Bd. 1 (1903), p. 350.*
6. — *Du rôle des peroxydes dans les phénomènes d'oxydation lente. Compt. rend. Acad. Paris, T. 124 (1897), p. 951. — Zur Kenntnis der in Tyrosinase tätigen Peroxydase. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 41 (1908), p. 216 u. 221.*
7. — *und* **Tschernich, J.,** *Zur Reinigung der Peroxydase. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., T. 41 (1908), p. 2345.*
8. **Bau, E.,** *Chem. Ztg., Bd. 16 (1892).*
9. **v. Bayer, Ad.,** *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., 1870.*
10. **Beijerinck, W.,** *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 11 (1904), p. 593. — Anhäufungsversuche mit Ureumbakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 7 (1901), p. 33.*
11. **Belonowsky, G.,** *Ueber die Produkte des Bacterium coli in Symbiose mit Milchsäure-Bakterien. Biochem. Ztschr., Bd. 6 (1907), p. 251.*
12. **Bertrand, G.,** *Sur la laccase et sur le pouvoir oxydant de cette diastase. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 120, p. 266.*
13. — *Sur le latex de l'arbre à laque. Ibid., T. 118 (1892), p. 1215.*
14. — *Sur la recherche et la présence de la laccase dans les végétaux. Ibid., T. 121 (1895), p. 116.*
15. — *La laque et la laccase. Arch. d. Physiol., 1896, p. 23.*

16. **Bertrand, G.**, *Sur la présence simultanée de la laccase et de la tyrosinase dans le suc de quelques champignons. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 123 (1896), p. 463.*
17. — *Sur l'intervention du manganèse dans les oxydations provoquées par la laccase. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 124 (1897), p. 1032 u. 1055.*
18. — *Sur une nouvelle oxydase ou ferment soluble oxydant d'origine végétale. Ibid., T. 122 (1895), p. 1215.*
19. — *Action de la tyrosinase sur quelques corps voisins de la tyrosin., Ibid., T. 145 (1908), p. 1352.*
20. — *und* **Rosenblatt, M.**, *Tyrosinase et tyrosin racemique. Ibid., Sc. Paris, T. 146 (1908), p. 304.*
21. — *und* **Duchaček, Fr.**, *Ueber die Einwirkung des Bac. bulgaricus auf verschiedene Zuckerarten. Biochem. Ztschr., Bd. 20 (1909), p. 100.*
22. — *Biochemische Studie über die Bakterien der Sorbose. Ann. de Chim. et de Phys., (8), T. 3 (1904), p. 181.*
23. **Biedermann, W.**, *Beitrag zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Pflüg. Arch., Bd. 72 (1898), p. 105.*
24. **Bienstock, E.**, *Ueber die Bakterien der Faeces. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 7 (1894).*
25. **Borgnino, E.**, *Bull. de l'Assoc. belge de Chim., T. 29. (Geschichte des Tyrosins und der Tyrosinase.)*
26. **Bourquelot, E.**, *Remarques sur les ferments solubles sécrétés par l'Aspergillus niger et le Penicillium glaucum. Compt. rend. Soc. Biol., Paris, 1893, p. 653.*
27. — *Sur l'époque de l'apparition du trehalose dans les champignons. Journ. de Chim. et de Pharm., (6) T. 16 (1902), p. 578.*
28. — *Sur un ferment soluble nouveau dédoublant le trehalose en glucose. Compt. rend. Soc. Biol., 1893, p. 425.*
29. — *et* **Herissey**, *Sur la trehalose etc. Compt. rend. Soc. Biol., T. 57 (1904), p. 409.*
30. — *et* **Bertrand, G.**, *La laccase dans les champignons. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 121 (1895).*
31. — — *Sur la coloration des tissus et du suc de certains champignons etc. Journ. Chim. et Pharm., (6) T. 3 (1896).*
32. — — *Les ferments oxydants dans les champignons. Bull. de la Soc. mycolog. de France, T. 12 (1896), p. 18 et 27.*
33. — — *In Compt. rend. Soc. Biol., T. 48 (1896): a) Influence de la réaction du milieu sur l'activité du ferment oxydant des champignons, p. 825, b) Propriétés des solutions aqueuses chloroformés de ferment oxydant des champignons, p. 893. c) Emploi du guajacol comme réactif des ferments oxydants, p. 896.*
34. — — *Présence des ferments oxydants dans quelques substances médicamenteuses. Compt. rend. Soc. Biol., T. 49 (1897), p. 25.*
35. — — *Remarques sur les matières oxydants, que l'on peut rencontrer chez les êtres vivants. Ibid., p. 402.*
36. — — *Ferments oxydants. Ibid., T. 50 (1898), p. 381.*
37. **Buchner, E.**, *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 29 (1897), p. 117.*
38. — *und* **Antoni, W.**, *Existiert ein Coenzym für die Zymase? Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 46 (1905), p. 136.*
39. — *und* **Albert**, *und* **Rapp**, *Herstellung von Dauerhefe mittels Aceton. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 35 (1902), p. 2376.*
40. — *und* **Buchner, H.**, *und* **Hahn, M.**, *Die Zymasegärung, München, 1903.*
41. — *und* **Gaunt, R.**, *Ueber die Essigsäuregärung. Liebigs Ann., Bd. 349 (1906), p. 140.*
42. — *und* **Hoffmann, R.**, *Einige Versuche mit Hefepreßsaft. Biochem. Ztschr., Bd. 4 (1907), p. 215*
43. — *und* **Klatte, F.**, *Ueber das Ko-Enzym des Hefepreßsaftes. Biochem. Ztschr., Bd. 8 (1908), p. 520. — Eigenschaften des Hefepreßsaftes und die Zymasebildung. Ibid., Bd. 9 (1908).*
44. — *und* **Meisenheimer, J.**, *Enzyme der Spaltpilzgärung. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 36 (1903), p. 634.*
45. — — *Zwischenprodukte der Alkoholgärung. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 37 (1904), und Bd. 38 (1905).*
46. — — *Buttersäuregärung. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 41 (1908), p. 410.*
47. — *und* **Rapp, R.**, *Alkoholische Gärung ohne Hefezellen. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 34 (1901), p. 1523 und Bd. 32 (1899), p. 127.*
48. **Chodat, R.**, *Nouvelles recherches sur les ferments oxydants. Arch. de Sc. physiques et naturelles, Année 112, 4e période, T. 24 (1907).*
49. **Cousin H.**, *et* **Hérissey, H.**, *Oxydation du thymol par le ferment oxydant des champignons. Journ. Pharm. et Chim., (6) T. 26 (1907), p. 487.*

50. **Czapek, F.**, *Biochemie der Pflanzen, Bd. 1 und 2, Jena (G. Fischer) 1905.*
51. **Donath, C.**, *Ueber den invertierenden Bestandteil der Hefe. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 8 (1875), p. 204 u. 251.*
52. **Done-Henault, O.**, *Contribution à l'étude méthodique des oxydases. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 1907, p. 537; 1908, p. 105.*
53. **Duclaux**, *Traité de Microbiologie, T. 1—4. — Fermentation alcoolique du sucre de lait. Ann. Inst. Pasteur, T. 1 (1886), p. 573.*
54. **Durham, Florence**, *Ueber die Anwesenheit von Tyrosinasen in der Haut einiger Wirbeltiere. Proceed. Roy. Soc., Vol. 74 (1904), p. 614.*
55. **Ehler, H.**, *und* **Bolin, Ivar**, *Zur Kenntnis biologisch wichtiger Oxydasen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 57 (1908); Bd. 61, (1909).*
56. **Ehrlich, F.**, *Die chemischen Vorgänge bei der Hefegärung. Biochem. Ztschr., Bd. 2 (1907), p. 52. — Ueber eine Methode zur Spaltung racemischer Aminosäuren mittels Hefe. Biochem. Ztschr., Bd. 1 (1906) und Bd. 8 (1908), p. 438.*
57. **Ellinger, A.**, *Die Chemie der Eiweißfäulnis. Ergebn. d. Physiol., Bd. 6 (1907). (Daselbst die ganze Literatur gesammelt.)*
58. — *und* **Flammand, Cl.**, *Ueber die Konstitution der Indolgruppe im Eiweiß. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 49 (1906), p. 3029.*
59. **Emerling, O.**, *Die Zersetzung N-freier Substanzen durch Bakterien, Braunschweig 1902.*
60. **Engler** *und* **Herzog**, *Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 59 (1909).*
61. **Escherich**, *Fortschr. d. Med., Bd. 8 (1885), No. 16 u. 17.*
62. **Ewald, A.**, *Zur Physiologie der oxydativen Blutfermente. Pflüg. Arch., T. 116 (1907), p. 334.*
63. **Fernbach, A.**, *Recherches sur la sucrase, diastase inversive du sucre du canne, Paris 1890. — Ann. Inst. Pasteur, T. 4 (1890), p. 641.*
64. **Fermi, Cl.**, *und* **Montesano, G.**, *Die von den Mikroben bedingte Inversion des Rohzuckers. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895).*
65. **Fischer, E.**, *Bedeutung der Stereochemie für die Physiologie. Ztschr. f. d. physiol. Chem., Bd. 26 (1908/09), p. 60.*
66. — *und* **Lindner, P.**, *Ueber die Enzyme von Schizosaccharomyces octosporus und Saccharomyces Marxianus. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 28 (1895), p. 984.*
67. **Fuhrmann, F.**, *Vorlesungen über Bakterienenzyme, Jena (G. Fischer) 1907.*
68. **Friedenthal, H.**, *und* **Miyamota, S.**, *Ueber die chemische Natur des Pepsins und anderer Verdauungsenzyme. Ctbl. f. Physiol., Bd 16 (1898).*
69. **v. Fürth, O.**, *und* **Schneider, H.**, *Ueber tierische Tyrosinase und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beitr., Bd. 1 (1901), p. 229.*
70. — *und* **v. Czyhlarz, E.**, *Ueber tierische Peroxydasen. Hofmeisters Beitr., Bd. 10 (1907), p. 358.*
71. **Gayon, J.**, *Sur l'inversion et sur la fermentation alcoolique du sucre de canne par les moisissures. Compt. rend., T. 86 (1878), p. 52.*
72. **Gerhard, D.**, *Ueber Darmfäulnis. Ergebn. d. Physiol., Bd. 3 (1904).*
73. **Gessard, J.**, *Études sur la tyrosinase. Ann. Inst. Pasteur, T. 15 (1901), p. 593. — Tyrosinase animale. Compt. rend. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 1304.*
74. **Giltay** et **Aberson**, *Arch. néerland, T. 25 (1892).*
75. **Gonnermann, E.**, *Homogentisinsäure, die farbbedingende Substanz dunkler Rübensäfte. Pflügers Arch., Bd. 82 (1900), p. 289.*
76. **Green, R. J. (Windisch)**, *Die Enzyme, Berlin (Parey) 1901.*
77. **Grüss, A.**, *Untersuchungen über die Atmung und Atmungsenzyme der Hefe. Ztschr. f. d. ges. Brauwesen, Bd. 27 (1904).*
78. — *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. (1908), p. 191.*
79. **Grüss, J.**, *Die Diastase im Pflanzenkörper. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 13 (1895), p. 2.*
80. — *Ueber das Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 26, p. 379.*
81. — *Beitrag zur Enzymologie. Festschr. f. Schwendener, Berlin 1899, p. 184.*
82. — *Ueber Oxydasen und die Guajakreaktion. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 16 (1898), p. 129.*
83. — *Abhandlungen über Enzymwirkungen. II. Anorganische Oxydasewirkungen. Ztschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. 17 (1907), p. 57.*
84. **Harden, A.**, *und* **Yung, W. J.**, *Gärversuche mit Preßsaft aus obergäriger Hefe. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 36 (1904), p. 1052.*
85. **Hayduck, F.**, *Ueber die Bedeutung des Eiweißes im Hefeleben, Berlin (C. Parey) 1906.*
86. **Herter, A.**, *Brit. med. Journ., 1897, p. 1848.*
87. **Herzog, R. O.**, *Ueber Milchsäuregärung. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 37 (1902/03), p. 381. — Zur Biologie der Hefe. Ibid., p. 396. — Ueber alkoholische Gärung. Ibid., p. 149.*

88. **Hoppe-Seyler, F.,** *Ueber Gärungsprozesse. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 2 (1878/79). — Ueber die Prozesse der Gärungen und ihre Beziehungen zum Leben. Pflügers Arch., Bd. 12 (1876).*
89. **Hunger, Th. W.,** *Ueber die reduzierenden Körper der Oxydase- und Peroxydasereaktion. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 19 (1901), p. 374.*
90. — *Die Oxydasen und Peroxydasen in der Kokosmilch. Extrait du Bull. de l'Inst. Bot. de Buitenzorg, No. VIII, 1901.*
91. **Issajew, W.,** *Ueber die Hefekatalase. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 42 (1904), p. 102; Bd. 44 (1905), p. 547.*
92. **Jacobson, J.,** *Untersuchungen über lösliche Fermente. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 16 (1892), p. 340.*
93. **Jakoby, M.,** *Ueber Oxydationsfermente der Leber. Virchows Arch., Bd. 157 (1899), p. 235.*
94. **Jaquet, A.,** *Ueber die Bedingungen der Oxydationsvorgänge in den Geweben. Arch. f. exper. Pathol., Bd. 29 (1892), p. 386.*
95. **Jensen, Orla,** *Die Hauptlinien des natürl. Bakteriensystems, Jena (G. Fischer) 1909.*
96. **Kastle, E.,** and **Shadd,** *Phenolphthalin as a reagent for the oxydizing ferments. Americ. chem. Journ., Vol. 26 (1901), p. 527.*
97. — and **Loewenhardt,** *On the nature of certains of the oxydizing ferments. Ibid., Vol. 26 (1901), p. 539.*
98. **Kitasato, E.,** *Zur Kenntnis der Anaëroben. Ztschr. f. Hyg., Bd. 7 (1889), p. 115; Bd. 8 (1890).*
99. **Kölle, M.,** *Weiteres über das Invertin. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 29 (1900), p. 429.*
100. **Krabbe, G.,** *Untersuchungen über das Diastaseferment. Pringsh. Jahrb., Bd. 21 (1890).*
101. **Krukenberg, S. W.,** *Verhandl. d. Med.-naturwiss. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. 3 (1881).*
102. **Lafar,** *Handb. d. techn. Mykologie, Bd. 1—4, Jena (G. Fischer).*
103. **Lea Sheridan,** *Some notes on the isolation of a soluble ureaferment from the Torula ureae. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1885), p. 136.*
104. **Lehmann, J.,** *Münch. med. Wochenschr., Bd. 49 (1902).*
105. **Lepinois, A.,** *Sur les ferments solubles décomposants l'eau oxygénée. Compt. rend. Soc. Biol., T. 51 (1899), p. 401.*
106. **Lintner, E.,** *Studien über Diastase. I und II. Journ. f. prakt. Chemie, N. F. Bd. 34 (1885), p. 378; Bd. 36 (1887), p. 481.*
107. **Livache, E.,** *Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 124 (1897), p. 1520.*
108. **Löb, Walther,** *Zur Kenntnis der Zuckerspaltungen. Biochem. Ztschr., Bd. 12 (1908).*
109. **Loew, O.,** *Ueber die Natur der ungeformten Fermente. Pflüg. Arch., 1882, p. 203.*
110. — *Catalase a new enzyme of general occurrence. U. S. Department of Agricult., Report No. 68, 1901.*
111. — *Zur Theorie der Katalasefunktion. Pflüg. Arch., Bd. 128 (1909), p. 560.*
112. — *Eine Bemerkung über Katalasen. Ztschr. f. Biol., Bd. 43 (1902), p. 256.*
113. — *Spielt H_2O_2 eine Rolle in der lebenden Zelle. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 35 (1902), p. 2487.*
114. **Ludwig, A.,** *Ueber das Chromogen des Boletus cyanescens und anderer auf frischem Bruch blau werdender Pilze. Arch. f. Pharm. (2), Bd. 149 (1872).*
115. **Mayer, Ad.,** *Enzymologie, 1882.*
116. **Mayer, P.,** *Zur Frage der Vergärbarkeit des Methylglyoxals. Biochem. Ztschr., Bd. 2 (1907), p. 435.*
117. **Michaelis, Leonor,** *Die Adsorptionsaffinitäten des Hefeinvertins. Biochem. Ztschr., Bd. 7 (1908), p. 488.*
118. **Miquel, J.,** *Artikel „Harnstoffgärung" in Lafars Handb., Bd. 2.*
119. **Moll, L.,** *Ueber die Antiurease. Hofmeisters Beitr., Bd. 2 (1902), p. 344.*
120. **Molisch, H.,** *Die Purpurbakterien nach neueren Untersuchungen, Jena (G. Fischer) 1907.*
121. **Musculus, J.,** *Ueber die Gärung des Harnstoffes. Pflüg. Arch., Bd. 12 (1876), p. 214*
122. **Naegeli, C.,** *Theorie der Gärung, München 1879.*
123. **Nasse, O.,** *Bemerkungen zur Glykolyse. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 203.*
124. **Nawiasky, P.,** *Ueber die Umsetzung von Aminosäuren durch Bac. proteus vulgaris. Arch. f. Hyg., Bd. 66 (1908), p. 209.*
125. **Nencki, M.,** *Ueber den chemischen Mechanismus der Fäulnis. Journal f. prakt. Chemie, Bd. 15 (1877).*
126. **Neuberg, C,** und **Rosenberg, E.,** *Ueber die bei der Eiweißfäulnis auftretenden Fettsäuren, sowie über die optisch aktive Valerian- und Capronsäure. Biochem. Ztschr., Bd. 7 (1908), p. 178.*

127. **Neumann-Wender,** *Ueber Katalase. Oesterreich. chem. Ztg., Bd. 7 (1904), und Wochenschr. f. Brauerei, 1904, No. 15.*
128. **Omeliansky, W.,** *Ueber die Trennung der Wasserstoff- und Methangärung der Cellulose. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 11 (1903), p. 399.*
129. **Oppenheimer, C.,** *Die Fermente und ihre Wirkungen, 2. Aufl., Leipzig (Vogel) 1903.*
130. **Osborne, W. A.,** *Beitrag zur Kenntnis des Invertins. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 28 (1899), p. 399.*
131. **Oshima, K.,** *Ueber Hefegummi und Invertin. Ibid., Bd. 36 (1902), p. 42.*
132. **Ostwald, Wolfgang,** *Oxydative Fermente in den reifen Geschlechtszellen der Amphibien. Biochem. Ztschr., Bd. 6 (1907), p. 409.*
133. — *Ueber die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen. Habil.-Schrift, Leipzig 1908.*
134. **Palladin, W.,** *Beteiligung der Reductase im Prozeß der Alkoholgärung. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 56 (1908).*
135. **Pasteur,** *Compt. rend., T. 46 (1858), p. 179 u. 857.*
136. — *Ibid., T. 52 (1861), p. 344 u. 1260.*
137. — *Ibid., T. 57 (1863), p. 1189.*
138. **Pfeffer, W.,** *Beitr. z. Kenntnis d. Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. 15 (1889).*
139. **Pohl, E.,** *Zur Kenntnis des oxydativen Fermentes. Arch. f. exper. Pathol., Bd. 38 (1896), p. 65.*
140. **Portier, P.,** *Les oxydases dans la série animale, Paris 1897.*
141. **Pringsheim, H.,** *Ueber die Fuselölbildung durch verschiedene Pilze. Biochem. Ztschr., Bd. 8 (1908), p. 128.*
142. — *Ueber die N-Ernährung der Hefe. Biochem. Ztschr., Bd. 3 (1907), p. 122.*
143. — *Der Einfluß der chemischen Konstanz der N-Nahrung auf die Gärfähigkeit und die Wachstumsenergie verschiedener Pilze. Biochem. Ztschr., Bd. 8 (1908), p. 119.*
144. — *Ueber die Unterdrückung der Fuselölbildung und die Mitwirkung der Bakterien an der Bildung höherer Alkohole bei der Gärung. Biochem. Ztschr., Bd. 10 (1908), p. 490.*
145. **Raciborsky, M.,** *Oxydierende und reduzierende Eigenschaften der lebenden Zellen und über die oxydierende Fähigkeit der Resorptionsfläche der Wurzeln. Anz. d. Akad. d. Wissensch. zu Krakau, 1905, p. 338.*
146. — *Weitere Mitteilungen über das Leptomin. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 16 (1898), p. 119.*
147. **Raudnitz, K.,** *Ueber sogenannte Fermentreaktionen der Milch. Ctbl. f. Physiol., Bd. 12 (1899), p. 790, und Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1901), p. 91.*
148. **Richter, O.,** *Die Bedeutung der Reinkultur, Berlin (Bornträger) 1907.*
149. **Röhmann, F.,** *und* **Spitzer, W.,** *Die Oxydationswirkungen tierischer Gewebe. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 28 (1895), p. 567.*
150. **Rubner, M.,** *Arch. f. Hyg., Bd. 66 (1908).*
151. **Salkowski, E.,** *Ueber das Invertin der Hefe. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 31 (1900/01), p. 305.*
152. **Sarthou, M.,** *Sur une oxydase retirée du Schinus molle. La schinoxydase. Journ. Chim. et Pharm., (6) T. 11 (1900), p. 482. — Sur quelques propriétés de la schinoxydase. Ibid., T. 12 (1901) p. 104. — Contribution à l'étude de la nature des oxydases. Ibid., T. 13 (1902), p. 464.*
153. **Schade, E.,** *Vorgänge der Gärung vom Standpunkte der Katalyse. Biochem. Ztschr., Bd. 7 (1908), p. 299.*
154. **Schaer, A.,** *Die neuere Entwicklung der Schoenbeinschen Untersuchungen über das Oxydationsferment. Ztschr. f. Biol., Bd. 37 (1899), p. 37, und Apothekerztg., 1894, p. 749.*
155. **Schattenfroh, A.,** *und* **Grassberger, R.,** *Ueber Buttersäuregärung. I. Arch. f. Hyg., Bd. 37 (1900), p. 54. II. Ibid., Bd. 48 (1903), p. 210.*
156. **Schittenhelm, A.,** *und* **Schröter, F.,** *Ueber die Spaltung der Hefenukleinsäure durch Bakterien. IV. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 41 (1904), p. 284.*
157. **Schützenberger,** *Die Gärungserscheinungen. Intern. wiss. Bibl., Leipzig (Brockhaus) 1876.*
158. **Schoenbein, Ch. F.,** *Bläuung von Boletus luridus. Verhandl. d. Naturf. Ges. zu Basel, Bd. 1 (1856). Ausführl. Ref. Bot. Zgt., 1856, p. 819.*
159. — *Die Guajakreaktion. Ztschr. f. Biol., Bd. 4 (1868).*
160. — *Ueber die katalytische Wirksamkeit organischer Materien und deren Verbreitung in Pflanzen- und Tierwelt. Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 89.*
161. — *Ueber die Erzeugung des Ozons auf chemischem Wege, Basel (Schweighausersche Buchhandlung) 1844.*
162. — *Ueber Ozon und Ozonwirkungen bei Pilzen. Phil. Mag., Bd. 11 (1856), No. 70.*

163. **Schroeder, H.**, *Ueber den Nachweis einiger Enzyme in dem Fruchtkörper der Lohblüte. Hofmeisters Beitr., Bd. 9 (1907).*
164. **Senter, G.**, *Das H_2O_2 zersetzende Enzym des Blutes. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 44 (1903), p. 257; Bd. 51 (1905), p. 673.*
165. **Shaffer. Ph.**, *Einige Beobachtungen über die Katalase. Americ. Journ. of Physiol., Vol. 14 (1905), p. 299.*
166. **Spitzer, W.**, *Weitere Beobachtungen über die oxydatorischen Leistungen tierischer Gewebe. Pflügers Arch., Bd. 71 (1898), p. 569.*
167. **Stendel, H.**, *Dtsch. med. Wochenschr., 1900, p. 372. (Sehr vollständige Uebersicht der Literatur über pflanzliche Oxydasen.)*
168. **Stocklasa, E., Ernest, A.,** *und* **Chocensky,** *Ueber die glykolytischen Enzyme im Pflanzenorganismus. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 50 (1907), p. 303. — Ueber die anaërobe Atmung von Samenpflanzen etc. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 25 (1908), p. 38.*
169. **de Stoecklin, E.**, *Contribution à l'étude de la peroxydase. Inst. bot. de l'Univ. de Genève, 7. Sér., Fasc. 7 (1907).*
170. **O'Sullivan,** *and* **Tompson,** *Invertase, a contribution to the history of an enzyme. Journ. chem. Soc., Vol. 57 (1890), p. 834.*
171. **Thomas, P.**, *Compt. rend. Soc. Biol., T. 136 (1907), p. 1015.*
172. **Tissier, H.,** *et* **Martelly,** *Recherches sur la putrefaction de la viande de boucherie. Ann. Inst. Pasteur, T. 16 (1902), p. 865. — Recherches sur la flore intestinale de nourissons, Paris 1900.*
173. **Traube, M.**, *Theorie der Fermentwirkungen, Berlin 1858.*
174. *— Gesammelte Abhandlungen, Berlin 1898.*
175. **Trillat,** *Compt. rend. Acad. Sc., T. 137 (1903), p. 922; T. 138 (1904), p. 728.*
176. **Usher, H.,** *und* **Pristley,** *Dynamik der pflanzlichen Assimilation. Proceed. Roy. Soc., Vol. 77 (1906).*
177. **Went, F. C.**, *Ueber den Einfluß der Nahrung auf die Enzymbildung. Pringsheims Jahrb., Bd. 36 (1901).*
178. **Winogradsky, E.**, *Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. Heft 1, 1888. (Schwefelbakterien.)*
179. **Winterstein, H.**, *Ueber den Mechanismus der Gewebeatmung. Verworns Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 6 (1907), p. 315.*
180. **Wohl, A.**, *Die neueren Ansichten über den chemischen Verlauf der Gärung. Biochem. Ztschr., Bd. 5 (1907).*
181. **Wortmann, J.**, *Ueber den Nachweis, das Vorkommen und die Bedeutung des diastatischen Enzyms in den Pflanzen. Bot. Ztg., 1890, p. 580.*
182. **Wroblewsky, A.**, *Ueber die chemische Beschaffenheit der amylolytischen Fermente. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 31 (1898), p. 1130. — Gärung ohne Hefezellen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 12 (1899), p. 697.*
183. **Wurster, C.**, *Ueber einige empfindliche Reagentien zum Nachweis minimaler Mengen aktiven Sauerstoffs. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 19 (1886), p. 3195; Bd. 20 (1887), p. 2934; Bd. 21 (1888), p. 921, 1525, 3195.*
184. **Yoshida, J.**, *Chemistry of Lacquer (Urushi). Journ. Chem. Soc., Vol. 43 (1883), p. 472.*

III. Enzyme im Dienste der Assimilation (Bauenzyme).

A. Allgemeines.

Die im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Tatsachen liefern unwiderlegliche Beweise dafür, daß der Betriebsstoffwechsel in einer ganzen Anzahl von Fällen durch Enzyme vermittelt wird, d. h. durch ihrer chemischen Natur nach vorläufig nicht näher bekannte Substanzen, welche, von den lebenden Zellen erzeugt, auch unabhängig von denselben, energieliefernde Spaltungen und Oxydationen zu bewirken vermögen. Der Gedanke, daß es sich bei allen Gärungen so verhält, erscheint sehr naheliegend, wenn man berücksichtigt, daß gerade die Alkohol- und Milchsäuregärung so lange als typische Beispiele protoplasmatischer, vom Leben der Zellen abhängiger Vorgänge galten. Indessen muß zugegeben werden, daß es bis jetzt nicht

gelungen ist, für eine solche Auffassung zwingende Beweise zu liefern, und daß es eine ganze Reihe von unzweifelhaften Gärungsprozessen gibt, welche nach wie vor als an das Leben und den Stoffwechsel der sie verursachenden Organismen geknüpft betrachtet werden. Dies gilt z. B. von der Buttersäuregärung. Ferner ist es auch bis jetzt nicht möglich gewesen, gewisse sehr wichtige Oxydations- und Reduktionsvorgänge, welche sich als typische Gärungen charakterisiert zeigen, mit Enzymen in Zusammenhang zu bringen. (Oxydation des NH_3 zu Nitrit- und Nitrat, die Bildung von S und H_2SO_4 aus H_2S, die Denitrifikation und die H_2S-Bildung aus Sulfaten durch gewisse Bakterien.) Es will mir aber scheinen, daß die Gründe, die man hier zugunsten der Annahme eines „Fermentativvermögens der Protoplasmas“ geltend gemacht hat, in keiner Weise als stichhaltig gelten können. Wenigstens kann ich nicht finden, daß das, was GREEN (GREEN-WINDISCH, 98) in dieser Richtung vorbringt, irgend zwingend sein könnte. Nachdem es sich herausgestellt hat, daß das Verhältnis der Enzyme zu den sie erzeugenden Zellen ein außerordentlich wechselndes ist, indem zwischen solchen, welche direkt nach außen abgeschieden (sezerniert) werden, deren Wirkung also ektoplasmatisch verläuft, bis zu solchen, die mit der lebenden Substanz der Zellen immer mehr oder weniger fest verbunden bleiben und daher endoplasmatisch (intracellular) wirken, alle möglichen Uebergänge sich finden, steht nichts im Wege, auch in solchen Fällen Enzyme vorauszusetzen, wo es bisher nicht gelungen ist, die betreffenden Wirkungen als unabhängig vom Leben der Zellen nachzuweisen. Für die theoretische Betrachtungsweise ist es, wie OPPENHEIMER bemerkt, „nicht von entscheidender Bedeutung, ob die Tätigkeit eines Fermentes wirklich von der Lebenstätigkeit der es erzeugenden Zelle getrennt beobachtet werden kann; es ist genügend, wenn seine Wirkung unter diesen Bedingungen vorgestellt werden kann“.

Von den im vorhergehenden ausführlicher behandelten „Gärungen“ organischer Substanzen ist auch die Proteïnfäulnis anscheinend streng an das Vorhandensein der betreffenden lebendigen „Erreger“ geknüpft, und es besteht daher bezüglich dieser Vorgänge vielfach noch die gleiche Auffassung, wie sie so lange für die Alkohol-, Milchsäure- und Essigsäuregärung herrschend war. Auch OPPENHEIMER vertritt diesen Standpunkt noch in seinem Buch über die Fermente (1903). „Wenn auch bei den Umsetzungen, wie sie die Mikroben der Fäulnis hervorrufen, sicher auch echte Fermentwirkungen mitspielen, so sind sie doch derartig verflochten mit anderen Prozessen, zweifellos rein biochemischen Charakters, daß es unmöglich ist, sie daraus zu isolieren und unter die Fermentwirkungen einzureihen“ . . . . „und keinem BUCHNER wird es gelingen, ein Fäulnisenzym mit seinen typischen Wirkungen aus den Bakterien darzustellen.“

Dies letztere darf man ohne weiteres zugeben, aber es bleibt zu berücksichtigen, daß die „Fäulnis“ ebensowenig einen einheitlichen enzymatischen Prozeß darstellt, wie etwa die Gärung des Sauerkrautes oder die Bereitung von Kefir, die Reifung des Käses und viele andere ähnliche Vorgänge. Einmal handelt es sich in allen diesen Fällen und so auch bei der Fäulnis um das Zusammenwirken einer großen Menge artlich verschiedener Mikrobenformen, und andererseits besteht, wie es für Hefezellen als sicher erwiesen

ist, die gegründete Vermutung, daß eine und dieselbe Zelle kaum jemals nur ein Enzym erzeugt, sondern in der Regel eine ganze Anzahl solcher, deren Wirkung sich auf verschiedene Substanzen erstreckt. Daß man unter diesen Umständen nicht schlechtweg von einem „Fäulnisenzym“ sprechen kann, ist ohne weiteres ersichtlich.

Fast alle bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über Proteïnfäulnis sind mit unkontrollierten Bakteriengemischen und außerdem mit wenig scharf charakterisiertem Eiweißmaterial, wie Kleber, Fibrin, angestellt. Nur wenige Forscher haben mit Reinzuchten gearbeitet, aber auch diese wieder auf nicht genügend reine Eiweißkörper einwirken lassen, so daß die betreffenden Untersuchungen nur wenig geeignet sind, zur Entscheidung der Frage nach dem enzymatischen Charakter der Fäulnis beizutragen. Immerhin erscheint mir in dem Nachweis proteolytischer Enzyme in Fäulnisbakterien ein deutlicher Fingerzeig zu sein, in welcher Richtung die Lösung zu suchen sein wird.

Man darf ohne weiteres zugeben, daß sich die Biochemie der Zelle nicht restlos in eine Summe von Enzymwirkungen auflösen läßt; ein großer Anteil beruht tatsächlich darauf, und inwieweit Assimilation und Dissimilation der lebenden Substanz vom Protoplasma als solchem oder unter Zuhilfenahme von Enzymen geleistet wird, das bleibt in jedem einzelnen Falle zu untersuchen; als sicher aber darf wohl gelten, daß es eine lebende Substanz ohne Enzyme nicht gibt. Aber trotzdem wird man es bezweifeln dürfen, ob, wie Duclaux meint, das Leben der Bakterien wirklich nichts anderes ist, als die Summe verschiedenster Enzymwirkungen.

Die bedeutsame Rolle dieser merkwürdigen, mit dem Lebensgetriebe so eng verbundenen Körper tritt nun nicht bloß im Betriebsstoffwechsel klar hervor, den sie direkt zu beherrschen scheinen, sondern nicht minder bei der aufbauenden Tätigkeit, der Assimilation, die ja übrigens aufs innigste mit energieliefernden Prozessen verknüpft ist. Mit wenigen Ausnahmen werden organische Stoffe, soweit sie als Nährstoffe für pflanzliche oder tierische Organismen in Betracht kommen, nicht unmittelbar assimiliert, sondern erst nach einer mehr oder weniger eingreifenden chemischen Veränderung, die zumeist auf eine Spaltung hinausläuft. Dies gilt vor allem von den hochkomplizierten, an und für sich nicht verwertbaren Eiweißkörpern, Kohlehydraten und Fetten, welche zunächst in einfachere Bestandteile zerlegt werden müssen, aus denen dann erst auf synthetischem Wege die spezifischen Bestandteile der lebenden Substanz gebildet werden. Bei allen diesen, die Assimilation vorbereitenden Spaltungen, Vorgänge, welche man gewöhnlich als chemische Verdauung zusammenzufassen pflegt und die vielfach dadurch charakterisiert sind, daß dadurch feste, an sich unlösliche oder schwer lösliche Stoffe in Lösung gebracht werden müssen, sind nun Enzyme wesentlich beteiligt. Inwieweit sie auch an den sich anschließenden synthetischen Prozessen Anteil haben, ist vorläufig noch eine nicht sicher entschiedene Frage.

„Von dem winzigen Bakterium und den seltsamen Myxomyceten an durch die ganze Pflanzen- und Tierwelt bis zu den höchstorganisierten Blütenpflanzen und den Säugetieren finden wir sie überall in ihrer bedeutsamen Tätigkeit. Während in den Auszügen oder

Preßsäften einzelliger Lebewesen die verschiedenen notwendigen Fermente in buntem Gemisch vereinigt sind, finden wir in den höheren Organismen besondere Organe, denen ihre Produktion obliegt."

„So zeigen sich einzellige und höhere Lebewesen gleichmäßig imstande, mit Hilfe ihrer Fermente (Enzyme) die ihnen als Nährstoffe dargebotenen Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette so vorzubereiten, daß sie zu assimilierbaren Stoffen werden" (Oppenheimer).

Anscheinend kommt weder bei ein- noch bei vielzelligen Pflanzen etwas vor, was man in dem erwähnten Sinne als „Verdauung" bezeichnen könnte, indem ja, wenn man von den Myxomyceten absieht, deren systematische Stellung noch zweifelhaft ist, die Aufnahme fester, vor der Assimilation erst zu verflüssigender Stoffe schon dadurch ausgeschlossen erscheint, daß der Pflanzenkörper selbst im Falle der Einzelligkeit durch Zellmembranen nach außen abgeschlossen ist. Nur Stoffe, welche jene zu durchdringen vermögen, also nur, was flüssigen oder gasförmigen Aggregatzustand besitzt, scheint geeignet, in Pflanzenzellen einzudringen. Daher besteht die Erwerbung der Nahrung bei den Pflanzen einerseits in der Aufnahme von Gasen aus der Luft, resp. dem Wasser in die oberirdischen Organe, insbesondere in die Zellen der Blätter, andererseits in einer Aufsaugung von wässerigen Lösungen verschiedener anorganischer und organischer Nährstoffe aus dem Boden oder sonstigen Substraten mittels der Wurzeln oder analoger Organe, bezw. mittels der im Wasser befindliche Teile von submersen Pflanzen.

Die Pflanze nimmt, wie immer auch das Nährmedium beschaffen sein mag, in der Mehrzahl der Fälle nur chemisch einfache, reine Stoffe auf, während tierische Organismen fast durchweg auf die Zufuhr von Nahrungsmitteln angewiesen erscheinen, welche sowohl quatitativ wie qualitativ außerordentlich wechselnd zusammengesetzt sind, und in der Regel nicht nur assimilierbare Stoffe von sehr verschiedener, meist aber sehr komplexer chemischer Natur enthalten, sondern auch mehr oder weniger unverwertbare Substanzen, die zur Ausscheidung bestimmt sind. Man sieht leicht ein, daß unter diesen Umständen tierische Zellen (Protozoen) in den Stand gesetzt sein müssen, chemisch auf die zu assimilierenden Nährsubstanzen einzuwirken, um dieselben erst in jene Form überzuführen (zu „verdauen"), in der sie geeignet erscheinen, lebende Substanz zu bilden bezw. Verluste derselben zu ersetzen.

Demungeachtet erscheinen celluläre Verdauungsprozesse keineswegs nur auf tierische Zellen beschränkt, sondern sie sind in ebenso weiter Verbreitung auch bei fast allen Pflanzen zu finden, ja es läßt sich vielfach gerade hier das eigentliche Wesen der betreffenden chemischen Vorgänge klarer erkennen, und in seinen Einzelheiten auffassen, als bei Tieren. Im vorhergehenden fanden bereits einige besonders instruktive, hierhergehörige Fälle Erwähnung. Gelangen im Innern von Zellen Bakterien oder Pilzhyphen zur Entwicklung, wie dies in den Leguminosenknöllchen und bei endotrophen Mycorhizen der Fall ist, und sollen dieselben als Nährstoffe der Pflanze zugute kommen, so wird, da es sich ja ganz vorwiegend um Eiweißkörper in organisierter Form handelt, eine Lösung derselben seitens des umschließenden Plasmas unter allen Umständen erforderlich sein, die infizierte Pflanzenzelle muß den in-

fizierenden Organismus im strengsten Sinne des Wortes verdauen, in genau derselben Weise, wie etwa eine Amöbe irgendein von außen aufgenommenes Tier oder eine Pflanze, etwa eine Diatomee, verdaut. In diesem Sinne kann man in der Tat mit gutem Rechte von „pilzverdauenden“ Pflanzen sprechen. Es ist nicht schwer zu ersehen, daß es sich hier prinzipiell um ganz ähnliche Vorgänge handelt, wie sie sich in zahllosen Pflanzenzellen auch unabhängig von jedweder Pilzinvasion, täglich vollziehen. Es ist bekannt, daß bei höheren Pflanzen wohl immer nur ein Teil des synthetisch gebildeten Eiweißes integrierender Bestandteil des lebenden Plasmas wird, während ein anderer Teil an verschiedenen Stellen, vor allem aber in den Samen als Reservestoff teils amorph, teils in kristallinischer Form aufgespeichert wird. Man hat es dann mit Eiweißeinschlüssen zu tun, welche sich dem Wesen der Sache nach von jenen Pilzeinschlüssen nicht unterscheiden, nur daß es im einen Falle von der Pflanze selbst gebildetes, im anderen dagegen sozusagen fremdes, geliehenes Eiweiß ist. Hier wie dort aber handelt es sich um Eiweiß-Speicher, deren Auswertung nur auf dem Wege intracellulärer Verdauung, wie man derartige Vorgänge wohl nennen kann, möglich erscheint.

Es ist klar, daß beim Auskeimen eines eiweißhaltigen Samens das feste N-haltige Reservematerial gelöst und in eine Form übergeführt werden muß, in der es geeignet erscheint, von Zelle zu Zelle zu wandern, um allenthalben im Pflanzenkörper zum Aufbau der lebenden Substanz Verwendung zu finden. Es muß mit anderen Worten das in den Zellen des Endosperms aufgespeicherte Eiweiß verdaut werden, wie etwa die Dotterplättchen bei der Entwicklung einer tierischen Eizelle. In vielen anderen Fällen handelt es sich um kolloidale Kohlehydrate oder Fette, welche als Reservestoffe in den Zellen gewisser Pflanzenorgane (Knollen, Rhizome) oder in den Samen deponiert werden, um zur geeigneten Zeit Verwendung zu finden. Ganz allbekannt ist es, daß Stärke unter diesen Umständen intracellular in löslichen Zucker übergeführt, und auf diese Weise transportfähig gemacht wird, ein Vorgang, welchem auf tierischem Gebiete die intracellulare Verdauung des Glykogens in den Leberzellen durchaus an die Seite zu stellen wäre. Die so ausgedehnten und mannigfachen Wanderungen der ursprünglich nur in den Chlorophyllkörpern der grünen Pflanzen gebildeten Stärke sind, wie man leicht sieht, überhaupt nur durch das Wirksamwerden intracellularer Verdauung möglich, da eine Ortsveränderung fester kolloider Stoffe innerhalb des pflanzlichen Organismus im allgemeinen nur nach Lösung derselben möglich erscheint. Wir werden daher z. B. auch dann von intracellularer Verdauung zu sprechen berechtigt sein, wenn aus den stärkereichen Zellen eines grünen Blattes beim Verdunkeln oder im Herbst vor dem Laubfall die Stärke schwindet, indem sie als Zucker weitergeführt wird, wie denn überhaupt die in Rede stehenden Prozesse bei den so mannigfachen Stoffwanderungen im Pflanzenkörper eine außerordentlich wichtige, ja man kann sagen, die wichtigste Rolle spielen. Jedenfalls treten die Vorgänge, welche man bei höher stehenden vielzelligen Tieren als intracellulare Verdauung zu bezeichnen hat, viel mehr in den Hintergrund, was schon mit Rücksicht auf die anatomischen Verhältnisse, insbesondere die so ausgebreitete Membranbildung pflanzlicher Zellen

leicht verständlich erscheint. Interessant ist es, von dem gewonnenen Standpunkte aus einen vergleichenden Blick auf die Ernährungsverhältnisse einzelliger grüner Pflanzen und einzelliger Tiere zu werfen. Die Assimilation und Bildung organischer Substanz erfolgt bei jenen genau in derselben Weise, wie bei jeder anderen in die Zusammensetzung einer höheren Pflanze eingehenden chlorophyllhaltigen Zelle. Aus gasförmigen und gelösten anorganischen Stoffen entsteht Zucker, Stärke und schließlich Eiweiß. Nach Maßgabe des Bedürfnisses werden dann diese Stoffe, welche im Plasma teilweise in fester Form abgelagert erscheinen, wieder aufgelöst und mehr oder weniger eingreifend chemisch verändert, d. h. intracellular verdaut. Da es sich dabei aber nur um von der Zelle selbst synthetisch erzeugte Stoffe handelt, so pflegt man diesen Ausdruck hier kaum zu gebrauchen, während über die Bezeichnung des ganz analogen Vorganges, wo etwa ein von außen aufgenommenes Stärkekorn oder Eiweiß im Plasmakörper eines einzelligen Tieres aufgelöst, also verdaut wird, nicht der geringste Zweifel besteht.

B. Enzyme der Polysaccharide.

a) Diastatische Fermente.

1. Allgemeines über die Wirkungsweise.

Mit Rücksicht darauf, daß die Erscheinungen der intracellularen Verdauung ihrem Wesen nach am genauesten bei den höheren Pflanzen untersucht sind, wird es zweckmäßig sein, zunächst einige hierhergehörige Fälle genauer zu erörtern. Eine ausgezeichnete Gelegenheit zum Studium derartiger Prozesse liefern vor allem stärkereiche keimende Samen. Untersucht man beispielsweise solche von *Triticum vulgare*, so findet man die kreisrunden, scheibenförmigen Stärkekörner in den verschiedensten Stadien der Zerstörung und Auf-

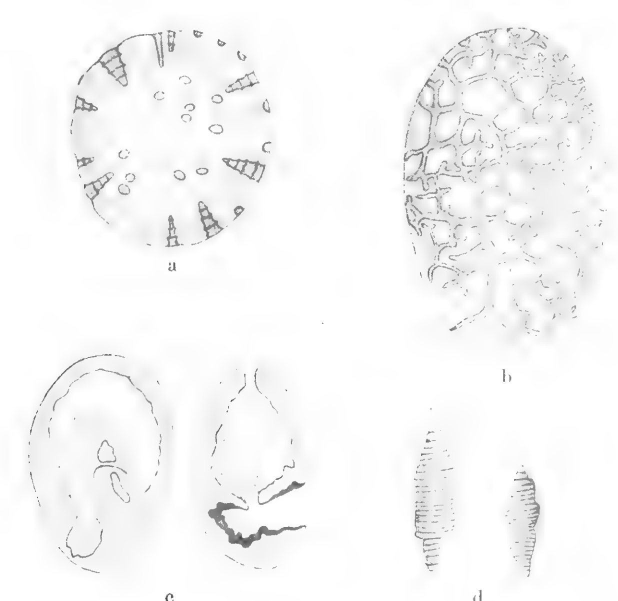


Fig. 1. Korrodierte Stärkekörner (nach KRABBE).

lösung begriffen. Vom Rande sowohl wie von der Fläche her bilden sich Porenkanäle, welche ersterenfalls im Profil gesehen, kegelförmige Ausschnitte darstellen, die im Gegensatz zu den übrigen Teilen des Kornes durch eine deutliche Schichtung ausgezeichnet zu sein scheinen (Fig. 1 a). Es rührt dies aber nur davon her, daß bei dem Lösungsprozeß die weniger dichten Schichten des Stärkekornes mehr angegriffen werden als die dichteren, welch letztere daher auch nach innen im Kanal vorspringen und Leisten bilden, ähnlich wie die Windungen einer Schraubenmutter. Während sich diese durch partielle Lösung des Stärkekornes entstehenden Porenkanäle nach innen verlängern, pflegen sie sich in der Regel zu verzweigen, wobei sie oft an mehreren Stellen innerhalb eines Kornes in Kommunikation treten. So gelangt schließlich im Innern des Kornes ein reich verzweigtes, kompliziertes Kanalsystem zur Ausbildung, wodurch endlich gänzlicher Zerfall bedingt wird (Fig. 1 b). Alle Porenkanäle nehmen ihren Anfang an der Oberfläche eines Kornes; im Innern desselben entstehen neue Kanäle nur als sekundäre Abzweigungen von älteren, die ihrerseits nach außen münden. Ganz ähnlich wie bei *Triticum*, verläuft der Auflösungsprozeß auch bei anderen Gramineen (*Hordeum*, *Secale*, *Zea Mays*, *Avena*, *Panicum* u. a.). Etwas abweichend gestaltet sich dagegen der Vorgang bei den Stärkekörnern der Zwiebelschuppen von *Hyacinthus*, indem hier die Bildung von Porenkanälen mit der Ausbildung von inneren Höhlungen in der verschiedensten Weise kombiniert sein kann, die natürlich immer irgendwo an der Stärkekornoberfläche eine Eingangsöffnung besitzen (Fig. 1 c). Eine gleichmäßige Auflösung von außen her findet sich besonders bei großen, exzentrisch geschichteten Stärkekörnern (*Lilium candidum*, *Lathraea*, Kartoffel); allerdings gibt es auch hier Zonen, die um das ganze Korn herumgehen, in denen die Lösung weiter fortgeschritten ist, als in benachbarten Regionen, die ihnen nicht selten das Aussehen eines gedrechselten Tisch- oder Stuhlbeines geben (Fig. 1 d). In den Fällen, wo die Lösung eine ziemlich regelmäßige ist, nehmen die abschmelzenden Körner zuletzt die Gestalt kleiner, stäbchenförmiger oder spindelförmiger Körper an, die bis zum Verschwinden das Verhalten normaler Stärkekörner zeigen.

Bisweilen kombiniert sich mit der gleichmäßigen, über die ganze Oberfläche verbreiteten Lösung die Entstehung gruben- oder kraterförmiger örtlicher Korrosionen. Kleinere Körner werden auch hier von Porenkanälen durchsetzt und so zunächst partiell gelöst. Auch in solchen Zellen, die nicht als spezifische Stärke-Speicher dienen, wie in Blättern, Stengeln etc., erfolgt die Auflösung der nicht allzu kleinen Körner anscheinend in gleicher Weise, d. h. durch lokale Korrosion, so daß es sich also um ein sehr allgemein verbreitetes Verhalten handelt. Wir werden später sehen, daß ganz ähnliche Korrosionserscheinungen auch an Stärkekörnchen zu beobachten sind, welche ins Innere tierischer Zellen aufgenommen werden. Die nächstliegende Vorstellung, welche man sich bezüglich der Ursache dieser so eigenartigen intracellularen Auflösungserscheinungen der geformten Stärke machen könnte, scheint die einer direkten, unmittelbaren Einwirkung des Plasmas der betreffenden Zellen zu sein. Die so vielgestaltigen, lokalen Korrosionen, die während der Stärkeauflösung zu beobachten sind, drängen fast unwillkürlich zu der Annahme, daß es irgendwelche lebende Plasmateilchen seien,

durch deren Tätigkeit die Stärkekörner in so eigentümlicher Weise zerstört werden. Die Bildung von Porenkanälen, bohrlochartigen Vertiefungen etc. wäre so mit einem Male erklärt, zumal es bekannt ist, daß lebendige Pilzfäden gar häufig nicht nur in Stärkekörner eindringen, sondern auch Cellulosewände mit Leichtigkeit resorbieren und durchbrechen. Wie hier Porenkanäle erzeugt werden, so müßte sich auch das zerstörende Plasma ins Innere eines Stärkekornes gewissermaßen hineinfressen.

Es läßt sich aber leicht zeigen, daß die geschilderten Lösungserscheinungen fester Stärke nicht in allen Fällen an das Leben des Plasmakörpers geknüpft sind, sondern von demselben gänzlich unabhängig verlaufen können. Im letzteren Falle werden sie dann durch eine chemisch wirkende Substanz, ein Enzym, bedingt, welches als ein Produkt des lebenden Plasmas aufzufassen ist. Bereitet man aus keimender Gerste (Malz der Brauereien, zu Pulver zermahlen) ein wässeriges Extrakt, und setzt nun lufttrockene Stärke (Kartoffel) der Einwirkung desselben in einem Uhrschälchen aus, so findet man im Laufe von etwa 24 Stunden zahlreiche Körner angegriffen. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß es sich auch in diesem Falle nicht um ein gleichmäßiges Abschmelzen von außen handelt, sondern um lokale, oberflächliche, in ihrer Form höchst unregelmäßige Korrosionen, die sich sehr bald nach dem Innern des Kornes vertiefen, um hier die verschiedenartigsten Gestalten anzunehmen. In den regelmäßigsten Fällen zeigen sich die korrodierten Körner von Porenkanälen durchsetzt, gewöhnlich aber kommt es zur Bildung verschiedener innerer Höhlungen. Bisweilen entstehen auch oberflächlich verlaufende Furchen (so bei *Fritillaria imperialis* und an Körnern von Zwiebelschuppen), die bei reicher Verzweigung ein dichtes Maschennetz bilden. Da diese oberflächlichen Furchen bei ihrer Verlängerung auch an Tiefe zunehmen, so werden die Körner dadurch bei längerer Einwirkung zuletzt gewissermaßen in Stücke zerschnitten. Ungeachtet gewisser Verschiedenheiten im Auflösungsprozeß der Stärkekörner bei der Keimung, und bei Einwirkung wässeriger Auszüge keimender Samen, kann es doch wohl kaum bezweifelt werden, daß die Ursache der Zerstörung und Lösung in beiden Fällen dieselbe ist, d. h. ein vom Plasma ausgeschiedener wirksamer, in Wasser löslicher Stoff. Alle Bestrebungen, denselben als chemisches Individuum in völlig reinem Zustande darzustellen, haben bis jetzt nicht den gewünschten Erfolg gehabt, so daß man sich zur Charakterisierung im wesentlichen noch immer auf die Wirkungsweise angewiesen sieht. Dieselbe äußert sich nun nicht sowohl in einer einfachen Lösung der Stärke, sondern vor allem in einer tiefer greifenden chemischen Umwandlung einer Spaltung des Moleküls in einfachere Komponenten.

Versetzt man etwa 10 ccm einer 0,5-proz., durch 5 Minuten langes Kochen bereiteten Stärkelösung mit einigen Tropfen eines wässerigen Malzextraktes und digeriert bei 40—50° C, so läßt sich mittels Jod leicht die rasch fortschreitende Veränderung der Lösung erkennbar machen. Während die ursprüngliche Flüssigkeit sich bei Jodzusatz tief blau färbt, sieht man schon nach wenigen Minuten eine entnommene Probe deutlich violett werden, wobei das Rot mehr und mehr in den Vordergrund tritt, bis endlich eine rotbraune Färbung auftritt, die rasch heller wird, bis sich schließlich der Kleister nur insoweit färbt, als dies durch den Zusatz der wenigen Tropfen brauner Jodlösung

bedingt wird. Es ergibt sich hieraus unmittelbar, daß die Stärke als solche verschwunden ist, und andere Körper an ihre Stelle getreten sind. Daß unter diesen ein reduzierender Zucker sich befindet, läßt sich mittels der bekannten Proben leicht erweisen. Schon im Jahre 1785 bemerkte Irvine, daß das Mehl unter der Wirkung des Malzes teilweise verzuckert wird (vergl. Payen und Persoz, 176). 1847 machte Dubrunfaut (66) die Angabe, daß der bei Einwirkung von Malz auf Amylum entstehende Zucker kein Traubenzucker (Glykose) ist, sondern eine besondere Zuckerart, die er als Maltose bezeichnete. In der Folge vielfach bestritten, wurde diese Tatsache von O. Sullivan (227a) u. a. bestätigt und über jeden Zweifel sichergestellt. Es handelt sich um eine der Gruppe der Disaccharide ($C_{12}H_{22}O_{11}$) angehörige Zuckerart (eine Glukobiose nach E. Fischers Bezeichnung), welche aus der Vereinigung von 2 Molek. Glukose unter Wasseraustritt hervorgeht.

Die Maltose kann auch in feinen weißen, nadelförmigen Kristallen erhalten werden und unterscheidet sich, abgesehen von der chemischen Zusammensetzung, von der Glukose auch noch durch ein viel stärkeres Drehungsvermögen ($\alpha_D = + 137^0$) und geringere Reduktionskraft. Durch Kochen mit verdünnten Säuren läßt sie sich leicht in Glukose überführen, ebenso, wie schon erwähnt, durch „Maltase“. Dagegen gelingt es nicht, durch Malzauszug diese Spaltung zu bewirken.

Die allmähliche Beimischung von Rot zum Blau der Jodstärke und die endliche reine Rotfärbung, sowie das schließliche Verblassen derselben in den Endstadien der Reaktion weist ohne weiteres darauf hin, daß neben dem Zucker noch andere Stoffe aus der Zerspaltung des Stärkemoleküls hervorgehen, die man gewöhnlich mit dem Sammelnamen „Dextrin“ bezeichet. Es sind dies komplexe Polysaccharide, die man lange für Zwischenprodukte der Umwandlung hielt, indem die Stärke zunächst in Dextrin und dieses dann weiter in Zucker übergehen sollte; doch hat es sich später als wahrscheinlich herausgestellt, daß es sich um eine mit Wasseraufnahme verbundene sehr komplizierte Spaltung in verschiedene Polysaccharide und Maltose handelt.

Brücke hat zuerst auf gewisse Unterschiede der im Verlauf der fermentativen oder durch Säuren bewirkten Umwandlung der Stärke in Zucker auftretenden Dextrine hingewiesen und dieselben uach ihrem Verhalten zu Jod als Erythro- und Achroodextrin bezeichnet. Doch scheint es sich bei den von verschiedenen Autoren beschriebenen „Erythrodextrinen“, wie A. Meyer (160a) gezeigt hat, im wesentlichen nur um verschieden zusammengesetzte Gemenge von Stärke, Dextrin und Amylodextrin zu handeln, einer Substanz, die der Stärke noch recht nahesteht und zuerst von Musculus (166) als „wasserunlösliches Dextrin“ oder „lösliche Stärke“ beschrieben wurde. Der Name Amylodextrin stammt von W. Naegeli, welcher es kristallisiert darstellte (1874) und seine Eigenschaften näher studierte. In ganz reinem Zustande hat es wohl zuerst A. Meyer in der Hand gehabt. Es ist in kaltem Wasser sehr wenig, in heißem leicht löslich, wird durch Jod rein rot gefärbt und reduziert schwach Fehlingsche Lösung. Die spezifische Drehung ist nach A. Meyer $\alpha_D + 193.4^0$.

Es reduziert sich demnach der Begriff „Dextrin“ im wesentlichen auf das Achroodextrin Brückes oder, wie

man vielleicht sagen muß, „die Achroodextrine", denn es liegen Tatsachen vor, welche zugunsten der Annahme einer Mehrheit derartiger Körper zu sprechen scheinen, obschon A. MEYER die Existenz eines einzigen „Dextrins" nicht für unwahrscheinlich hält. Auch BROWN und MILLER (34) haben sich dieser Meinung angeschlossen. Als Zwischenprodukt, welches bei der hydrolytischen Spaltung der Stärke neben den genannten Körpern entstehen soll, wurde von LINTNER (149) auch Isomaltose angegeben, eine der Maltose isomere Glukobiose, die von E. FISCHER zuerst synthetisch aus Glukose dargestellt wurde.

Nach A. MEYER würde demnach aus Stärke bei der Hydrolyse zunächst Amylodextrin entstehen, welches seinerseits in Dextrin (Achroodextrin) und Isomaltose gespalten wird, aus denen als Endprodukt schließlich Maltose hervorgeht.

Vergleicht man die Wirkungsweise des Malzextraktes mit der Säurewirkung, so scheint vor allem der Umstand auffallend, daß erstlich äußerst geringe Mengen der in keimenden stärkeführenden Samen enthaltenen Substanz genügen, um unverhältnismäßig große Mengen Stärke umzusetzen, während andererseits die Zerlegung schon bei gewöhnlicher Temperatur, am schnellsten allerdings bei etwa 50° C erfolgt. Aufkochen vernichtet unter allen Umständen die Wirkung des Malzauszuges. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei höherer Temperatur reichlicher Dextrin, bei niederer mehr Zucker entsteht

2. Quantitative Bestimmung des diastatischen Fermentes.

Seit langem hat man sich bemüht, Mittel und Wege zu finden, um im gegebenen Falle die Wirksamkeit diastatischer Enzyme quantitativ zu bestimmen und so einer exakteren Untersuchung zugänglich zu machen. v. MUSCULUS (166), SCHWARZER (222), O. SULLIVAN (227a) und WROBLEWSKY (250) versuchten dadurch zum Ziele zu gelangen, daß sie die Menge der abgespaltenen Maltose resp. des Traubenzuckers durch Wägung des reduzierten CuO feststellten. LINTNER (148) hat dann später ein Verfahren ausgearbeitet, das die reduzierende Kraft des aus gleichen Stärkemengen entstehenden Zuckers zum Maßstab nimmt. KÜBEL bestimmte die Mengen des abgespaltenen Zuckers kolorimetrisch durch Erhitzen mit KOH-Lauge, und endlich wurde von anderen die diastatische Kraft so gemessen, daß sie die abgespaltene Zuckermenge polarimetrisch feststellten.

Alle diese Methoden leiden an dem großen Uebelstand, daß sie in ihrer Ausführung zu umständlich sind. Durch große Einfachheit zeichnet sich ein Verfahren aus, welches im Laboratorium von PAWLOW, von WALTHER (175) anlehnend an das METTsche Verfahren bei der Pepsinbestimmung ausgearbeitet und zur Prüfung der diastatischen Wirksamkeit verschiedener tierischer Verdauungssäfte benutzt wurde. Dasselbe besteht darin, daß man enge Glasröhrchen mit gefärbtem Stärkekleister füllt, in kleine Stücke schneidet und sie mit der verdauenden Flüssigkeit bei Bruttemperatur eine Zeitlang zusammenbringt. Danach werden sie herausgenommen, die Länge der verdauten (gelösten) Stärkesäule mit der Lupe bestimmt und hieraus die Enzymmenge berechnet.

Eine Reihe von Methoden beruht endlich auf dem Prinzip, daß die Stärkelösung sich mit Jod blau, bei weiterem Abbau der Stärke zu Erythrodextrin rot und zu Achroodextrin gelb färbt. Außer dem sehr unständlichen Verfahren von ROBERTS (192) ist hier namentlich die Methode von SALKOWSKY (198) zu erwähnen. Ein sehr brauchbares, auf demselben Prinzip beruhendes Verfahren hat ganz neuerdings J. WOHLGEMUTH (248) angegeben. „Man beschickt eine Reihe Reagenzgläser mit

absteigenden Mengen der zu untersuchenden Fermentlösung, fügt zu jedem Röhrchen 5 ccm einer 1-proz. Stärkelösung und stellt sofort jedes Röhrchen in ein Gefäß mit Eiswasser. Sind alle Gläschen fertig, werden sie alle gleichzeitig in ein Wasserbad von 40° C übertragen, in dem sie 30—60 Minuten verweilen, um dann wieder in Eiswasser zu kommen, wodurch die Enzymwirkung coupiert wird. Um dann festzustellen, wie stark die Enzymlösung war, werden die Gläschen bis fingerbreit vom Rande mit Wasser aufgefüllt und zu jedem je ein Tropfen einer $^{n}/_{10}$-Jodlösung zugesetzt und umgeschüttelt. Dabei beobachtet man nun verschiedene Färbungen, wie dunkelblau, blauviolett, rotgelb und gelb, je nachdem sie nur Stärke oder Stärke + Erythrodextrin oder endlich nur Erythrodextrin oder Achroodextrin (resp. Zucker) enthalten. Als unterste Grenze der Wirksamkeit (limes) bezeichnet Wohlgemuth dasjenige Gläschen, in dem zum erstenmal die blaue Farbe unverkennbar hervortritt (d. i. bei violetter Färbung des Inhaltes). Aus dem nächstfolgenden (rein roten) Gläschen läßt sich nun leicht die diastatische Kraft für 1 ccm der zu untersuchenden Enzymlösung berechnen. Enthält z. B. das rein rote Gläschen (welches also keine Stärke mehr enthält) 0,02 ccm der Enzymlösung, und dauerte der Aufenthalt im Wasserbad (also die Enzymwirkung) 30 Minuten, so heißt das: es sind 0,02 ccm der Flüssigkeit imstande, innerhalb 30 Minuten 5 ccm 1-proz. Stärkelösung in Dextrin zu verwandeln, mithin 1 ccm der Enzymlösung = 250 ccm 1-proz. Stärkelösung. Die diastatische Kraft für 1 ccm der Fermentlösung bezeichnet Wohlgemuth mit D, wobei zugleich die Temperatur uud Zeit angegeben wird, mit denen gearbeitet wurde. Also im gegebenen Falle $D_{30}^{40^0} = 250^1$. So lassen sich die verschiedensten enzymhaltigen Lösungen miteinander rasch vergleichen.

Mittels dieser Methode hat jüngst Klempin (136) die Eigenschaften des amylolytischen Enzyms ruhender Haferkörner untersucht und sich dabei eines Glyzerinextraktes aus geschrotenem Hafer bedient. Zur Prüfung der Wirksamkeit wurde sogenannte „lösliche Stärke“ (von Kahlbaum) verwendet. Es ergab sich, daß das Optimum der Wirkung zwischen 40—70° C liegt. Wie viele pflanzliche Enzyme, ist auch das hier in Rede stehende hohen Temperaturen gegenüber sehr widerstandsfähig. Erst bei 90—95° C wird es vollständig wirkungslos.

Von prinzipieller Bedeutung ist die Feststellung Klempins, daß auch bei diesem diastatischen Enzym die gleichen Beziehungen zwischen Zeitdauer und Fermentmenge bestehen, welche E. Schütz (218, 219) seinerzeit für das Pepsin des Magensaftes geltend fand. Nach der Schützschen Regel ist die Reaktionsgeschwindigkeit beim Pepsin proportional der Quadratwurzel aus den Fermentmengen.

Bei sehr niedrigen Temperaturen verläuft der Prozeß zwar sehr verlangsamt, ohne jedoch selbst bei 0° C gänzlich aufgehoben zu sein (G. Krabbe, 139), wovon man sich schon durch die Jodprobe überzeugen kann. Auch beeinträchtigt Gefrieren (bei —12° bis —15° C) und Wiederauftauen in keiner Weise die Wirksamkeit wässeriger Malzauszüge. Auf der Fortdauer der Stärkeumwandlung innerhalb lebender Zellen beruht zum größten Teil wohl auch das bekannte Süßwerden der Kartoffeln (H. Müller-Thurgau, 164, 165).

Ueber das Verhalten des wirksamen Körpers bei Gegenwart verschiedener fremder Substanzen sind zahlreiche Versuche angestellt worden. Als feststehend darf gelten, daß die Gegenwart freier Säuren und Alkalien und ebenso die Salze schwerer Metalle die Wirkung aufheben oder doch hemmen. Sehr geringe Säuremengen wirken allerdings, wie insbesondere Kjeldahl nachgewiesen hat, sehr merklich begünstigend auf die Stärkeumsetzung, und wurde hierauf auch die unter gewissen Umständen außerordentlich auffallende Steigerung

der verzuckernden Wirkung durch CO_2 bezogen (SOXHLET, 227; DETMER, 60). Bei den Versuchen, welche BASWITZ (14) in dieser Richtung anstellte, zeigte es sich, daß verschiedene Stärkearten sich nicht gleich verhielten. Während Mais- und Reisstärke ohne CO_2 nur Spuren von Zucker ergaben, lieferte Weizenstärke unter denselben Umständen reichlich und rasch Zucker.

Einen merklich begünstigenden Einfluß auf die Stärkeumsetzung durch Malz besitzen auch einige Neutralsalze der Alkalien uud alkalischen Erden (NaCl, KCl, $CaCl_2$) bei etwas höherer Konzentration (LINTNER). EFFRONT (71) fand, daß Aluminiumsalze sowie die Phosphate des Ammoniums und Calciums, ferner Asparagin und manche Eiweißstoffe den fermentativen Prozeß so günstig beeinflussen, daß die verzuckernde Wirkung um das 10-fache gesteigert werden kann. Desgleichen soll nach GRÜSS Gips die Hydrolyse günstig beeinflussen. Einen entgegengesetzten hemmenden Einfluß besitzt dagegen das saure Kaliumoxalat.

Die Untersuchungen von GREEN (96) und LINZ haben gezeigt, daß Diastaselösungen auch durch helles Tageslicht zersetzt werden. Nach GREEN sind die violetten und ultra-violetten Strahlen von stärkster Wirkung. Im Rot, Orange und Blau findet die Zerstörung der Diastase erst sehr spät statt.

3. Darstellung diastatischer Enzyme.

An Versuchen, das wirksame Prinzip der Stärkeverzuckerung aus dem Malzextrakt zu isolieren, hat es natürlich nicht gefehlt, und schon 1814 glaubte KIRCHHOFF (134) die Kleberproteïnstoffe dafür verantwortlich machen zu dürfen, da er beobachtet hatte, daß Stärke beim Stehen mit Weizenkleber bei 40° verzuckert wird. Auch SAUSSURE hielt zunächst den Kleber für die Ursache der Zuckerbildung beim Keimen, und MULDER (163) wollte sogar allen Eiweißkörpern eine derartige Wirkung zuschreiben. Von größter Bedeutung war dann die Entdeckung von PAYEN und PERSOZ (176), daß sich aus einem wässerigen Auszug gemahlener gekeimer Gerste durch Alkohol ein Niederschlag gewinnen läßt, der nach dem Trocknen und Wiederauflösen dieselben Eigenschaften besaß wie der ursprüngliche Auszug und den sie als „Diastase" (von διάστασις = Trennung) bezeichneten (1833). Damit war der erste Repräsentant einer großen Gruppe von Enzymen bekannt geworden, welche Polysaccharide hydrolytisch zu spalten vermögen und sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren eine außerordentlich wichtige Rolle spielen.

LINTNER (148) erhielt ein sehr wirksames Präparat nach folgender Methode. Das Malz wurde mit 20-proz. Alkohol ausgezogen und der Auszug mit 2 Vol. Alkohol absolutus niedergeschlagen, der Niederschlag wieder gelöst, durch Dialyse von Asche möglichst befreit, mit Alkohol gefällt, gewaschen und getrocknet. Das Präparat wirkte stark diastatisch und enthielt 4—5 Proz. N. OSBORNE (173) hat die LINTNERsche Methode noch dadurch verbessert, daß er die Diastase mit $(NH_4)_2SO_4$ aussalzte, wobei er eine Substanz mit ca. 17 Proz. N von hoher Wirksamkeit erhielt. Die von OSBORNE erhaltene Diastase soll ein Albumin sein. Bei Erwärmung der Lösungen seiner Präparate bis 65° C bemerkte er eine Koagulation. Auch LOEW (152) hielt die Diastase für einen Eiweißkörper von peptonartiger Beschaffenheit. Bei HÜFNER (122) begegnen wir dagegen folgender Ansicht: „Vergleicht man die Analysen von verschiedenen Enzymen, so leuchtet ein, daß alle bisher nach besseren Methoden isolierten analysierbaren Fermente von den Eiweißkörpern wesentlich verschiedene Substanzen sind, und es wird sogar bei ihrem höherem Gehalt an O wahrscheinlich, daß ihre Moleküle, mögen sie $>$ oder $<$ als die des Eiweißes sein, hauptsächlich durch Oxydation aus letzteren entstanden sind."

Zur Entfernung wenigstens eines Teiles der Eiweißkörper griff Angelo Pugliese (185) auf das schon von Payen und Persoz empfohlene und auch von Dusquenel und Krauch (70) verwendete Verfahren zurück, indem er die wässerigen Auszüge vorübergehend bis auf die Koagulationstemperatur der Eiweißkörper erwärmte. Dabei wird allerdings ein Teil des Enzyms durch den sich bildenden Niederschlag mitniedergerissen, indessen wird hierdurch in qualitativer Hinsicht die Wirksamkeit der übrigen Diastaselösung nicht geändert. Um eine möglichst vollkommene Abscheidung der Eiweißkörper zu erzielen, wurden die Wasserextrakte aus Malz fast genau neutralisiert und dann für 3—4 Minuten in ein zuvor auf 70° C erwärmtes Wasserbad eingetaucht, schnell abgekühlt und filtriert. Im Filtrat lassen sich meist nur Spuren von Eiweiß nachweisen. Nun wird mit dem 6—8-fachen Vol. 94-proz. Alkohols versetzt, der Niederschlag gesammelt, wiederholt mit Alkohol und Aether gewaschen, und über H_2SO_4 getrocknet. Man erhält ein gelbliches, leicht und klar in Wasser lösliches Pulver. Die Lösung gab nach schwachem Ansäuern beim Kochen nur eine Trübung, ebenso mit Essigsäure und Ferrocyankalium, sowie mit $HgCl_2$. Mit Millons Reagens trat ein geringer Niederschlag auf, der beim Erwärmen rot wird. Die Substanz war phosphorhaltig und enthielt nach dem Trocknen 7,05 Proz. N.

Auf die Angaben von Payen und Persoz, wie auch von Lintner gestützt, aus welchen folgt, daß Diastase in ca. 65-proz. Alkohol unlöslich, in ca. 50-proz. aber löslich ist, und daß sie nicht dialysiert, hat A. Wroblewsky (250) eine Reindarstellung der Diastase versucht. Es gelang Wroblewsky, einen löslichen Proteïnstoff darzustellen, dessen N-Gehalt 16,53 Proz. betrug und der stark verzuckernd auf lösliche Stärke wirkte. Derselbe ist in H_2O schwer löslich, quillt leicht und bildet opalisierende, schwer filtrierbare, durch Tonzellen nur teilweise durchgehende und nicht dialysierbare Lösungen, die durch 60—70-proz. Alkohol fällbar sind. Je weniger Salze diese Diastase enthält, desto schwieriger ist sie auszufällen, eine Erscheinung, die auch bei anderen Enzymen, sowie gewöhnlichem Eiweiß bemerkt wird. Sie gibt eine deutliche Millonsche Reaktion, sehr leicht und schon in der Kälte Xanthoproteïnreaktion, mit Essigsäure + Ferrocyankalium eine Trübung, mit HNO_3 eine solche, die im Ueberschuß der Säure löslich ist. Mit Sublimat gibt die Lösung eine Trübung, die in NaCl-Lösung löslich ist, mit Bleizucker keinen Niederschlag, mit Bleiessig nur geringe Trübung, mit Phosphorwolfram- und Phosphormolybdänsäure flockige Niederschläge, ebenso mit Tannin. Mit Jodquecksilberkaliumjodid fällt sie in Form einer gequollenen Verbindung nieder. Dieses Diastasepräparat ist mit $MgSO_4$ oder $(NH_4)_2SO_4$ aussalzbar und koaguliert nicht beim Kochen, wird mit Essigsäure nicht ausgefällt. Allen diesen Eigenschaften zufolge scheint es sich um einen Körper zu handeln, der den Albumosen ziemlich nahesteht.

In letzter Zeit haben Fränkel und Hamburg (88) eine Reindarstellung der Malzdiastase versucht, wobei sie auf die Mitwirkung von Alkohol ganz verzichteten. Das angewendete Verfahren gliederte sich in 3 Teile, indem zunächst die nicht enzymatischen Substanzen entfernt werden sollten, worauf eine mechanische Reinigung und schließlich eine „biologische“ durch Hefe vermittelte folgten.

Malzschrot wurde mit der 3-fachen Gewichtsmenge Wasser bei 25° C eingemaischt und nach einstündigem Umrühren koliert, und der Rückstand abgepreßt. Nach Bestimmung der verzuckernden Kraft wird so lange basisch-essigsaures Blei zugefügt, als die diastatische Kraft unverändert bleibt. Das klare Probefiltrat darf keine Fällung mit Schwefelammon geben. Man läßt dann absitzen, filtriert durch Papier und saugt hierauf das gesamte Filtrat durch einen Pukalfilter in sterile Flaschen, in denen die Flüssigkeit einer Gärung mit Frohberg-Hefe bei 28° C unterworfen wird. Nach Beendigung dieser Gärung wird die Flüssigkeit abermals durch einen Pukalfilter getrieben und mit $CaCO_3$ neutralisiert. Dann wird das eingeengte Filtrat abermals einer Gärung mit einem Gemisch aus Frohberg- und

Logos-Hefe unterworfen. Nach Eintritt des genau festzustellenden Endvergärungsgrades wird die Flüssigkeit wieder durch einen Pukalfilter steril filtriert und im Vakuum bis zur Sirupkonsistenz eingeengt. Durch Trocknen im Vakuum über H_2SO_4 erhält man ein trockenes gelbliches Pulver, das sich, in Wasser gelöst, stark diastatisch wirksam zeigt.

Das so gewonnene Präparat ist, im Gegensatz zu den gewöhnlichen unreinen Diastasepräparaten, chemischen Einwirkungen gegenüber außerordentlich empfindlich. Sowohl Alkohol wie Aceton vernichten nach kurzer Zeit die Wirksamkeit. Von Eiweißreaktionen zeigt es nur spurweise Millonsche Reaktion. Die Lösung reduziert nicht Fehlingsche Lösung, gibt aber die Molischsche Reaktion, sowie schwache Pentosenreaktion. HCl, H_2SO_4 und H_3PO_4 bewirkten schwache Trübung der Lösungen, ebenso essigsaures Blei und basisches Bleiacetat.

Wenn somit die Diastase oder, wie man die ganze Gruppe stärkeverzuckernder Enzyme neuerdings bezeichnet, „Amylase" ihrem chemischen Charakter nach den Eiweißstoffen fernsteht, so stimmen auch die physikalischen Eigenschaften hiermit überein. Zwar ist nach Hirschfeld (117) Pergamentpapier für Amylase so gut wie undurchlässig, doch hat später Krabbe (139) diese Angabe bestritten, was Grüss und neuerdings auch Fränkel und Hamburg (88) bestätigten. Auch durch Tonzellen oder Tannenholzzylinder kann man das Ferment unter Druck durchpressen. Nach den letztgenannten Forschern geht Diastase durch Tonzellen leichter hindurch als Gummi, Dextrin oder gar Eiweiß. Es ist dieses Verhalten von Bedeutung mit Rücksicht auf die Frage einer möglichen Verbreitung der Amylase von Zelle zu Zelle, sowie der oben besprochenen eigenartigen Korrosionserscheinungen an Stärkekörpern.

Was die lokalen Korrosionen betrifft, welche an Stärkekörnern nicht nur in keimenden Samen, sondern auch dann auftreten, wenn sie allseitig von Diastaselösung bespült sind, so ist es sehr bemerkenswert, daß man auch bei der Lösung echter Kristalle ähnliche Erscheinungen kennt. Wie die Lösung der Stärkekörner, so erfolgt auch die Lösung verschiedener Kristalle nicht immer durch ein gleichmäßiges Abschmelzen von außen, sondern es entstehen auf den Kristallflächen verschieden gestaltete lokale Vertiefungen. Ob die Ursache der Erscheinung in beiden Fällen auf Strukturverschiedenheiten oder auf verschiedenen Kontakt der Flüssigkeit an der Oberfläche der löslichen Körper beruht, ist zurzeit nicht sicher zu entscheiden.

4. Lokalisation der Diastasen in Samen.

Es ist eine vielumstrittene Frage, ob die im Endosperm aufgespeicherten Nährstoffe und speziell die Stärke in den stärkeführenden Samen bei der Keimung ausschließlich durch Enzyme, die der Embryo ausscheidet (sezerniert), aufgeschlossen werden oder ob die Endospermzellen selbständig dabei in Tätigkeit treten und die Nährstoffe auflösen (intracellular verdauen) können. Der letzteren Ansicht sind namentlich Pfeffer (179) und seine Schüler, Hansteen (114) und Puriewitsch (186), während Brown und Morris (35) behaupten, daß die Endospermzellen „tot" seien und daß die lösenden Enzyme nur vom Embryo, insbesondere aus dem Epithel des den Gräsern eigentümlichen „Schildchens" (Scutellum) herstammen. Der Embryo liegt bei den Gräsern am einen Ende des Kornes und steht mit dem Endosperm durch Vermittlung des „Schildchens" in Be-

rührung. „Ueber der Oberfläche des Scutellums, angrenzend an die Zellen des Endosperms, befindet sich eine scharf markierte äußere Schicht oder das Epithelium. Dieses besteht aus eng nebeneinander gelagerten säulenförmigen Zellen, die mit ihren Längsachsen rechtwinklig zur Oberfläche angeordnet sind“ (Green) und nicht nur als wichtigste Enzymbildner zu fungieren scheinen, sondern auch die Resorption des aus der Umsetzung der Stärke in den Endospermzellen hervorgehenden Zuckers vermitteln. Wir werden später bei tierischen Zellen noch oft dieser Doppelfunktion der Sekretion und Resorption begegnen. Im Endosperm selbst scheint bloß die oberflächlich gelegene sogenannte Aleuronschicht an der Amylasebildung beteiligt zu sein (Haberlandt, 108). Die viel bedeutsamere Rolle, welche in dieser Hinsicht der Embryo spielt, geht schon aus Versuchen von van Tighem (230) hervor, bei denen sich ergab, daß vom Endosperm isolierte Keimlinge von *Mirabilis Jalapa* in feuchtem Moose sich weniger kräftig entwickeln als andere, die unter sonst gleichen Umständen mit einem künstlich bereiteten Stärkebrei in Berührung gebracht wurden, eine Tatsache, die van Tighem mit Recht als Beweis dafür ansieht, daß von seinen Keimlingen Nahrung aus dem Stärkebrei aufgenommen wurde. Auch fand er schon die dem Scutellum eines Keimlings zunächst liegenden Stärkekörner in beginnender Auflösung begriffen und neigte sich daher der Ansicht zu, daß bei den Gramineen die Diastase von den Zellen des Schildchens abgesondert wird. Brown und Morris (35) machten später Versuche in gleicher Richtung. Sie fanden, daß die vom Endosperm losgelösten Schildchen, in Wasser gelegt, an dieses Diastase abgeben. Wurden ferner nach Entfernung der Endosperme die Gerstenkeimlinge mit den Schildchen auf Gelatine gelegt, in der sich Stärkekörnchen eingebettet befanden, so waren die letzteren nach einiger Zeit korrodiert. Wird nun von den Schildchen die Epithelschicht abpräpariert, so verlieren sie die Fähigkeit, Diastase abzuscheiden. Derselbe Unterschied wurde auch bemerkt, als die Keimlinge auf steifen Stärkekleister gelegt wurden, in den diejenigen einsanken, die noch die Epithelschicht besaßen. Ließe sich gegen diese Versuche noch der Einwand erheben, daß möglicherweise Bakterienwirkungen mit im Spiele waren, so gilt dies nicht für einen Versuch von Hansteen (114), in dem Bakterien ausgeschlossen waren. Hansteen goß an die Schildchen von Embryonen Gips, der mit viel Stärke versetzt war. Die Stärkekörner in der Nähe des Schildchens wurden nach 5—7 Tagen angegriffen. Die Korrosion schreitet von da aus energisch weiter, und die Keimpflanze gewinnt jetzt durch die sekretorische Tätigkeit des Schildchens den in dem toten Endospermersatz gebildeten Zncker. In dem isoliert gehaltenen Endospermersatz bleibt, auch in Berührung mit viel Wasser, die Stärke ganz unverändert, und da Bakterien und Pilze gänzlich ausgeschlossen waren, so ist demgemäß die Sekretion von Diastase aus dem Schildchen des Embryo völlig sichergestellt. Unter solchen Umständen kann es nicht mehr verwundern, wenn Brown und Morris fanden, daß auch abgetötete Endosperme lebende Embryonen zu ernähren vermögen. Dieselben Forscher vermochten sogar isolierte Gerstenembryonen auf zuckergetränkter Glaswolle oder auf 5-proz. Zuckergelatine zum Wachstum zu bringen. Am besten ernährte Rohrzucker, und es gelang unter Hinzufügnng von Nährsalzen, am Lichte unter diesen Umständen normale Pflanzen zu erziehen.

Weniger gut wirkten Invertzucker, Glukose, Fruktose, Maltose und Raffinose. Stärke von verschiedenen Pflanzen wurde korrodiert und saccharifiziert. Auch GRÜSS (101) hat Ernährungsversuche an isolierten Gerstenkeimlingen angestellt und konstatierte bei Darreichung von Glukose in deren Schildchen Rohrzucker und Stärke. Unter allen Umständen spricht auch die chemisch und mikroskopisch nachweisbare Verteilung von Diastase im Samen entschieden dafür, daß vom Keimling aus und bei den Gramineen speziell vom Schildchen Ferment sezerniert wird, womit allerdings nicht gesagt sein soll, daß nicht auch im Endosperm selbst Diastase entsteht oder schon vorhanden ist.

PFEFFER (179) goß dem vom Embryo abgetrennten Endosperm des Mais oder der Gerste Gips derart an, daß die erstarrte Masse an Stelle des Schildchens dem Endosperm angeschmiegt war. Dieses lag nunmehr dem Scheitel eines Gipssäulchens auf, das mit der Basis entweder in einer relativ sehr großen oder in einer minimalen Wassermenge stand. Ging nun die Auflösung der Stärke im Endosperm vor sich, so konnte der gebildete Zucker durch das Gipssäulchen abgeleitet werden. Die Stärkeentleerung erfolgte in der Tat in normaler Weise bei den Versuchen, in denen viel Wasser zugegen war. Schon nach 10—13 Tagen hatten die dem Gipssäulchen näheren Zelllagen des Endosperms die gesamte, die fernsten Zelllagen aber den größten Teil der Stärke verloren, und die noch vorhandenen Körner waren in üblicher Weise angefressen. Inzwischen war der Zucker durch die Gipssäule ins Wasser gelangt und bei der großen Menge desselben dauernd abgeleitet worden. Nach dem Abdampfen des Wassers auf ein kleines Volum wurde in demselben „ein im Verhältnis zu den angewandten Endospermen sehr ansehnlicher Gehalt an reduzierendem Zucker festgestellt. Bei nur sehr geringer Wassermenge kam es dagegen zu keiner Entleerung des Endosperms, und höchstens in den dem Gipssäulchen nächsten Zellen des Endosperms machte sich eine gewöhnliche Korrosion an einzelnen Stärkekörnern bemerkbar. Es geht hieraus hervor, daß mit der Ansammlung einer gewissen Zuckermenge in dem Wasser der fernere Umsatz von Stärke gehemmt wird". Auch KJELDAHL fand bei seinen quantitativen Bestimmungen, daß die angenäherte Proportionalität zwischen Diastase und Kupfermenge aufhört, wenn 30 Proz. Zucker vorhanden sind; nach LINZ liegt diese Grenze schon bei 10 Proz. Wie PURIEWITSCH (186) gezeigt hat, wird die Entleerung der Endosperme auch dann gehemmt, wenn anstatt Wasser eine genügend konzentrierte Lösung von Stoffen angewendet wird, die unter den Entleerungsprodukten nicht vorkommen. So wird z. B. die Entleerung des Endosperms von Mais und Weizen in eine 2-proz. Rohrzuckerlösung oder 2-proz. Glyzerinlösung hinein ziemlich stark gehemmt und in 1,5-proz. NaCl- und KNO_3-Lösung ganz sistiert. Im übrigen erfolgt die Entleerung auch dann, wenn man die Endosperme anstatt mit Gips unmittelbar mit Wasser in Berührung bringt.

Die Erscheinnng, daß Endosperme ihre Stärke nicht lösen, wenn die Ableitung der löslichen Umsetzungsprodukte verhindert wird, daß sie jene dagegen auflösen, wenn diese abgeleitet werden, beweist, daß das Endosperm der Gramineen nicht als ein toter Speicher von Reservematerial angesehen werden kann, wie es mehrfach geschehen ist; es ist vielmehr zu aktiver Tätigkeit befähigt, und es bedürfte von

seiten des Embryo keiner Einwirkung durch Sekrete oder auf andere Weise, um die volle Entleerung des Endosperms zu erzielen. „Denn beim Keimen des intakten Samens wird der Zucker durch das Schildchen der wachsenden Pflanze zngeleitet, die durch den Stoffverbrauch die Fortführung der Glykose und damit die Kontinuität des Stärkeumsatzes im Endosperm notwendig herbeiführen muß“ (Pfeffer). Diese Entleerung geht bei der normaler Keimung keineswegs schneller, sondern sogar langsamer von statten als bei den Gipsversuchen. Wenn sonach für die Entleerung des Endosperms die Sekretion von Diastase durch das Schildchen des Embryo nicht absolut notwendig ist, so haben doch die schon erwähnten Versuche gezeigt, daß eine solche Sekretion sicher stattfindet, und es ist somit die Lösung der Stärke teils auf Enzym zu beziehen, welches autochthon in den Endospermzellen selbst entsteht, teils auf solches, das diesen vom Keimling zugeführt wird.

Nach Diana Bruschi (37), welche neuerdings (1906) wieder die Frage experimentell untersucht hat, bestehen bezüglich der Selbstverdauung in isolierten Endospermen Verschiedenheiten bei den verschiedenen Gramineen. Beim Mais ist die Entleerung partiell und wird durch Chloroform aufgehoben oder doch sehr verlangsamt. Bei Weizen und Roggen wurde vollständige Entleerung beobachtet. Da Chloroform letzterenfalls den Vorgang nicht hemmt, so hält Bruschi die Endospermzellen hier für tot, dies würde nach der Verfasserin auch für die Hauptmasse der Endospermzellen beim Weizen und der Gerste gelten; nur den unmittelbar unter der Aleuronschicht liegenden stärkeführenden Zellen schreibt sie noch einen Rest von Lebenstätigkeit zu. In ruhenden Samen wäre in den Endospermzellen ein „Proenzym“ (Zymogen) vorhanden, welches, während des Lebens gebildet, sich auch nach dem Absterben der reifen, stärkegefüllten Zellen in denselben erhält und bei Gegenwart von O oder verdünnten Säuren aktiv wird, d. h. sich in ein die Verdauung herbeiführendes Enzym umwandelt, ohne daß die Lebenstätigkeit ins Spiel zu treten braucht. Isolierte Endosperme, mit Wasser, Glyzerin und $^1/_{100}$ n HCl zerrieben, lieferten bei Gegenwart von Chloroform nach einiger Zeit beträchtliche Mengen von Zucker.

Es kann sonach nicht bezweifelt werden, daß es sich bei der Lösung der Reservestärke in keimenden Gramineensamen teils um die Erzeugung eines amylasehaltigen Sekretes seitens gewisser Zellen des Embryo, zum Teil aber auch des Endosperms selbst handelt, also um einen Vorgang gleicher Art, wie bei dem Verdauungsprozeß so vieler Tiere. Die Analogie erstreckt sich auch auf gewisse histologisch nachweisbare Erscheinungen an den betreffenden zelligen Elementen, welche sozusagen als der morphologische Ausdruck des Absonderungsprozesses gelten dürfen. Wie fast immer in tierischen Drüsenzellen, scheint das Enzym oder doch eine Vorstufe der wirksamen Substanz in Form von Körnchen (Granulis) im Innern des Plasmakörpers aufzutreten. Im ruhenden Samen erscheinen die Zellen des Schildchenepithels feinkörnig durchscheinend. Befindet sich aber etwa ein Gerstenkorn nur einige Stunden unter Keimbedingungen, „so findet im Inhalt der Zellen eine ausgesprochene Veränderung statt. Das Protoplasma wird ersichtlich gröber in der Struktur, und die Körner wachsen an Zahl und Umfang, wobei sie in der Zelle einen solchen Raum einnehmen, daß sie den Zellkern fast

verdecken. Diese Veränderungen erreichen in 1—2 Tagen ihren Höhepunkt, von da ab verändern sich die Zellen während des Keimprozesses nicht weiter. Das Gewebe des Endosperms über dem Scutellum wird stärkefrei, während das Epithelium grobkörnig bleibt und die Gewebe des Embryo selbst, besonders die Zellen des Schildchens, sich mehr und mehr mit neugebildeten Stärkekörnern anreichern. Wenn auf diese Weise das Reservestärkelager im Endosperm erschöpft ist, dann ändern die Epithelzellen wieder ihr Aussehen, indem sie die körnige Beschaffenheit verlieren und wieder durchscheinend werden, wie im Anfang" (GREEN-WINDISCH, 98). Daß es sich hier um Vorgänge handelt, welche mit der Sekretion von Diastase unmittelbar zusammenhängen, dürfte kaum zu bezweifeln sein.

5. Sind die Samenamylasen Enzymgemische?

Eine Frage, die mehrfach erörtert wurde, ist die, ob die Samenamylasen einheitliche Enzyme sind oder Enzymgemische, etwa einem aus Stärke Dextrin bildenden neben einem zweiten Dextrin in Maltose umwandelnden Ferment bestehend.

Die ersten positiven Angaben über das Vorkommen zweier Enzyme im Gerstenmalz wurden von DUBRUNFAUT (66—68) und CUISINIER (56) gemacht. Aber erst seit WYSMAN (251) ist die „Zweienzymtheorie" der Malzamylase (Diastase) ernstlich diskutiert worden. Nach WYSMANS Auffassung besteht die Gerstenmalzamylase (Diastase) aus zwei Enzymen: „Maltase", welche aus Stärke Maltose und Erythrodextrin („Erythrogranulose" WYSMAN) erzeugt, und „Dextrinase", welche aus Stärkegranulose nur Maltodextrin erzeugen sollte. WYSMANS „Dextrinase" hat dann BEIJERINCK (16) als ein Gemisch von „Maltase" und einem anderen von ihm als „Granulase" bezeichneten Enzym aufgefaßt, welches Stärkegranulose in Maltose und Achroodextrin spalten soll. Wird dieses Gemenge nun über 70 ° C erhitzt, so soll die Maltase ganz absterben, da dieser Körper schon bei 55 ° geschädigt wird, und ferner unterliegt die Granulase einer chemischen Umwandlung, welche darin besteht, daß ihr Vermögen, Maltose zu bilden, stark beeinträchtigt wird, während die Eigenschaft der Dextrinproduktion nicht verändert wird. Dies würde aber der Körper sein, welchen WYSMAN als „Dextrinase" bezeichnet. Sollten wirklich zwei derartige Enzyme in der „Diastase" vereint sein, so würde doch unter allen Umständen ihre Bezeichnung geändert werden müssen, da nach dem zurzeit üblichen Vorgang jedes Enzym nach dem Körper benannt wird, auf den es einwirkt. Nach dem Vorschlag von OPPENHEIMER wäre die Granulase BEIJERINCKS als „Erythroamylase", die „Maltase" dagegen als „Achrooamylase" zu bezeichnen.

Die Methode, durch welche WYSMAN zur Trennung der beiden angeblichen Komponenten der Malzamylase (Diastase) gelangte, beruht vor allem darauf, daß beide Enzyme mit merklich verschiedener Geschwindigkeit diffundieren sollen. Es werden dünne, senkrecht zur Längsachse eines gekeimten Gerstenkornes gelegte Querschnitte auf die Oberfläche einer dünnen stärkehaltigen Gelatineplatte gelegt (10-proz. Gelatinelösung mit $^1/_2$ Proz. Kartoffelstärke [besser LINTNERS lösliche Stärke] einige Minuten gekocht und ausgegossen). Die beiden Enzyme diffundieren aus den Querschnitten in die Gelatine hinein, wirken amylolytisch auf die Stärke und erzeugen dabei ein ohne weiteres sichtbares zirkuläres Diffusionsfeld. Da das eine nach BEIJERINCK aus Stärke Maltose + Erythro-

dextrin, das andere dagegen Maltose + Achroodextrin erzeugen soll, so muß die Gelatinestärkeplatte, wenn sie mit Jod-Jodkaliumlösung übergossen wird, sich blau färben dort, wo kein Enzym hinzugetreten ist und dort, wo die sogenannte Maltase allein eingewirkt hat. Geht man nach genügender Diffusionszeit über zur Uebergießung der Gelatineplatte mit einer Lösung von Jod-Jodkalium, so bemerkt man folgende Erscheinung. Während die Platte sich im Ganzen blau färbt, findet man, daß das Diffusionsfeld der Malzamylase zweifarbig ist, und zwar im Innern farblos, und dieser farblose Zirkel wird durch einen violettroten Erythrodextrinring eingeschlossen. Dieser letztere ist sehr schmal bei den Querschnitten der gekeimten, sehr breit bei jenen der ungekeimten Getreidekörner. Wysman deutet diese Erscheinung folgendermaßen: Die beiden im Malz enthaltenen Enzyme diffundieren mit ungleicher Geschwindigkeit; die Maltase eilt dabei der Granulase voraus, woraus folgt, daß, soweit die „Granulase" diffundiert ist, diejenigen Umwandlungen der Stärke stattgefunden haben müssen, welche darin durch die gleichzeitige Einwirkung beider Enzyme zustande kommen. Da diese Endprodukte jedoch Maltose und Achroodextrin wären, so muß dieser den beiden Diffusionsfeldern der Maltase und Granulase gemeinsame Teil mit Jod farblos bleiben. Rings um dieses farblose Feld aber soll ein Ring vorkommen, wo nur die vorausgeeilte Maltase angekommen ist und die Granulase fehlt. Da aber die Maltase aus Stärke neben Maltose noch Erythrodextrin erzeugt, so muß dieser Teil mit Jod sich violett-rot färben. Der Befund läßt aber auch andere Deutungen zu.

Auch Fränkel und Hamburg (88) vertreten neuerdings (1906) die Ansicht, daß die Diastase kein einheitliches Enzym ist, sondern „eine Gruppe von Enzymen", welche die Stärke bis zum Traubenzucker (? B.) abzubauen vermögen. Sie unterscheiden Stärke verflüssigende und Stärke verzuckernde Diastasen und wollen „eine ziemlich deutliche Trennung der beiden Hauptgruppen" durch Dialyse gegen Wasser beobachtet haben. Während die verzuckernden Amylasen der Hauptsache nach durch Membranen durchgehen, bleiben die verflüssigenden in der Wand fixiert, was die genannten Autoren mit einer verschiedenen Molekulargröße der supponierten beiden Enzymgruppen in Beziehung bringen.

6. Sonstige Verbreitung der Diastasen bei höheren Pflanzen.

Gestützt auf die Erfahrung, daß diastatisch wirkende Enzyme (Amylasen) (deren Identität mit der Samenamylase erst noch zu beweisen wäre) in den verschiedensten Pflanzen und Pflanzenteilen aufgefunden worden sind und, wie sich A. Meyer ausdrückt, so allgemein verbreitet sind, wie das Auftreten der Stärke selbst, ist vielfach die Meinung herrschend, daß auch überall, wo in der lebenden Pflanze Stärke in Lösung gebracht wird, dieses immer durch Vermittelung amylolytischer Enzyme (Amylasen) geschieht, und ich glaube, daß von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus eine solche Vorstellung die größte Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Gleichwohl hat Wortmann (249a) diese Anschauung auf das heftigste bekämpft, und zwar gestützt auf experimentelle Untersuchungen an grünen Blättern.

Wie bekannt, entsteht Stärke primär in den Chlorophyllkörpern grüner Pflanzen unter dem Einfluß des Lichtes, um dann weiterhin gelöst, d. h. in Zucker umgewandelt zu werden, in welcher Form sie nach den Orten ihrer Bestimmung wandert. Diese Auflösung der transitorischen, in den Chloroplasten eingeschlossenen Stärke könnte

nun offenbar ebenso gut von der Substanz der Chloroplasten selbst, wie durch ein etwa von ihnen ausgeschiedenes oder in sie eindringendes Enzym bewerkstelligt werden. Letzterenfalls müßte es aber dann offenbar leicht möglich sein, Diastase in den grünen Blättern nachzuweisen. Wenn, wie SACHS zeigte, pro Quadratmeter *Helianthus*-Blattfläche in einer Nachtstunde fast 1 g Stärke auswandert, also doch auch gelöst werden muß, so sind, falls diese Lösung ausschließlich durch diastatisches Enzym geschieht, diese Enzymwirkungen denen der keimenden Getreidesamen so vielmals überlegen, daß man von vornherein erwarten müßte, daß wässerige Extrakte kräftig assimilierender grüner Blätter in auffallender Weise auf Stärkemehl einwirken. Ja, gerade die Blätter müßten die weitaus günstigsten Objekte zur Darstellung von Diastasepräparaten darbieten, gegenüber welchen sogar die Wirkung der Malzdiastase eine mäßige sein würde.

In direktem Gegensatz hierzu stehen nun die bisher mit Blattextrakten erzielten Befunde. Schon SACHS drückte sich daher sehr vorsichtig aus, indem er sagt: „Wir wissen nicht, ob die Auflösung der Stärke im Chlorophyll durch eine dem Chlorophyllkorn selbst innewohnende Kraft bewirkt wird oder ob ein besonderes diastatisches Ferment die Stärke in Zucker verwandelt." Dieser Satz gilt natürlich mutatis mutandis nicht nur für die Stärkeumwandlung in den Blättern, sondern ebensogut für die entsprechenden Vorgänge in allen den Geweben, in denen Stärke auf der Wanderung begriffen ist, ausgenommen zunächst keimende und treibende stärkehaltige Organe. WORTMANN untersuchte die wässerigen Extrakte der Blätter einer großen Anzahl Pflanzen auf ihren Diastasegehalt, fand die Extrakte jedoch in der Mehrzahl der Fälle völlig diastasefrei, nur ausnahmsweise ließen sich Spuren konstatieren; aber auch dann wurde feste Weizenstärke niemals angegriffen; und doch ist es die Aufgabe der Diastase, da, wo sie überhaupt physiologisch verwertet wird, die feste Stärke in Lösung zu bringen. Bei keimenden Samen und Knollen läßt sich ja eine ganz energische Wirkung auf feste Stärkekörner nachweisen. Wir müßten hiernach annehmen, daß die Auflösung der Stärke in den Blättern vom Protoplasma **direkt** bewirkt wird, und daß keine oder doch nicht genügende Mittel vorhanden sind, um die Blattstärke unabhängig vom Plasma in den Blattzellen in Lösung zu bringen.

Ich bin der Meinung, daß, selbst wenn die Beobachtungen WORTMANNS in jeder Hinsicht zutreffend wären, doch noch kein zwingender Grund vorläge, die Mitwirkung von Enzymen hier ganz in Abrede zu stellen. Denn die Möglichkeit, daß auch Amylasen fest an das Plasma gebunden sein können, ist nach unserem gegenwärtigen Wissen durchaus nicht von der Hand zu weisen.

Nun haben aber außerdem H. T. BROWN und G. H. MORRIS (35) das Vorhandensein von Diastase in den Blättern auf anderem Wege sicher erwiesen. Sie konnten keinen einzigen Fall feststellen, in dem Diastase nicht in einer Menge anwesend war, die genügte, um viel mehr Stärke umzuwandeln, als das Blatt jemals enthalten kann; häufig findet sie sich sogar in solcher Menge vor, daß sie vielmal mehr Stärke umzuwandeln imstande ist, als das Trockengewicht des Blattgewebes beträgt. Die Versuchsergebnisse WORTMANNS erklären sich nach BROWN und MORRIS daraus, daß er wässerige Auszüge der Blätter zum Diastasenachweis benutzte, während es doch oft bei der Schwierigkeit, mit der sich das Enzym vom Plasma trennt, unmöglich ist, auf diese Weise eine wirksame Lösung zu erhalten. Die im Blatt

enthaltene Diastase kann nur dadurch nachgewiesen werden, daß man das Blatt bei 40—50° trocknet und es dann fein gepulvert verwendet. Brown und Morris zeigten ferner, daß die Blattdiastase aus der Stärke dieselben Produkte erzeugt, wie die Malzdiastase. Daß die Blattdiastase entgegen der Ansicht von Wortmann auch imstande ist, feste Stärke anzugreifen, haben Brown und Morris durch überzeugende Versuche bewiesen. Beispielsweise zeigten sich Buchweizen-Stärkekörner durch die Diastase der Erbsenblätter schon nach 2 Stunden deutlich angegriffen, und viele waren nach 10 Stunden völlig aufgelöst und zerstört. Es kann demnach kein Zweifel sein, daß feste Buchweizenstärke durch die Diastase der Erbsenblätter nahezu so rasch wie die Stärke im lebenden Blatt angegriffen wird; durch leicht saure Reaktion, wie sie auch der Zellinhalt im allgemeinen zeigt, wird diese Wirkung begünstigt. E. Eisenberg (73) kommt auf Grund ihrer Untersuchungen über den Diastasegehalt in Blättern zu dem Schluß, daß „im allgemeinen Blätter, die bei der Assimilation (des C) leicht Stärke speichern, viel Diastase enthalten, während Zuckerblätter arm an dem Enzym sind“. Dieselbe Verfasserin hat auch gezeigt, daß beleuchtete Blätter während der Periode energischer Stärkespeicherung reicher an Diastase sind als entstärkte beschattete Blätter derselben Pflanzen. Die gegenteiligen Angaben von Brown und Morris über ein relatives Sinken des Diastasegehaltes im Tageslichte konnten in keinem Falle bestätigt werden.

W. Butkewitsch (46) hat neuerdings (1908) gezeigt, daß das Verschwinden der Stärke aus Rinde und Holz gewisser Pflanzen (*Robinia pseudacacia*, *Sophora japonica*, *Morus alba*) durch ein amylolytisches Enzym bewirkt wird, dessen Vorhandensein sich leicht dadurch erweisen läßt, daß sein Temperaturmaximum weit über der Zerstörungstemperatur der lebenden Protoplasten liegt (bei 60 bis 80° C). Die stärkereiche Rinde wurde zerkleinert und gleiche Mengen derselben mit Wasser übergossen. Die eine Probe wurde dann auf 100° C erhitzt, die andere einer Temperatur von etwa 60° ausgesetzt. In letzterer ließ sich schon nach 1 Stunde weder mikro- noch makrochemisch (mit Jod) eine Spur von Stärke oder durch Jod färbbares Dextrin nachweisen. Bei 80° verschwindet die Stärke ebenfalls rasch, aber es entstehen dann neben einer geringen Menge reduzierenden Zuckers hauptsächlich dextrinartige Stoffe, welche sich mit Jod violettrot färben. Auch getrocknete und zerriebene Rinde sowie wässerige Extrakte derselben riefen bei 50° C eine rasche Verflüssigung von Stärkekleister hervor, wobei nach einiger Zeit die Stärkereaktion verschwindet und die Flüssigkeit die Fähigkeit gewinnt, Fehlingsche Lösung zu reduzieren. Durch Fällen mit Alkohol wurde aus einem wässerigen Auszug ein sehr aktives Präparat des diastatischen Enzyms erhalten. Die Umsetzung der Stärke ging bei diesen Versuchen über die Bildung von Maltose hinaus zur Glukose, und es ließ sich dementsprechend auch ein Maltose invertierendes Enzym (Maltase) in den untersuchten Rinden nachweisen.

Die Methode von Butkewitsch (46) bot auch ein einfaches Mittel, die Angaben von Brown und Morris über das Vorkommen von Diastase in grünen Blättern einer Nachprüfung zu unterziehen. Es ergab sich, daß aus Blättern innerhalb einiger Stunden bei 60—70° C alle Stärke verschwand und als Zucker in das aufgegossene Wasser austrat.

Die amylolytische Wirkung der Rinde von *Robinia*, besonders

aber der *Caragana arborescens* auf Stärkekleister stand hinter der des Malzes kaum zurück.

Die mitgeteilten Erfahrungen beweisen, daß die Wirkung amylolytischer Enzyme bei höheren Pflanzen in zweifach verschiedener Weise zur Geltung kommt, indem es sich entweder, wie in den grünen chlorophyllhaltigen Teilen (Rinde, Blätter), um einen typischen intracellularen Verdauungsprozeß handelt oder, wie bei der Keimung stärkehaltiger Samen, um Bildung eines Sekretes seitens bestimmter Zellen, welches seine Wirksamkeit außerhalb derselben auf mehr oder weniger große Entfernungen hin entfaltet (extracellulare oder sekretive Verdauung).

Man hat daraufhin mehrfach zwei verschiedene Arten von Diastase statuieren wollen, die „Translokationsdiastase (Amylase)", welche bei dem Transport der Stärke (der Stärkewanderung) in den vegetativen Organen die Hauptrolle spielen sollte, und die „Sekretionsdiastase", die zu dem Keimungsprozeß namentlich der Gramineensamen in Beziehung steht (Green-Windisch, 98). Ob es sich dabei wirklich um spezifische Differenzen der betreffenden Enzyme handelt, wie mehrfach angenommen wurde, dürfte sehr fraglich sein.

7. Die Amylasen der Pilze (Pilzglykogen).

Auch Pilze besitzen vielfach das Vermögen, Stärke durch ausgeschiedene diastatische Enzyme zu spalten. So weiß man, daß Stärkekörner unter der Einwirkung sehr zahlreicher parasitischer wie saprophytischer Schimmelpilze eine totale oder partielle Auflösung erfahren. In vielen Fällen geschieht dies in der Weise, daß die Pilzfäden gar nicht in Kontakt mit den Stärkekörnern treten (so bei den algenbewohnenden *Clytridium* und *Lagenidium*); in anderen Fällen, wie z. B. bei Pilzfäden, die in faulen Kartoffeln wachsen, schmiegen sich dieselben den Stärkekörnern dicht an, korrodieren und durchbohren sie in den verschiedensten Richtungen, wobei das Korn mehr und mehr an Substanz verliert (Schacht, 205, Reinke und Berthold, 190). Ein besonders interessantes Beispiel liefert auch *Aspergillus oryzae*, der wirksame Bestandteil der „Koji"-Körner, welche aus gedämpftem, von Kleie befreitem Reis bestehen, auf welchem durch künstliche Aussaat von Sporen des Pilzes ein schneeweißes, die einzelnen Körner stark verfilzendes Mycel zur Entwicklung gebracht wird. So bildet er in Japan bekanntlich das wichtigste Hilfsmittel einer besonderen, auf der Reisverarbeitung basierenden Industrie, bei welcher er als Diastasebildner die gleiche Rolle spielt wie bei uns im Brauwesen das Gerstenmalz. Er teilt diese Eigenschaft mit einigen anderen Mucorineen, so insbesondere *Amylomyces Rouxii* (*Mucor Amylomyces Rouxii*), jenem erst neuerdiegs bekannt gewordenen wesentlichen Bestandteil der sogenannten chinesischen Hefe.

In bezug auf die Natur der Wirkung des „Koji" ist festgestellt, daß das wasserlösliche Enzym oder richtiger Enzymgemenge nicht nur verkleisterte Stärke in Dextrin und Maltose umwandelt („Taka-Diastase"), sondern auch die Maltose in Glykose und endlich auch Saccharose in Gykose und Lävulose spaltet, wogegen Laktose anscheinend nicht verändert wird. Man würde daher im Sinne früherer Erörterungen das Vorhandensein von Amylase wie auch von „Mal-

tase“ anzunehmen haben und außerdem noch die Bildung eines dritten, den Rohrzucker spaltenden Enzyms voraussetzen müssen („Invertin“).

In der Folge ist die Bildung von Amylase noch bei sehr vielen Schimmelpilzen nachgewiesen worden, so bei *Asperg. Wentii, A. fumigatus, A. glaucus, Penic. glaucum, P. luteum, P. italicum, P. rubrum.*

Viel erörtert wurde die Frage, inwieweit Hefen imstande sind, Stärke und insbesondere Dextrine zu vergären. Daß einige Arten, namentlich sogenannte wilde Hefen (*S. Pastorianus I, II, III, S. ellipsoideus, S. cratericus* u. a., insbesondere auch *Schizosaccharomyces Pombe, Mycoderma sphaeromyces* und *Sacch. acetaethylicus*) dies wirklich vermögen, kann nicht bezweifelt werden. Sicher handelt es sich aber nicht um eine direkte Vergärung, sondern um eine durch Amylasen bewirkte vorhergehende Spaltung in gärungsfähige Zucker. Doch sind die betreffenden Enzyme noch recht wenig bekannt.

F. C. Went (243) hat die reichliche Produktion einer Amylase (Diastase) bei *Monilia sitophila* nachgewiesen. Züchtet man den Pilz auf gekochtem Reis, so wird die anfänglich klebrige, zähe Masse allmählich flüssig, indem das Imbibitionswasser der Stärke frei wird und der gebildete Zucker sich darin löst. Die Masse erhält einen süßen Geschmack und reduziert CuO sehr energisch. Nach einiger Zeit wird die Jodreaktion mehr und mehr violett und rötlich. Der gebildete Zucker erwies sich als Glukose (nicht Maltose, wie bei der Malzdiastase), und es kann daher das betreffende Enzym mit Malzamylase nicht identisch sein. Verschiedene Stärkearten wurden sehr verschieden rasch verzuckert. Obenan steht die Weizenstärke, der sich in absteigender Reihe Reis, Kartoffel und Arrowroot anschließen. Um den enzymatischen Charakter der Spaltung zu erweisen, züchtete Went *Monilia* in einer 5-proz. Glukosenährlösung (mit 0,5 Proz. KNO_3). Die abfiltrierte Flüssigkeit wurde mit einem Ueberschuß von Alkohol niedergeschlagen, der Niederschlag gesammelt, mit Alkohol gewaschen und in Wasser gelöst. Die Lösung wirkte sehr kräftig auf Stärke.

Wurde der Pilz auf Agar-Agarplatten (2 Proz. Agar, 0,5 Proz. $NH_4 \cdot NO_3$) mit verdünnter Stärkelösung gezüchtet, so zeigte sich, wenn etwa die Hälfte der Platte mit Hyphen überzogen war, beim Aufgießen von Jodlösung, daß nicht nur alle Stellen, wo das Mycelium lag, farblos blieben, sondern auch außerhalb desselben befand sich eine farblose Zone von 1 cm Breite. Erst jenseits derselben begann die Bläuung. Es war also auch Stärke gelöst worden, welche sich in einigem Abstand von den Pilzhypen befand, was offenbar auf die Abscheidung eines Enzyms hinweist. Ist der Stärkegehalt der Platten etwas größer, so schiebt sich zwischen das farblose und blaue Gebiet noch eine rotviolette resp. rote Zone ein, offenbar durch die Dextrinbildung bedingt.

Daß es sich bei allen den genannten Pilzformen, wenn sie Stärke oder Dextrin angreifen und in Zucker zerspalten, um extracellular wirkende, nach außen abgesonderte amylolytische Enzyme handeln muß, erscheint selbstverständlich. Doch sind speziell für Hefezellen auch typische intracellulare Verdauungsprozesse bekannt, bei welchen stärkeähnliche Polysaccharide gespalten werden, in einer Weise, die den Vergleich mit gewissen Vorgängen in tierischen Zellen ohne weiteres nahelegt.

Es handelt sich dabei um die hydrolytische Spaltung jenes als Reservestoff nicht nur von Hefezellen, sondern überhaupt von Pilzen gespeicherten Kohlehydrates, welches hier an die Stelle der Stärke tritt und als Glykogen für viele tierische Zellen so charakteristisch ist.

Das Vorkommen von Glykogen im Pflanzenreich wurde insbesondere durch die Arbeiten von Erréra (80 und 81) in bestimmtester Weise dargetan. Indem er die alten Beobachtungen von Tulasne (1851) über den Inhalt des Trüffelascus und die späteren von de Bary über das Epiplasma der Askomyceten wieder aufnahm, zeigte er, daß die braunrote Färbung, welche diese beiden Autoren mit Jod erhalten hatten, an die Gegenwart eines Körpers gebunden war, dessen mikro- und makrochemische Eigenschaften genau denen des typischen, animalischen Glykogens entsprechen. Die Gegenwart des Glykogens in der Hefe wurde ebenfalls zum erstenmal von Erréra nachgewiesen und bei wiederholten Untersuchungen bestätigt. Cremer (54) hat sich ebenfalls mit der Darstellung des Glykogens beschäftigt und kommt im allgemeinen zu den gleichen Schlußfolgerungen wie Erréra. Clautrian (49) benutzte zur Darstellung des Glykogens in größerer Menge *Boletus edulis*, *Amanita muscaria* und *Phallus impudicus*, sowie Bierhefe.

Die Pilze müssen sofort höherer Temperatur ausgesetzt werden, um die Enzyme, welche das Glykogen umsetzen, zu zerstören. Speziell bei dem *Phallus* erschien dies sehr notwendig, während *Boletus* ziemlich lange der Luft ausgesetzt bleiben kann, ohne daß sich das aufgespeicherte Glykogen zu vermindern scheint. Es treten also hier ganz analoge Erscheinungen wie im Tierreiche auf. Um die Pilze abzutöten, genügt es, sie nach der Zerkleinerung in kochendes Wasser zu bringen. Bei der Extraktion des Glykogens handelt es sich hier noch mehr als bei tierischen Geweben um eine entsprechende Zerkleinerung, deren Schwierigkeiten bei den Pilzen besonders der Hefe nicht gering sind. Clautrian erzeugte durch Verreiben der noch feuchten Hefe mit Kieselsäurepulver und Zusatz von Wasserglas eine glaserkittähnliche Masse, welche, getrocknet, steinhart wird und schließlich auf einem Schleifstein abgeschliffen wird. Es ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Glykogenen tierischen und pflanzlichen Ursprunges. Nur das Hefeglykogen bietet einen Unterschied in Beziehung auf die Färbung mit Jod und durch den Temperaturgrad, bei welchem Entfärbung herbeigeführt wird. Das Hefeglykogen färbt sich mit Jod (wie es übrigens auch vom Muskelglykogen angegeben wird), gänzlich verschieden von dem Braunrot der übrigen Glykogene, braunviolett und nur bei Jodüberschuß intensiv braun. Während die übrigen Jodglykogene sich schon bei 58—60° C entfärben, geschieht dies beim Hefeglykogen erst bei 72—73° C. Bei der Hydrolyse liefert es nach Cremer (54) nur Glykose. Die Hefe ergab einen Gehalt an Glykogen von etwa 32 Proz. des Trockengewichtes; jedenfalls enthält dieselbe aber noch mehr.

In Nährmedien, welche reich an Kohlehydraten sind, speichern die Hefen unter Umständen sehr beträchtliche Mengen von Glykogen, welches sich in den Zellen mit Jod-Jodkaliumlösung (6 g Jodkalium, 2 g Jod und 120 g H_2O) durch die braunrote Färbung leicht nachweisen läßt, auch macht es sich bei reichlichem Vorhandensein schon durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen bemerkbar. Es tritt entweder in Form von Körnchen (Granulis, Tröpfchen) auf oder durch-

setzt das Plasma diffus. Vorwiegend scheint das Glykogen der Hefe in Vakuolen enthalten zu sein. „Wenn die Hefezellen mehrere Vakuolen führen, so ist die Glykogenspeicherung oft nur auf eine oder einige derselben beschränkt, während die anderen vollkommen glykogenfrei bleiben“ (Kohl). Nach Lindner und Henneberg gibt es Heferassen, die niemals Glykogen bilden (Weigmannsche Hefe, Milchzuckerhefe, *Saccharomyces exiguus*). Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß als Bildungsmaterial des Glykogens nicht allein Kohlehydrate (Zucker) fungieren, sondern auch andere organische Substanzen. Nach E. Laurent (146) wären als Glykogenbildner bei Hefezellen Glukose, Lävulose, Saccharose, Maltose, Milchsäure, Bernsteinsäure, Aepfelsäure, Asparagin, Glutamin, Eiereiweiß, Pepton, Mannit anzusehen, welchen nach Cremer noch d-Galaktose und d-Mannose anzureihen wäre. Glyzerin, Laktose, Arabinose, Rhamnose und Sorbose erwiesen sich als ungeeignet.

Wie nun in tierischen Zellen das Reserveglykogen wieder als Zucker in den Stoffwechsel eintritt, wenn dies erforderlich erscheint, und wie hier diese Spaltung im Innern der Zellen durch ein besonderes Enzym (Glykogenase) bewirkt wird, so gilt das gleiche auch für das Pilzglykogen. Schon Pasteur hatte die Beobachtung gemacht, daß bei der alkoholischen Gärung unter Umständen mehr Alkohol und CO_2 gebildet wird, als dem in der Lösung vorhandenen Zucker entspricht und bezog dies darauf, daß in den Hefezellen selbst ein Stoff vorhanden ist, welcher in Zucker übergeführt und dann vergoren wird. Es gelang ihm in der Tat, aus Hefe durch Kochen mit sehr verdünnter H_2SO_4 bis zu 20 Proz. gärfähigen Zuckers zu gewinnen. Die Tatsache, daß Hefe auch ohne jeden Zusatz von Zucker, besonders unter ungünstigen Vegetationsbedingungen (Abschluß von Luft) erhebliche Mengen von Alkohol zu bilden vermag, was sich am leichtesten konstatieren läßt, wenn man gewaschene lebende Hefe in größerer Menge bei höherer Temperatur sich selbst überläßt (Autolyse, Selbstverdauung), hat zuerst Salkowski (201) auf das in den Zellen gespeicherte Glykogen bezogen. Da die Hefezellen Glykogen, welches der Nährlösung zugesetzt wird, anscheinend nicht zu vergären vermögen, wohl aber das in ihrem Innern vorhandene, so erscheint es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß es sich bei der „Selbstgärung“ der Hefe um ein intracellular wirkendes hydrolytisches Enzym handelt, eine „Glykogenase“, deren Vorhandensein im Hefepreßsaft von Buchner und Rapp direkt nachgewiesen wurde. In neuerer Zeit hat F. G. Kohl (137) die Reservestoffnatur des Glykogens in den Hefezellen und überhaupt bei den Pilzen in Zweifel gezogen und betrachtet dasselbe „als ein wichtiges Zwischenprodukt im Prozeß der Alkoholgärung“. Er hält es nicht für ausgeschlossen, „daß erst das Glykogen, zu Traubenzucker und Isomaltose abgebaut, der Spaltung in Alkohol und CO_2 durch die Zymase unterliegt, daß also die Hexosen nicht direkt, sondern immer über das Glykogen hinweg verarbeitet werden“. Bei mikrochemischen Untersuchungen ruhender Hefezellen (*Saccharomges cerevisiae*) fand er immer nur wenig Glykogen. Wurde dagegen sterilisierte Bierwürze mit solcher Hefe beimpft, so ergab sich während lebhafter Gärung eine auffallende Steigerung des Glykogengehaltes. Was den Glykogengehalt anderer Pilze betrifft, so macht Kohl darauf aufmerksam, daß Reserve-

kohlehydrate hauptsächlich in den Sporen zu erwarten wären; da wird aber nicht Glykogen, sondern Fett gespeichert. „Nur wenn man den Begriff Reservestoff weiter faßt, indem man z. B. im Stoffwechsel vorübergehend abgelagerte Stärke in den Chloroplasten der assimilierenden Blattzellen, oder die transitorische Stärke in den Leitbahnen Reservestärke nennt, wäre auch öfters das Glykogen als Reservestoff zu betrachten.“ Es kann meiner Ansicht nach nicht zweifelhaft sein, daß eine solche Ausdehnung des Begriffes „Reservestoff“ unter allen Umständen notwendig erscheint, gerade auch mit Rücksicht auf die Verhältnise der „Glykogenfunktion“ der Leber der Wirbeltiere und ihr entsprechender Organe bei Wirbellosen.

Ausgezeichnete Beispiele extracellularer Stärkeverdauung liefern zahlreiche Bakterien, von denen es lange bekannt ist, daß sie Stärke zu zersetzen resp. zu verzuckern vermögen; auch ist in neuerer Zeit das Vorhandensein von Amylase in solchen Fällen mit Sicherheit nachgewiesen worden. Schon die extreme Kleinheit der betreffenden Organismen schließt eine Aufnahme fester Stärke ins Innere völlig aus, auch handelt es sich hier um sehr plasmaarme Zellen, welche auch schon aus diesem Grunde wenig geeignet erscheinen, feste Körper durch intracellulare Verdauung zu lösen.

Läßt man Kartoffelscheiben mit etwas Wasser faulen oder bringt man beliebige andere Stärkekörner in eine eiweiß- und bakterienhaltige Flüssigkeit, so bleiben dieselben in der Regel vollkommen intakt, so daß also Bakterien unter diesen Umständen Stärke nicht aufzulösen vermögen. Wie Wortmann (249) zeigte, beruht dies hauptsächlich auf dem Vorhandensein anderer leichter assimilierbarer C-Verbindungen, und nur wenn solche fehlen, wird auch Stärke angegriffen. Wird einer Nährlösung, welche in geeigneter Menge NaCl, $MgSO_4$, $[(NH_4)H_2 \cdot PO_4]$ und KNO_3 enthält, Weizenstärke zugefügt, und infiziert man dann mit 1 oder 2 Tropfen einer bakterienreichen Faulflüssigkeit, so werden bei 18—22° C gewöhnlich schon nach 5—7 Tagen die ersten Anfänge der Korrosion bemerkbar, wobei in der Regel die großen Körner zuerst und später erst die kleinen angegriffen werden. Nach 3—4 Wochen sind auch diese völlig gelöst. Wendet man, anstatt fester, lösliche Stärke an, so läßt sich auch mittels der Jodreaktion das Fortschreiten der Wirkung verfolgen. Werden von Zeit zu Zeit Proben aus der Versuchsflüssigkeit entnommen, so reagieren dieselben anfänglich durch violette oder dunkelrote Färbung, später geht die Färbung allmählich von Dunkelrot in Hellweißrot über, und zuletzt vermag die Jodlösung nur noch einen durch ihre eigene Farbe bedingten hellgelben Ton hervorzurufen, wodurch das völlige Verschwinden der Stärke angezeigt wird.

Es wurde schon früher erwähnt, daß feste Stärke bei Vorhandensein besserer C-Quellen von Bakterien nicht angegriffen wird, so daß z. B. Weinsäure selbst in geringsten Mengen Stärke vollkommen schützt. Der Umstand, daß die dem Einfluß der Bakterien ausgesetzten Stärkekörner genau dieselben Erscheinungen der Korrosion zeigen, wie sie durch Einwirkung der Diastase auf die Stärkekörner sowohl in der lebenden Pflanze als auch auf künstlichem Wege zum Vorschein gebracht werden, läßt vermuten, daß auch in diesem Falle die Lösung durch eine wie Diastase wirkende Substanz verursacht wird. Zum Nachweis des tatsächlichen Vorhandenseins eines von den Bakterien abgeschiedenen diastatischen Enzyms würde schon der Nach-

weis eines reduzierenden Zuckers von Bedeutung sein. In der Tat gelang es Wortmann leicht, mittels Fehlingscher Lösung in den Kulturflüssigkeiten die Zuckerreaktion hervorzurufen, allerdings nur bei Anwendung löslicher Stärke, indem aus Stärkekörnern offenbar kaum mehr Zucker gebildet wird, als in derselben Zeit die Bakterien verbrauchen.

Der sicherste Beweis für das Vorhandensein eines löslichen diastatischen Enzyms liegt aber in dem Umstande, daß der in Wasser gelöste Alkoholniederschlag der Versuchsflüssigkeit dieselbe Wirkung auf Stärke besitzt, wie die lebenden Bakterien (Wortmann); wir dürfen also mit Bestimmtheit annehmen, daß die Bakterien auf Stärke in der Weise einwirken, daß sie ein Ferment ausscheiden, welches an und für sich und unabhängig von den lebenden Zellen imstande ist, genau wie Diastase die Stärkesubstanz in Dextrin und Zucker (Maltose) umzuwandeln, es findet aber dieser Vorgang nur dann statt, wenn den Bakterien außer der Stärke keine andere benutzbare C-Quelle zu Gebote steht.

Durch Eijkman (72) ist die Bildung von Amylase bei einer großen Zahl von Bakterien mittels eines der „auxanographischen“ Methode Beijerincks nachgebildeten Verfahrens nachgewiesen worden. Durch Mischen von gequollener Reisstärke mit Agar wurden Stärkeagarplatten hergestellt, welche, mit Bakterien geimpft, an allen den Stellen eine Aufhellung zeigten, wo Kolonien amylasebildender Arten sich befanden. Als solche erwiesen sich unter anderen: *Bac. anthracis*, *Vibrio cholerae*, *V. Metschnikowi*, *Bac. diphtheriae*, und *dysenteriae* (schwach). Nach Duclaux gehören auch *Bac. amylozyme*, *Granulobacter butyricum* und *Amylobacter butylicus* in die Reihe der amylolytisch wirkenden Bakterien. Sehr energisch wirkende Arten sollen sich auf Getreidekörnern finden (*Bac. maydis* und *tritici* [Marcano und Cavazzani, 155]).

Ob es sich in allen diesen Fällen um ein und dasselbe Enzym handelt, erscheint zweifelhaft, da Unterschiede im Verhalten der einzelnen Bakterienarten bei verschiedenen Temperaturen beobachtet wurden.

Sehr bemerkenswert ist der Umstand, daß es anscheinend Bakterien gibt, welche zwar aus Dextrin Zucker, nicht aber aus Stärke Dextrin zu bilden vermögen (*Bac. tartricus* und *Bac. pneumoniae* Friedländer nach Villiers, zit. in Czapeks Biochemie, Bd. 1, p. 286). Umgekehrt soll *Bac. amylobacter* Stärke in Dextrin überführen, ohne dieses letztere anzugreifen. Sollten sich diese Angaben bestätigen, so würde dies sehr zugunsten der schon früher erwähnten Zweienzymtheorie sprechen, wonach die Amylase neben einem die Stärke in Dextrin überführenden Enzym noch ein zweites, dieses letztere verzuckerndes Enzym enthält.

In vielen Fällen bleibt es übrigens nicht bei der Zuckerbildung, sondern dieser wird (durch andere Enzyme?) weiter abgebaut, wobei verschiedene Säuren (Essigsäure, Buttersäure) und Alkohole (Amyl-, Butyl-, Propyl-, Aethylalkohol) entstehen (so bei *Bac. amylozymicus*, *Granulobacter butyricum*, *Amylobacter butylicus*).

b) Die Cellulose-lösenden Enzyme („Cytasen“ oder „Cellulasen“).

1. Bei höheren Pflanzen.

Der Keimling (Embryo) stärkeführender Samen, von dem man im gewissen Sinne sagen kann, daß er auf dem Endosperm parasitisch wächst, ist nun nicht allein befähigt, die als Reservematerial aufgespeicherte Stärke durch Absonderung entsprechender hydrolysierender Enzyme zu lösen (extracellular zu „verdauen“) und zu resorbieren, sondern auch die Wandsubstanz der betreffenden Zellen wird hierbei verflüssigt und der Ernährung des Keimlings dienstbar gemacht. Die dabei beteiligten Enzyme pflegt man als „Cytasen“ oder richtiger „Cellulasen“ zusammenzufassen.

Nachdem bereits MITSCHERLICH (1850) die Tatsache der Lösung der Zellwände bei der Getreidekeimung festgestellt hatte, haben BROWN und MORRIS (35) zuerst genauere Untersuchungen angestellt und gezeigt, daß bei der Keimung der Gramineen (Gerste) zunächst die Zellwände des stärkeführenden Teiles des Endosperms völlig oder bis auf geringe Spuren gelöst werden, noch ehe die in den Zellen enthaltenen Stärkekörner von der „Diastase“ angegriffen werden, und haben dann weiter nachgewiesen, daß sich die gleichen Erscheinungen auch mit einem wässerigen Extrakt aus Luftmalz hervorrufen lassen, daß aber ein solcher Auszug seine Eigenschaft, Zellwände zu lösen, einbüßt, wenn er eine halbe Stunde lang auf 60° C erhitzt wird, ohne dabei seine diastatische (amylolytische) Kraft zu verlieren. GRÜSS (106) und REINITZER (189) sahen dagegen die Wirkung der Cytase bei 60° nur geschwächt. Aus Luftmalzextrakt kann das zellwandlösende Enzym zusammen mit Amylase durch Alkohol gefällt werden. Die wässerige Lösung des entstandenen Niederschlages löst bei schwach saurer Reaktion die Zellwände von Schnitten aus Gerstenendosperm auf, und zwar wieder früher als die Stärke.

Es war den genannten Forschern bereits aufgefallen, daß die von ihnen angenommene „Cytase“ nur gewisse Zellwände anzugreifen vermag, während andere sich vollkommen widerstandsfähig erwiesen. So fanden sie, daß die Zellwände des Parenchyms der Runkelrübe nur wenig, jene des Apfels aber gar nicht angegriffen werden, während die des Kartoffelparenchyms, der Möhre und Tompinambur bis auf eine dünne Lamelle gelöst wurden. Vollkommen widerstandsfähig erwies sich auch Baumwolle und reine Cellulose.

Bekanntlich bestehen tiefgreifende chemische Unterschiede zwischen der Wandsubstanz verschiedener Zellen, und namentlich sind die in den Verdickungsschichten der Endospermzellen verschiedener Samen abgelagerten „Reservecellulosen“ (Hemicellulosen) mit Cellulose schlechtweg nicht zu verwechseln. Das Studium der Hydratationsprodukte hat gezeigt, daß in sehr vielen Fällen bei der Hydrolyse der Reservecellulosen Mannose und Galaktose entstehen und jene Polysaccharide daher als Derivate dieser Zucker (Mannane, Galaktane) aufzufassen sind. Wiederholt wurden auch Pentosen (Xylose und Arabinose) gefunden. E. SCHULZE, dem wir sehr zahlreiche Untersuchungen (vgl. 57, Bd. I, p. 327) über die Chemie der „Hemicellulosen“ verdanken, fand Galaktan in den Wänden der Endospermzellen von *Lupinus, Soja, Coffea, Pisum, Faba, Cocos, Phoenix, Tropaeolum, Paeonia* u. a., Mannan in *Phytelephas*, *Coffea* und vielen anderen

Samen, Araban in Leguminosensamen. Bei sehr vielen Palmensamen scheint es sich um eine aus Mannogalaktanen bestehende Reservocellulose zu handeln.

Die Vorgänge der Lösung der Zellwände im Verlaufe der Keimung bieten überall dort ein besonderes Interesse, wo diese, wie in den hornartigen Endospermen der Palmensamen, mit mächtigen Verdickungsschichten ausgestattet erscheinen.

Schon Malpighi hat eine vollständige Keimungsgeschichte von *Phoenix dactylifera* gegeben. Er beobachtete, daß bei der Keimung die Zellen ihrer Säfte entleert werden, während dle Membranen zurückbleiben. Bezüglich der letzteren Angabe hat Mohl unsere Kenntnisse wesentlich vertieft, denn er weist ausdrücklich darauf hin, daß in dem erweichten Endosperm auch die Membranen der Zellen resorbiert und ihre Reste nach der Entleeruug der Zellen vor dem Embryo hergeschoben werden. Viel eingehender hat dann später Sachs diesen Punkt behandelt. Ihm verdanken wir die sicher festgestellte Tatsache, daß Cellulose als Reservestoff abgelagert wird und zwar in Form von Verdickungsschichten der Endospermzellen. Keimt die Dattel, so werden diese Verdickungsschichten vollständig gelöst, während die primäre Membran erhalten bleibt.

Nach der Schilderung von Sachs (197a) schiebt der anfangs winzig kleine Embryo gleich anfangs seine Wurzel und Keimknospe ins Freie hinaus, während innerhalb des Endosperms nur der oberste Teil des ersten Keimblattes verbleibt und hier nach und nach zu einem immer größer werdenden napfartigen Saugorgan heranwächst. Dieses aus sehr zartem Parenchym bestehende Organ scheidet nach Sachs eine Substanz (Enzym) aus, welche die Zellwände des harten Endosperms in der nächsten Umgebung auflöst. Die Lösungsprodukte werden von dem Organ aufgesogen und dann in die wachsenden Keimteile hineingeführt, bis endlich der ganze harte Dattelkern aufgelöst und sein Raum von dem herangewachsenen Saugorgan eingenommen ist.

Aehnlich wie die Dattel verhält sich auch der aus noch viel härterem Endosperm bestehende Samen von *Phytelephas*. Die feineren histologischen Vorgänge hat schon Reiss (191) untersucht. Später haben namentlich Grüss (105) und Elfert (74) und zuletzt Michniewicz (162) diesen eigentümlichen Erscheinungen ihre Aufmerksamkeit zugewendet. Unter den Monocotyledonen bietet das Endosperm der *Iris*-Arten besonders günstige Bedingungen dar, um einen Einblick in die Veränderungen der Membran während der einzelnen Keimungsstadien zu gewinnen. Das hornige Endosperm besteht hier aus mächtig verdickten, von Porenkanälen durchsetzten Zellen, deren Wand leicht die Differenzierung in 3 Schichten (Innenlamelle, Verdickungsschichten und Mittellamelle) erkennen läßt. (Fig. 2.) Der erste Anfang der Resorption der Verdickungsschichten macht sich dadurch bemerkbar, daß unmittelbar unter der völlig intakten Innenlamelle eine zunächst schmale Zone auftritt, die deutlich in stärker und schwächer lichtbrechende, zur Oberfläche senkrecht stehende Streifen differenziert erscheint. Von der Fläche gesehen, bedingt dies eine feine Punktierung der Zellhaut. In der Folge nehmen die helleren Partien an Umfang immer mehr zu und reduzieren so die dunkleren zu „Stäbchen", deren Zwischenräume von einer schwach lichtbrechenden Substanz die oft deutlich geschichtet erscheint, ausgefüllt werden (Fig. 2b).

und über deren Spitzen die Innenhaut hinwegzieht. Zellen, welche dem Aufsaugungsorgan des Keimlings unmittelbar angelagert waren, zeigen um diese Zeit bereits kontinuierliche, schwächer lichtbrechende Säume unter der Innenhaut ohne „Stäbchen“ (Fig. 2c). Schließlich

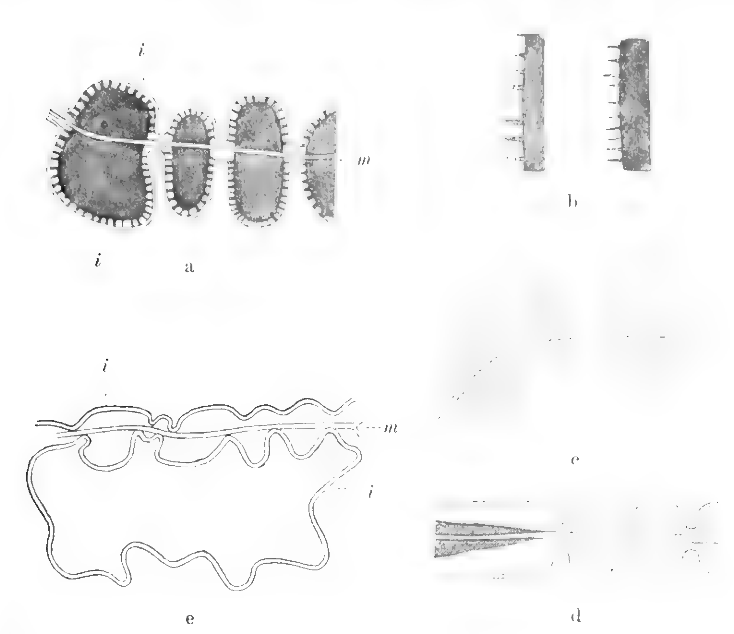


Fig. 2. *Iris fragrans.* Schnitte durch Endospermzellen in verschiedenen Stadien der Keimung: a im Anfangsstadium, b Stäbchenbildung, c Stadium der Saumbildung, d weiter vorgeschrittene „Allöolyse“, e Endstadium der Resorption. (Vgl. Text.) *m* = Mittellamelle, *i* = Innenlamelle. (Nach MICHNIEWICZ.)

erscheint der Raum zwischen Innenhaut und Mittellamelle ganz ausgefüllt mit einer schwach lichtbrechenden geschichteten Masse, in der nur noch stellenweise, und zwar immer dicht an der Mittellamelle, Reste unveränderter Wandsubstanz liegen (Fig. 2d). Nach Beendigung des Resorptionsprozesses ist das Bild dadurch charakterisiert, daß nun auch die hyaline Substanz der Zwischenschichten (Verdickungsschichten) weggelöst wird, so daß nur mehr die Innenhäute der Zellen als geschlossene Bälge innerhalb der viel dünneren und anscheinend unveränderten Mittellamellen zu sehen sind (Fig. 2e), Alle die geschilderten Vorgänge verlaufen ohne Verquellung und überhaupt ohne merkliche Volumenveränderung. Auch bei *Phoenix dactylifera* treten im Verlaufe der Keimung ganz analoge Veränderungen an den Zellen des hornigen Endosperms hervor.

GRÜSS faßt dieselben als den Ausdruck einer fraktionierten Auflösung der beiden Hemicellulosen, nämlich des Mannans und des Galaktans, auf. Durch Tinktion mit Alkali-Alizarin glaubt er nachweisen zu können, daß das Galaktan vom Lumen der Zelle aus in die (bei der Dattel) anfangs nur aus Mannan bestehenden Zellwandungen bei der Reifung des Samens infiltriert wird, um bei der Keimung auch zuerst wieder gelöst zu werden. Diesen Vorgang des Herauslösens eines Zellwandbestandteiles aus einem Gemisch unter gleichzeitiger

Aenderung der chemischen Konstitution des gelösten Stoffes hat Grüss als „Allöolyse" bezeichnet. Er nimmt an, daß derselben dann noch die Hydrolysierung des Mannans folge.

Schulze und Steiger (217) haben die Abnahme des Galaktans bei der Keimung von *Lupinus luteus* quantitativ verfolgt. Dieses Kohlehydrat wird während der Keimung vollständig verbraucht. Die Kotyledonen 14 Tage alter etiolierter Keimpflanzen von *L. angustifolius* lieferten nur $^1/_{10}$ der Glukose und $^1/_{25}$ der Schleimsäuremenge, die man aus ungekeimten Samen erhält.

In ähnlicher Weise, wie in den geschilderten Fällen (d. h. unter Stäbchenbildung), verläuft die Lösung und Resorption der Zellwand auch in den verdickten Parenchymzellen der Kotyledonen mancher Dicotyledonen (*Clematis* Fig. 3, *Tropaeolum* Fig. 4). Ueberall

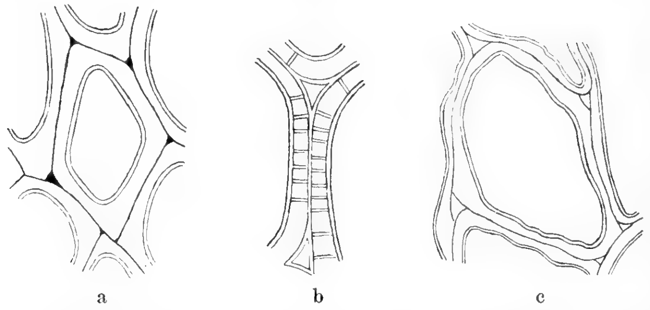


Fig. 3. *Clematis jubata.* a Zelle aus ruhendem Endosperm, b Membran mit Stäbchendifferenzierung, c Zelle nach Abschluß der „Allöolyse". (Nach Michniewicz.)

findet sich Allöolyse als erstes und Resorption der durch jene veränderten Mittelschichten als zweites Stadium, während Mittellamellen und Innenhäute anscheinend unverändert zurückbleiben.

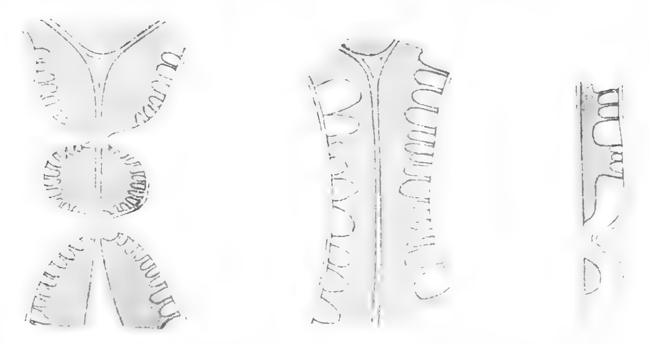


Fig. 4. *Tropaeolum majus.* Schnitte durch Endospermzellen in verschiedenen Stadien der Membranlösung während des Keimungsprozesses. (Nach Michniewicz.)

Da es sich zweifellos um einen enzymatischen Prozeß handelt und die Allöolyse immer in nächster Nähe der Innenlamelle ihren Anfang nimmt, muß man wohl annehmen, daß in den betreffenden Zellen selbst das Enzym (Cytase) gebildet wird, und daß es sich demgemäß um eine Art von „intracellularer Verdauung" handelt. Für Gramineensamen nahmen Brown und Morris an, daß die Cytase

(wie die Amylase) vom Epithel des Schildchens sezerniert wird. Inwieweit das „Saugorgan" der Palmenkeimlinge ähnlich fungiert, scheint nicht hinlänglich untersucht zu sein. Gewisse Erfahrungen über Veränderungen, welche die „Wurzeln" parasitischer Pflanzen in den Zellen der umgebenden Gewebe hervorrufen, scheinen allerdings zugunsten der Annahme einer „Sekretion" von Enzymen seitens der zugleich resorbierenden Organe zu sprechen.

HEINRICHER (115) beobachtete, daß in der Umgebung der Haustorialfortsätze von *Lathraea* oft auf weitere Strecken Stärke in der Rinde der Nährpflanze gänzlich fehlt. „Auf Querschnitten durch Wirtswurzeln, welche zugleich einen Haustorialfortsatz im Längsschnitt enthalten, sieht man häufig die Rinde sehr stärkereich, jedoch in der Umgebung des Fortsatzes oft auf Strecken, die bis zu $^1/_4$ und $^1/_3$ der Rinde ausmachen, vollständig stärkeleer." Es ist wohl sicher, daß der Parasit sich diese Stärke anzueignen vermag. Daß dies nur durch enzymatische Lösung möglich erscheint, ist selbstverständlich. Hier sehen wir das Haustorium den Speicherzellen der Nährpflanze gegenüber eine ganz ähnliche Rolle spielen, wie sie dem Keimling eines stärkeführenden Samens gegenüber dem Endosperm zukommt.

R. H. POND (181) hat zu zeigen versucht, daß das Endosperm der Dattel, das nach PURIEWITSCH der Selbstentleerung fähig ist, diese Eigenschaft nicht besitzt. Die Untersuchung von Dattelsamen, aus denen der Embryo völlig herausgebohrt und von denen auch das tanninhaltige häutige Endocarp, das den Samen anhaftet, entfernt war, ergab keinerlei Anhalt dafür, daß das ruhende Endosperm der Selbstverdauung fähig ist. Aber auch während der Keimung erfolgt nach der Darstellung PONDS keine Enzymbildung im Endosperm, und entkeimte ganze Endosperme, die längere Zeit unter günstigen Keimungsbedingungen gehalten wurden, ließen nicht die geringste Korrosion erkennen.

Obschon bisher die Isolierung einer besonderen „Cytase" aus keimenden Pflanzensamen mit Reservecellulose nicht gelungen ist, so kann doch die Existenz eines solchen besonderen zellwandlösenden Enzyms nicht bezweifelt werden, und die von GRÜSS und REINITZER seinerzeit geäußerte Vermutung, daß die Amylase der betreffenden Samen gleichzeitig auch auf Hemicellulosen wirke, erscheint von vornherein höchst unwahrscheinlich.

F. C. NEWCOMBE (171) hat das Vorkommen eines besonderen Celluloseenzyms nicht nur in den Keimpflanzen der Dattel, sondern auch in denen der Gerste und der weißen Lupine behauptet. Er prüfte, wie früher schon BROWN und MORRIS, das Verhalten von Auszügen dieser Keimpflanzen zu Gerstenkornschnitten, deren Stärke durch Speichel aufgelöst worden war, und fand, daß in konzentrierter Lösung die Zellwände bei einer Temperatur von 30° innerhalb 48 Stunden sich fast immer ganz und gar auflösen. Die Sache verhält sich ähnlich bei Schnitten von den Kotyledonen der weißen Lupine, nur geht die Auflösung hier viel langsamer vor sich. Zugunsten der Annahme, daß es sich hier um ein von Diastase verschiedenes Enzym handle, führt NEWCOMBE folgende Tatsachen an.

Es zeigte sich, daß das Lupinen-Enzym die Zellmembranen entstärkter Gerstenkörner rascher löste, viel später trat die Lösung ein im Gersten-, Dattelkotyledonen- und Dattelendosperm-Enzym. Wenn man aber denselben Lösungen dünne stärkeführende Schnitte zufügt, so zeigt sich das Verhalten gegen Stärke auffallend verschieden von ihrer Wirkung auf Membranen. Die Stärke löst sich nämlich zuerst in Gersten-Enzym, dann in Dattelkotyledonen-, Dattelendosperm- und zuletzt im Lupinen-Enzym.

Diese Verschiedenheit in der Einwirkung der Enzyme auf Stärke und auf Zellwandungen läßt sich noch schärfer ausdrücken. Wenn gleich dünne Schnitte von dem Gerstenkorn-Endosperm zuerst in Chloroform oder Formalin getötet, dann in Wasser gewaschen und zuletzt in gleich kleine Mengen (einige Tropfen) jeder der vorhin genannten Fermentlösungen eingelegt und bei 30—35° gehalten werden, so sieht man folgendes:

Im Gerstenmalzauszug verschwinden Stärkekörner in 24 Stunden und Membranen in etwa 48 Stunden; die Mittellamellen aber lösen sich manchmal etwas später auf. Im Lupinen-Auszug verschwinden die Membranen innerhalb 36 Stunden, die Stärke aber löst sich erst sehr spät, nicht einmal innerhalb 30 Tagen. Im Dattelkotyledonenauszug lösen sich die Membranen in 24 Stunden auf, die Stärke verschwindet erst in einigen Wochen, aber schneller als im Lupinen-Extrakt. Im Dattelendospermauszug schmelzen die Membranen in ungefähr derselben Zeit wie im Kotyledonenauszug, die Stärke aber löst sich bedeutend langsamer.

Um die Dauer der Perioden der Membranauflösung in Zahlen der Stärkeumwandlung auszudrücken, stellte Newcombe Lösungen her, die die gleich lösende Kraft auf Stärke zeigten. Gleich großen Raummengen dieser 5 Enzymlösungen werden gleich dünne stärkefreie Schnitte des Gerstenkornes ausgesetzt und die Präparate in Chloroformdampf bei 31—35° gehalten. Mikroskopisch wurde das Verhalten genau beobachtet. Die Reihenfolge für das Verschwinden der Innen- und Mittellamelle war diese:

Es verschwand die	Lupinenauszug Stunden	*Phönix*-Endosp.-Auszug Stunden	*Phönix*-Kotyl-Auszug Stunden	Gerstenmalzauszug Stunden
Innenlamelle in	9	9	21	94—118
Mittellamelle in	10—21	21—33	118	ca. 312

Da das Verhalten der verschiedenen Auszüge gegen Stärke und Cellulose (Hemicellulosen) so verschieden ist, erscheint es als sehr unwahrscheinlich, daß das stärkelösende und das celluloselösende Enzym ein und dasselbe ist. Die Unwahrscheinlichkeit, daß die Reservecellulose durch gewöhnliche Diastase (Amylase) aufgelöst wird, ergibt sich auch aus dem Umstande, daß, wie E. Winterstein (247) zeigte, selbst das viel leichter angreifbare Amyloïd der Pflanzen (*Tropaeolum*) von Diastase nicht verändert wird.

Ueber die intermediären Produkte bei der Hydrolyse der Reservecellulose sind sichere Kenntnisse nicht vorhanden. Es wurde von dextrinartigen Körpern gesprochen, doch handelt es sich dabei nur um Vermutungen. Es ist besonders zu betonen, daß freie Mannose oder Galaktose noch nie in keimenden, Reservecellulose führenden Samen nachgewiesen wurde. Vielleicht erfolgt sehr früh und rasch eine Umlagerung dieser Zuckerarten in Traubenzucker und Fruktose. (Czapek.)

2. Cytase (Cellulase) bei Pilzen.

In weiter Verbreitung finden sich zellhautlösende Enzyme auch in verschiedenen Pilzen und Bakterien, und es bietet die mykologische Literatur zahlreiche Beispiele für Membrandurchbohrungen durch Pilzfäden. Ein Pilz war es auch, bei dem es de Bary (13) zum erstenmal gelang, eine „Cytase“ direkt nachzuweisen. Es ist dies die auf vielen Gartenpflanzen (besonders Rüben) parasitisch lebende *Sclerotinia Libertiana* (*Peziza sclerotiorum*). Wie es scheint, sezerniert dieser die Rübenfäule verursachende Pilz in das befallene Gewebe reichliche Mengen von Enzym, denn es läßt sich die cellulose-

lösende Wirkung an dem Preßsaft kranker Rüben ohne weiteres nachweisen. DE BARY konnte das *Sclerotinia*-Enzym aus dem Glyzerinauszug befallener Möhren durch Alkohol fällen. Es hat die Eigenschaft, Zellwände zur Quellung zu bringen und speziell die Mittellamelle zu lösen (vgl. LAFARS Handb., Bd. 2, p. 353, daselbst auch Abbildungen von *Sclerotinia* p. 354 und 355).

Später schilderte dann WARD (238) in seiner Arbeit „On a lily-disease" alle Stadien der Durchbohrung von Lilienzwiebelschalen durch eine *Botrytis*-Art und konnte auch hier ein analog wirkendes Ferment extrahieren; ja es gelang ihm sogar, die Ausscheidung der das Ferment enthaltenden Masse an den Hyphenspitzen direkt zu beobachten, indem diese kleine Tröpfchen einer durchscheinenden, mehr oder weniger zähen Flüssigkeit ausschwitzten, die eine große Zahl kleiner glänzender Körnchen enthielt, wobei das Plasma der Hyphen außerordentlich reich an Vakuolen wurde. Diese „Sekretion" dauerte einige Stunden, wobei die Tröpfchen immer körniger wurden und eine gelbe Farbe annahmen. Die Flüssigkeit scheint nach dem mikrochemischen Verhalten eiweißhaltig zu sein und stellt offenbar das enzymatisch wirkende Sekret dar. Es scheint hauptsächlich die Berührung der Hyphen mit einem lebenden Blatt den Reiz zu bilden, auf den hin die Absonderung beginnt. „Der Pilz benutzt die Gegenwart von Nährstoffen der ihn berührenden Substanz und bemüht sich, sich diese anzueignen. Wenn man zu einer unter dem Mikroskop durchgeführten Kultur frische lösliche Nährstoffe gibt, wenn das Mycel bereits begonnen hat, Stücke des Pflanzengewebes durch Ausschwitzung jener Tropfen anzugreifen, so hört die Bildung und Absonderung der letzteren sofort auf, und das Mycel wächst und verzweigt sich auf Kosten des neu zugefügten Nährmaterials. Wenn dieser Vorrat erschöpft ist, beginnt die Tropfenbildung aufs neue, und das Gewebe wird wieder angegriffen." (GREEN-WINDISCH, 98.)

Auch diese Cytase, die man durch Zerreiben des Mycels mit Sand, Auspressen und Fällung mit Alkohol in unreinem Zustande gewinnen kann, greift in erster Linie die Mittellamelle der Zellen an und führt auf diese Weise zu einer Trennung der letzteren, wobei die übrigen Schichten zunächst aufquellen und dann sich ebenfalls lösen. MANABU MIYOSHI (154) stellte eine große Zahl von Versuchen über Membrandurchbohrung durch Pilzfäden an, indem er die zu prüfende Haut auf einen Nährboden (Gelatine, Agar-Agar) legte und dann Sporen entweder direkt auf die Haut oder auf eine darüberliegende Schicht nährstoffarmer Gelatine aussäte, da sich gezeigt hatte, daß die Pilzfäden (von *Botrytis cinerea* und *Penicillium glaucum*) immer nur dann durch die Haut wachsen, wenn sich darunter ein nährstoffhaltiges Substrat befindet. Ist das nicht der Fall, so schmiegen sich die kümmerlich wachsenden Fäden zwar der Oberfläche an, dringen aber nicht hindurch. Es kamen verschiedene Membranen zur Verwendung, Kollodiumhäute, Epidermis von Zwiebelschalen, Pergamentpapier, Hollundermark, Kork, Holz. Während sich an der Berührungsstelle in vielen Fällen besondere Haftorgane entwickeln, sah MIYOSHI, wie vorher auch DE BARY und WARD, die Hyphen (von *Botrytis*) eine Zwiebelschalenepidermis mit den Spitzen durchbohren, sobald sie mit der Haut in Berührung kamen. Ob es sich in allen diesen Fällen um chemische Wirkungen handelt, erscheint mit Rücksicht auf noch zu erwähnende neuere Versuche zweifelhaft. Von *Monilia sitophila*

zeigte Went (243), daß sie leicht auf einem Nährboden wächst, welcher als einzige C-Quelle Cellulose enthält (stärkefreies Filtrierpapier). Wird der Pilz auf *Arachis*-Samen gezogen, so kann man sehen, wie die Zellhäute in allen Richtungen von den Pilzhyphen durchwachsen und so die Zellen voneinander gelöst werden. Reduzierenden Zucker konnte Went in den Cellulosenährlösungen entweder gar nicht oder nur in Spuren finden, offenbar wird er von dem Pilze sehr rasch verbraucht. Um ähnliche Vorgänge dürfte es sich vielfach auch bei dem Eindringen von Amöben und Bakterien in das Innere von Organismen handeln. Auch hier wird das Eindringen wahrscheinlich durch die chemischen Wirkungen der Parasiten (extracellulare Verdauung) ermöglicht (Miyoshi). In der Regel kommen aber auch mechanische Druckwirkungen sehr wesentlich mit in Betracht. Newcombe hat ein celluloselösendes Enzym aus *Aspergillus oryzae* durch Extraktion gewonnen, welches gewisse Celluloseearten löst (Membranen entstärkter Gerstenkornschnitte).

Schellenberg (206) hat neuerdings die Frage untersucht, wie sich die Pilze gegen die verschiedenen Formen der Cellulose verhalten. Die Versuche wurden mit Reinkulturen von verschiedenen Mucorarten (*Mucor racemosus, globosus, neglectus, piriformis, Rhizopus nigricans, Thamnidium elegans, Penicillium, Sclerotinia fructigena* und *cinerea, Botrytis vulgaris, Nectria cinnabarina* u. a.) angestellt.

Als reine Cellulose wurde hauptsächlich Baumwolle und Flachsfasern benutzt. Um eventuell vorhandene geringe Mengen von Hemicellulosen zu entfernen, wurden die Präparate vor dem Versuch 2 Stunden lang mit 3-proz. H_2SO_4 ausgekocht und dann ausgewaschen. Für die Untersuchung der Hemicellulosen kamen ausschließlich solche Objekte in Betracht, die in chemischer Hinsicht gut bekannt sind: Kotyledonen von *Lupinus, Impatiens, Cyclamen* und *Tropaeolum*, Endosperm von *Phoenix* und junge Keimpflanzen von *Molinia coerulea.*

Das Pilzmycel wurde in kleinen Flocken auf die Schnitte gebracht und deren Veränderung während der weiteren Entwicklung des Pilzes mikroskopisch verfolgt.

Als wichtigstes Resultat ergab sich, daß die Pilze den verschiedenen Cellulosearten gegenüber ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen. So vermochte z. B. *Mucor racemosus* nur die Hemicellulose von *Molinia coerulea* aufzulösen; sowohl die reine Cellulose wie die Hemicellulose der übrigen Versuchsobjekte ließ er völlig intakt. Schellenberg schließt hieraus, daß *Mucor racemosus* besonders auf die Lösung der Hemicellulose der Gräser „eingerichtet" sei, was auch aus seinem Vorkommen in der Natur auf faulendem Stroh, Mist etc. erklären würde.

Von den übrigen Pilzen lösten *Mucor neglectus, piriformis* und *Rhizopus nigricans* die Hemicellulose der Lupinensamen. *Trichoterium roseum* besitzt ein starkes Lösungsvermögen für die Hemicellulose der Dattelkerne. *Penicillium glaucum* löst aus den amyloïdhaltigen Membranen des Endosperms von *Impatiens, Cyclamen* und *Tropaeolum* das Amyloïd heraus, die Grundmasse der Membran dagegen läßt er ungelöst zurück.

Aus der Unfähigkeit eines Pilzes, eine bestimmte Form der Cellulose zu lösen, schließt Schellenberg erstlich, daß der Pilz das zur Lösung erforderliche Enzym nicht zu erzeugen vermag, und zweitens, daß es verschiedene celluloselösende Enzyme gibt. Er

sieht sich daher genötigt, für die Lösung der von ihm benutzten Hemicellulosen wenigstens 4 verschiedene „Cytasen" anzunehmen (*Molinia*-Cytase, *Lupinus*-Cytase, *Phoenix*-Cytase und *Impatiens*-Cytase). Von diesen 4 Cytasen ist das Enzym, das reine Cellulase zu lösen vermag (Cellulase) und, wie wir gleich sehen werden, in zahlreichen, das Holz der Bäume zerstörenden Pilzen entsteht, wohl zu unterscheiden.

Vor den Angriffen von Pilzen sind nun auch verholzte pflanzliche Zellmembranen keineswegs geschützt, und es sind die betreffenden Vorgänge von um so größerem Interesse, als ja auch zahlreiche Tiere bekannt sind, welche im Holze und vom Holze leben und demnach wohl über Mittel verfügen müssen, die Bestandteile desselben der Assimilation zugänglich zu machen. Als Nährstoffe kommen, abgesehen von dem ins Holz geleiteten Wasser mit seinen gelösten anorganischen (Nährsalze) und organischen Bestandteilen (Zucker), vor allem die Wandsubstanzen der Zellen (Cellulose und die „inkrustierenden" Ligninsubstanzen [Hadromal Czapeks]), sowie eventuell der Zellinhalt (Stärke, Zucker, Fett, Gerbstoff) in Betracht. Stickstoff dürfte in geringen Mengen in Form von Plasmaresten auch noch in abgestorbenen Holzzellen sich finden, dagegen reichlich in gewissen Partien frischen Holzes (Markstrahlen im Tannenholz, Strang- und Strahlenparenchym bei Laubhölzern). „Da die betreffenden Zellen im Sommer reich an Zucker sind, bietet im Sommer gefälltes Laubholz (z. B. Buche) ein vorzügliches Nährmittel für die verschiedensten Pilze, die zunächst in die Markstrahlen eindringen und sich dann weiter verbreiten." (Holzzerstörende Pilze in Lafars Handb. d. techn. Myk., Bd. 3, p. 289.) Unter allen Umständen aber müssen dieselben, um zu diesen Nährstoffen zu gelangen, die Zellmembranen durchbohren. Diese dürfte am schwierigsten im toten sogenannten Kernholz erfolgen, welches oft mit schwer ausnützbaren Stoffen (Harzen, Gummi etc.) imprägniert ist und daher nicht nur gegen Pilze, sondern auch gegen Insekten widerstandsfähiger ist als das Splintholz; gleichwohl bewohnen gewisse Pilze gerade das erstere mit Vorliebe (besonders manche *Polyporus*-Arten.)

Die meisten holzzersetzenden Pilze gehören zu der Gruppe der Hymenomyceten und sind es vor allem Polyporeen (*Merulius lacrimans*, der bekannte „Hausschwamm", und *Polyporus*-Arten, sowie *Daedalea quercina*), sowie Agaricineen (*A. melleus* und *adiposus*, *Lenzites abietina* und *sepiaria*, *Schizophyllum alneum*). Im übrigen ist es bekannt, daß nicht nur die obligat Holz bewohnenden Pilze, sondern auch Schimmelpilze, auf Holz kultiviert, in ähnlicher Weise zerstörend auf die Membranen der Zellen wirken. Miyoshi sah *Penicillium* und *Botrytis* die Tüpfel von Fichtenholztracheïden durchbohren und Marshall Ward berichtet dasselbe von *Penicillium glaucum*.

Nach Hartig (114a), dem wir sehr eingehende Untersuchungen über die Einwirkung von Pilzen auf Holz verdanken, kann man aus den Zersetzungserscheinungen unmittelbar auf die Art des sie verursachenden Pilzes schließen, und zwar ganz unabhängig von der Art des Holzes. Vielfach wird nicht die ganze Holzmasse gleichmäßig von dem wuchernden Mycel zerstört, sondern inselweise, und es markieren sich dann die betreffenden Stellen durch ihre weiße Farbe und in chemischer Hinsicht durch das Vorhandensein reiner Cellu-

lose. In anderen Fällen tritt eine völlige Zerstörung des Holzes bis auf den Celluloserest an großen Holzstücken gleichmäßig auf. Von manchen Pilzen wird schließlich auch die Cellulose aufgelöst, so daß Hohlräume im Holze entstehen. Rumbold (196) hat ganz neuerdings die Veränderungen, welche das Mycelium von *Agaricus adiposus* am Weißtannenholz bewirkt, genauer untersucht. Das von Natur weiße Tannenholz wird dabei gelb, weich und brüchig, so daß man es leicht mit dem Fingernagel zerteilen kann. Auf dem Holze entstehen hier und da rötlichbraune Flecken, die sich von den Löchern der Zellwand aus, welche von den Pilzen gebildet sind, verbreiten. Es scheinen Oxydationswirkungen dabei im Spiele zu sein, da nur solche Holzstellen die Verfärbung zeigen, welche der Luft ausgesetzt sind. Mit Chlorzinkjod wurden die braunen Flecken rosarot, doch nie violett, so daß reine Cellulose nicht vorliegt. Mikroskopisch ist das Bild der Holzzersetzung in diesem Falle folgendes: „Zuerst treten sehr feine Pilzfäden auf und verursachen eine Menge feiner Bohrlöcher, die oft in Gruppen angeordnet sind, so daß an diesen Stellen die Zellwand siebartig durchlöchert ist. Schließlich erweitern sich die Bohrlöcher und fließen zusammen; es entstehen so größere Löcher und schließlich im Querschnitt linsenförmige Lücken, die von den Mycelsträngen ausgefüllt werden. Eine andere Art der Auflösung geht von den Hoftüpfeln aus. Auf der Tüpfelwand entstehen kleine Löcher, die sich erweitern, bis die ganzen Tüpfel und von diesen aus auch andere Teile der Zellwand verschwinden. Mit Jod und H_2SO_4 gibt ein Schnitt durch solches Holz keine Cellulosereaktion, dagegen in allen Teilen eine entschiedene Ligninreaktion mit Phloroglucin und HCl, sowie mit schwefelsaurem Anilin. Es scheint demnach die Zerstörung der Zellwand in der Weise vor sich zugehen, daß sie sich in ihren drei Lamellen gleichmäßig und ohne chemische Veränderung auflöst“. (Rumbold.)

In ähnlicher Weise scheint auch der als Holzzerstörer besonders gefürchtete Hausschwamm (*Merulius lacrimans*) einzuwirken. Auch hier legen sich die Hyphen an die Zellen und durchbohren deren Wände, um sich dann im Innern kräftig zu entwickeln, ohne jedoch die „inkrustierenden Substanzen“ zu zerstören und Cellulose frei zu machen. Es bleibt eine braune zerreibliche Masse übrig, welche noch die üblichen Holzreaktionen gibt. Wesentlich anders verläuft der Prozeß bei anderen Pilzen. *Trametes pini* löst nach Hartig (114a) zunächst die stark verholzten Membranen auf, so daß die wenig verholzte tertiäre Membran sich am längsten erhält. Der Vorgang erinnert an den bei der Behandlung des Holzes mit Schultzeschem Mazerationsgemisch. Fig. 5 zeigt bei *a* den normalen Zustand der Zellwand. Man sieht drei verholzte Wandschichten und eine deutliche Schichtung der sekundären Membran. Die Auflösung der inkrustierenden Substanzen hat in (*b*) zunächst die Spaltung der primären, für gewöhnlich einfach erscheinenden Hautschicht in zwei Lamellen zur Folge, so daß die Elementarorgane auseinander fallen. Schon auf der rechten Seite der Zelle (*b*) besteht die Wand nur noch aus Cellulose. Bei (*e*) verchwindet zunächst die primäre Hautschicht. Dann folgt nach (*f*) hin die Auflösung auch der sekundären und tertiären Schicht, in der endlich die Aschenbestandteile „als feine Körnchen hervortreten“ (Fig. 6 b). Eine andere Gruppe von Pilzen greift zuerst und am meisten die cellulosereiche, wenig verholzte tertiäre

Membran an, in ähnlicher Weise, wie es bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure geschieht (*Polyporus vaporarius*, *P. Schweinitzii*, *P. sulphureus*).

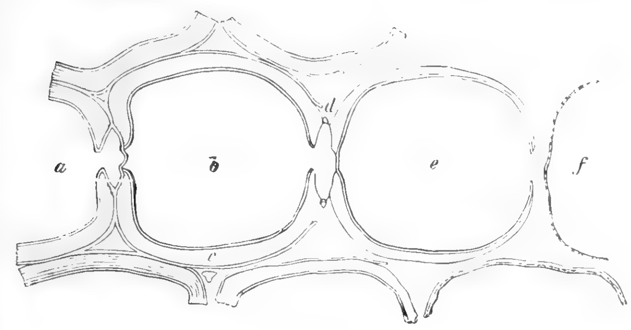


Fig. 5.

Fig. 5. Querschnitt durch Kiefernholztracheiden in der Auflösung durch das Enzym von *Trametes Pini*. — Vergr. 100. Nach R. Hartig.

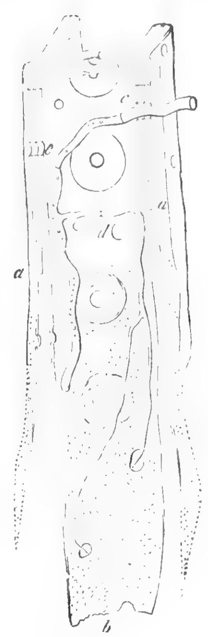


Fig. 6.

Fig. 6. Tracheide von *Pinus sylvestris*, durch *Trametes Pini* zerstört. Die primäre Zellwand ist bis zu *a a* völlig aufgelöst. Die sekundäre und tertiäre Wandschicht ist im unteren Teile nur noch aus Cellulose bestehend, in welcher die Kalkkörnchen deutlich erkennbar werden *b*. Pilzfäden *c* durchbohren die Wände und hinterlassen Löcher *d* und *e*. — Nach R. Hartig.

Ueber die Enzyme, welche bei den geschilderten Veränderungen des Holzes wirksam sind, sind wir wenigstens teilweise durch Untersuchungen von Kohnstamm und Czapek (57, p. 293) unterrichtet.

Der letztere hatte beobachtet, daß sich aus Holz, welches von *Merulius lacrymans* zerstört war, große Mengen „Hadromal" (der von Czapek isolierte Träger der „Ligninreaktionen") direkt mit Alkohol oder Benzol extrahieren lassen, was sonst nicht der Fall ist. Er schloß daraus auf eine chemische Wirkung des Pilzes auf das Holz, wie eine solche schon Hartig festgestellt hat. Er fand, daß in manchen Fällen die Stärkekörner im Holze von den Pilzen später als die Zellmembranen angegriffen werden, während Ward (238) für *Penicillium* in frischem Holze das Gegenteil beobachtete.

Das „Hadromal" ist in den Holzzellen nach Czapek in ätherartiger Bindung mit Cellulose enthalten. Da nun, wie schon Hartig wußte, um alle von Hyphen durchwucherte Stellen des Holzes eine Blaufärbung mit Chlorzinkjodlösung eintritt, so liegt es nahe, an eine Spaltung jener Verbindung der Cellulose zu denken, wobei diese letztere frei und direkt nachweisbar wird, während andererseits Hadromal sich extrahieren läßt. Die Cellulose wird dann weiterhin enzymatisch gespalten und als Nährstoff von den Pilzen verarbeitet.

Czapek gelang es nun auch, aus Holz, welches reichlich von *Merulius lacrymans* oder *Pleurotus pulmonarius* durchwuchert war, durch Zerreiben mit Schmirgel und Auspressen einen Saft zu gewinnen, welcher in ganz analoger Weise auf Holz einwirkt, wie die lebenden Pilze.

Zu Proben von 1—2 ccm Preßsaft wurde eine Messerspitze mit Alkohol ausgekochter Holzfeile zugesetzt und mit Chloroform bei 28° stehen gelassen. Von Zeit zu Zeit wurde eine Probe mit Alkohol extrahiert und mit dem Extrakt die HCl-Phloroglucinprobe angestellt. Nach 8 Tagen fiel sie schwach, nach 14 Tagen ziemlich stark positiv aus, während das Holz sich mit Chlorzinkjod sofort violett färbte. Dabei liefert es aber auch noch Rotfärbung mit Phloroglucin-Salzsäure zeigt also ganz dieselben Veränderungen, wie sie das Holz durch die Pilzhyphen selbst erleidet. Das Extrakt verliert seine Wirkung vollkommen durch Kochen. Durch Alkohol läßt sich als weißer wasserlöslicher Niederschlag eine Substanz fällen, welcher die beschriebene Wirkung auf Holz ebenfalls zukommt. „Es ist somit anzunehmen, daß es sich um ein Enzym handelt, welches von den Hyphen der holzbewohnenden Pilze ausgeschieden wird und die Eigenschaft hat, die ätherartige Hadromal-Celluloseverbindung zu spalten."

Wie die neueren Befunde Rumbolds (196) zeigen, scheint es nicht in allen Fällen zu einem Freiwerden von Cellulose zu kommen und der Prozeß der Holzzerstörung demnach nicht immer in gleicher Weise zu verlaufen.

Neben dieser „Hadromase" produzieren die holzzerstörenden Pilze auch noch ein celluloselösendes Enzym (Cytase), sowie in vielen Fällen Amylase.

A. H. R. Buller (41) hat im Wasserextrakt von *Polyporus squamosus,* einem Baumpilz, der außerordentlich große Fruchtkörper bildet, nicht weniger als 8 oder 9 Enzyme nachweisen können. Die Untersuchung des von dem Pilze zerstörten Ahornholzes führt zu dem Schlusse, daß das Mycel Cytase und möglicherweise auch Hadromase produziert.

3. Celluloselösung durch Bakterien.

Eine außerordentlich bedeutsame Rolle spielen bei der Zerstörung von Zellwand-Kohlehydraten auch Bakterien, und es sind diese Vorgänge auch bei der Auswertung pflanzlicher Nahrungsmittel durch Tiere von größter Bedeutung, ja man darf vielleicht sagen, daß hier die Ernährung ohne die Mitwirkung von Bakterien in vielen Fällen ganz unmöglich wäre. Nicht minder ist das „Vermodern" von Pflanzenteilen und die Humusbildung an das Vorhandensein derselben geknüpft. Sie sind es daher, die den C der Cellulose wieder in Freiheit setzen und es so verhindern, daß derselbe nutzlos dem Kreislauf der Elemente entzogen wird.

Nachdem schon 1850 Mitscherlich an in Wasser faulenden Kartoffeln eine Lösung der Zellmembranen beobachtet hatte, bezog zuerst van Tighem die Fähigkeit der Cellulosezersetzung mit Bildung von Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff auf Bakterien aus der Gruppe der Erreger der Buttersäuregärung (*Amylobacter*), und zwar lediglich auf Grund von Mazerationsversuchen pflanzlicher Gewebe. Während alle jugendlichen Zellmembranen glatt gelöst wurden, fand er das Parenchym älterer Gewebe, sowie auch Bastfasern (die, im modernen Sinne gesprochen, aus typischer „Cellulose" bestehen), desgleichen verkorkte und verholzte Zellen widerstandsfähig gegen das „Ferment der Cellulose", wie er jene Bakterien nannte. In der Folge wurden eine ganze Reihe verschiedener Bakterienformen speziell bei der Naßfäule der Kartoffeln für beteiligt gehalten, ohne daß es gelang, Klarheit in die ganze Angelegenheit zu bringen.

Nach Reinke und Berthold (190) „beginnt die Fäule immer an kleinen Wundstellen; man sieht die Zellen voneinander sich trennen und ihre Zwischenräume mit einer bakterienreichen Flüssigkeit sich füllen. Bald werden dann Teile

der Zellwand gelöst, man sieht die Bakterien im Innern der Zellen. In kurzer Frist werden die Wände der Parenchymzellen nach voraufgegangener starker Aufquellung vollständig resorbiert, und die noch erhaltenen Stärkekörner schwimmen in einer weißlich- bis ockergelben, dicht von Bakterien erfüllten Jauche von penetrantem, an Buttersäure erinnerndem Geruch. Bei weiterem Fortschreiten der Zersetzung werden dann auch die Stärkekörner korrodiert und aufgelöst."

Zurzeit darf es als sicher gelten, daß es Bakterien gibt, welche schon frische Kartoffeln anzugreifen imstande sind, während andere ihr Zerstörungswerk nur an schon vorher geschädigten Knollen zu vollenden vermögen.

Nachdem schon VAN SENUS (224a) darauf hingewiesen hatte, daß gewisse anaërobe Bakterien die Substanz der Mittellamelle primär angreifen und unter Bildung von CO_2, CH_4, H_2, Buttersäure, Essigsäure, Spuren höhere Fettsäuren, Alkohol und Aldehyd, zersetzen (vergären), wurde dies namentlich durch die Untersuchungen von APPEL (LAFARS Handb., Bd. 2, p. 360) sichergestellt, welcher zeigte, daß diese Wirkung durch einen von den Bakterien ausgeschiedenen Stoff hervorgerufen wird. Es gelang ihm, durch Ausfällen mit Alkohol, wie auch durch Extraktion mit Glyzerin einen Körper zu erhalten, der auch ohne Vorhandensein der Bakterien die Mittellamelle auflöst. „Dieser Prozeß geht so schnell vor sich, daß er sich an Schnitten unter dem Mikroskop (l. c. p. 352, Fig. 26) in wenig Stunden verfolgen läßt und große Mengen von gesundem Kartoffelgewebe in eine breiige Masse überzuführen vermag". FRANK hatte bereits die Zerstörung gesunder Kartoffeln auf einen Micrococcus (*M. phytophthorus*) zurückgeführt, der wahrscheinlich mit APPELS *Bacillus phytophthorus* identisch ist. Außerdem kommen noch eine ganze Anzahl anderer Bakterien für die gleiche Wirkung in Betracht (*Bac. caulivorus* PRILLIEUX und DELACROIX, *Bac. atrosepticus* VAN HALL, *Bac. solanisaprus* HARRISON, unter Umständen auch *Bact. coli commune, Bac. fluorescens putidus, Bac. fluorescens liquefaciens, Bac. mesentericus*).

Von großer Bedeutung für die Tierphysiologie sind die eigentlichen, durch Bakterien veranlaßten Cellulosegärungen, die sich nicht nur überall dort vollziehen, wo tote Pflanzenreste (wie z. B. im Schlamm) sich unter Bedingungen finden, die dem Wachsen der betreffenden Bakterien günstig sind, sondern auch im Magen-Darmkanal vieler Tiere.

Auf die Möglichkeit, daß es sich im Darm der pflanzenfressenden Säugetiere um eine bakterielle Cellulosegärung handelt, hat zuerst POPOFF (182) hingewiesen, indem er auf die Aehnlichkeit der Zusammensetzung der aus Kloakenschlamm sich entwickelnden Gase und jenen aufmerksam machte, welche sich im Darmkanal bilden, und speziell die Ansicht aussprach, daß das Sumpfgas (CH_4) in beiden Fällen auf dieselbe Quelle, d. h. die Zersetzung der Cellulose zurückzuführen sei. Die Versuche von POPOFF, welche unter anderem ergeben hatten, daß schwedisches Filtrierpapier in mit Kloakenschlamm geimpftem Wasser sich allmählich unter dem Einfluß von Bakterien zersetzt, wobei CO_2, CH_4 und H entsteht, erfuhren Bestätigung durch spätere Arbeiten von TAPPEINER (228) und besonders von HOPPE-SEYLER (119). Der erstere verwendete Papier und Watte in Nährlösungen, die an N-haltigen Substanzen reich waren (Fleischextrakt, Asparagin und dgl.). Die Impfung wurde mit einem kleinen Stückchen des ersten Magens von Wiederkäuern ausgeführt. Es trat eine äußerst lebhafte Gärung unter reichlicher Gasbildung ein, wobei zugleich organische Säuren (Essigsäure, Isobuttersäure)

entstanden. Je nach den Versuchsbedingungen kam es bald zur Entwicklung von CH_4, bald entstand H. Bisweilen verlief die „Methangärung" der Cellulose gleichzeitig neben der „Wasserstoffgärung" in demselben Kolben.

Hoppe-Seylers Untersuchungen beziehen sich bloß auf die erstere. Bei einem 4 Jahre hindurch fortgesetzten Versuch, wobei 25,773 Gramm reines Filtrierpapier in 700 ccm Wasser mit etwas Kloakenschlamm in einem luftdicht verschlossenen Kolben gärten, wurden 15 g Cellulose zersetzt unter Bildung von 3281 ccm CO_2 und 2571 ccm CH_4. In der Lösung fanden sich nur Spuren löslicher organischer Stoffe, und auch der Bodensatz enthielt neben Resten von Papier und Schlamm nichts von anderen organischen Stoffen. Da demnach als die einzigen wesentlichen Produkte der Umwandlung der Cellulose nur die beiden genannten Gase gefunden wurden, und zwar in nahezu gleichem Volumen, so hielt es Hoppe-Seyler für wahrscheinlich, „daß die Cellulose unter Aufnahme von einem Molekül H_2O für $C_6H_{10}O_5$ in ein zuckerartiges Kohlehydrat übergeht, welches mit oder ohne Bildung weiterer Zwischenprodukte zu gleichem Volumen CO_2 und CH_4 zerfällt". Auf die Entstehung eines derartigen Körpers schließt Hoppe-Seyler aus dem Umstande daß die gärende Flüssigkeit bei Alkalizusatz etwas Kupferoxydhydrat löste, aber beim Sieden nicht reduzierte. Die erste Phase des ganzen Vorganges ließe sich demnach durch die Gleichung: $C_6H_{10}O_5 + H_2O = C_6O_{12}O_6$ ausdrücken, während die zweite Phase der Gleichung: $C_6H_{12}O_6 = 3\ CO_2 + 3\ CH_4$ entspräche. Ueber die Natur der Erreger der Cellulosegärung äußert sich Hoppe-Seyler nur sehr flüchtig, indem er die Wirkung auf den *Amylobacter* van Tieghems bezieht.

Im Jahre 1890 beobachtete van Senus (224a) unter dem Mikroskop die Veränderungen, welche Watte, sowie Schnitte pflanzlicher Gewebe unter dem Einfluß von Mikroben aus Flußschlamm erfahren. Die Fasern der in Fleischbrühe gebrachten Watte bedeckten sich mit Schleim, welcher Bakterien einschloß, und lösten sich allmählich in ihm auf. An Schnitten von Kartoffeln, Bohnen und anderen Pflanzen wurde Zerstörung der Zellhüllen wahrgenommen. Er war der Meinung, daß zwei verschiedene in Symbiose lebende Bakterien an dem Vorgang beteiligt seien. Die eine von ihm als *Bac. amylobacter* bezeichnet, bildet kleine Stäbchen, welche sich unter Umständen mit Jod bläuen. Erst bei dem Hinzukommen einer zweiten noch kleineren Art, die aus dem Kaninchendarm isoliert werden konnte, soll Cellulosegärung möglich werden. Es wird dann angeblich ein Enzym ausgeschieden, welches Cellulose zu lösen vermag. van Senus versuchte auch dasselbe aus solchen Gärflüssigkeiten durch Alkohol abzuscheiden, und prüfte seine Wirksamkeit in alkalischer Lösung an Bohnenschnitten.

Auch bei der Zersetzung des Mistes, der ja der Hauptsache nach aus Cellulose besteht, spielen sich ganz analoge Gärungsvorgänge mit reichlicher Entwicklung von Methan ab, wie im Kloakenschlamm.

Alle bisher angeführten Arbeiten liefern bezüglich der Frage nach der Natur der die anaërobe Cellulosegärung verursachenden Mikroorganismen keinen hinreichend sicheren Aufschluß. Diesen haben erst die Untersuchungen von W. Omeliansky (172) gebracht, die sich fast ausschließlich auf möglichst reine typische Cellulose (Glukose-Cellulose) in Form von schwedischem Filtrierpapier beziehen. Als Nährlösung diente Wasser, welches im Liter:

1 g Kaliumphosphat,
0,5 „ Magnesiumsulfat,
1 „ schwefel- oder phosphorsaures Ammoniak,
Spur NaCl

unter Zusatz von Kreide enthielt. Zur Impfung der Mischung diente Pferdemist oder Flußschlamm. Nach mehreren Tagen machen sich

dann an den in dem ganz gefüllten Kolben befindlichen Papierstreifen Flecken bemerkbar, welche die Stellen markieren, an denen später Löcher entstehen, deren Größe und Verteilung sehr verschieden sein kann. Doch kann diese Erscheinung auch fehlen; „das Papier verwelkt dann gleichsam plötzlich in seiner ganzen Masse auf dem Boden des Kolbens". Die ursprüngliche weiße Farbe ändert sich allmählich in eine gelbbräunliche, wobei sich ein Geruch nach faulem Käse entwickelt.

Besonders wichtig ist der Nachweis, daß es zwei verschiedene Formen von Vergärung der Cellulose gibt, die H- und die CH_4-Gärung. Bei der ersteren entstehen wechselnde Mengen CO_2, H_2, Essigsäure, Buttersäure, Valeriansäure und Spuren von Ameisensäure, bei der Methangärung dagegen wird — neben CO_2 viel Essigsäure und wenig Buttersäure — Sumpfgas (CH_4) gebildet. OMELIANSKY fand, daß sich das Auftreten der einen oder der anderen durch äußere Bedingungen, nämlich durch Erhitzen der Aussaat bestimmen läßt. „Nimmt man die Abimpfungen ohne vorhergehendes Erwärmen vor, so setzt sich in der Regel in den folgenden Zuchten die Methangärung fest. Wird dagegen bei einer der ersten Abimpfungen (am besten schon bei der ersten) die Zucht vorher 15 Min. lang auf 75° erhitzt, so sind hierdurch Bedingungen zur Entwicklung der H-Gärung geschaffen". Die Ursache liegt in der verschieden langen Inkubationszeit der beiden Gärungserreger. „Impft man mit einem Material, welches Sporen der Mikroben beider Gärungen enthält, sei es Schlamm, Mist, oder ein künstliches Gemenge, so entsteht zunächst die Methangärung, deren Inkubationszeit kürzer ist, als die der H-Gärung. Erhitzt man nun eine solche einseitig entwickelte Zucht, so werden dadurch die angekeimten oder auskeimenden Sporen des CH_4-Bacillus abgetötet, die noch ruhenden Sporen des H-Bacillus aber werden ungeschädigt und entwicklungsfähig bleiben." (OMELIANSKY.)

Die Untersuchung mikroskopisch reiner Zuchten hat ergeben, daß die beiden physiologisch differenten Bakterienformen morphologisch einander ungemein ähnlich sind. In beiden Fällen handelt es sich um äußerst dünne zarte Stäbchen, welche in keinem Stadium ihrer Entwicklung sich mit Jod blau färben und daher das charakteristische Merkmal von *Amylobacter* vermissen lassen.

Für die H-Gärung der Cellulose stellte OMELIANSKY für einen Versuch mit Papier folgende Bilanz auf:

13 Monate	Zum Versuch verwendete Cellulose	3,4743	g
	Davon blieben unzersetzt	0,1272	„
	Berechnete Menge zersetzter Cellulose	3,3471	„
	Bei der Zersetzung gebildete Fettsäuren	2,2402	„
	Bei der Zersetzung gebildete Kohlensäure	0,9722	„
	Bei der Zersetzung gebildeter Wasserstoff	0,0138	„

Die Methangärung der Cellulose liefert als gasförmige Zersetzungsprodukte neben viel CO_2 Methan:

4½ Monate	Zum Versuch verwendete Cellulose	2,0815	g
	Davon blieben unzersetzt	0,0750	„
	Berechnete Menge zersetzter Cellulose	2,0065	„
	Bei der Zersetzung gebildete Fettsäuren	1,0223	„
	Bei der Zersetzung gebildete Kohlensäure	0,8678	„
	Bei der Zersetzung gebildetes Methan	0,1372	„

Im Vergleich zur Methangärung ist die H-Gärung der Cellulose viel weniger energisch. „Im Laufe der ersten 3 Wochen schwankte die H-Menge, welche von 1 g Papier ausgeschieden wurde, zwischen

den Werten 0,014 und 0,058 ccm, d. h. die H-Entwicklung ging im Mittel 2—10mal langsamer vor sich, als die Methangärung." Daß auch in pflanzlichen Geweben die Cellulose leicht durch die Bakterien angegriffen wird, zeigte Omeliansky an Leinstengeln, bei welchen, wie Querschnitte deutlich zeigten, (Lafars Handb., Bd. 3, p. 262, Fig. 38 u. 39) die Bastfasern vollständig aufgelöst wurden.

Die von Omeliansky studierten Cellulosegärungen sind durch streng anaërobe Bakterien verursacht. Doch gibt es, wie namentlich van Iterson (124) gezeigt hat, auch aërobe nicht sporenbildende Bakterien, welche die gleiche Wirkung ausüben. Dies gilt sowohl von denitrifizierenden Bakterien, wie insbesondere auch von einer braun gefärbten Bodenbakterie (*Bac. ferrugineus*), die besonders in Symbiose mit einem gelben Mikrococcus sehr kräftig abbauend wirkt (vgl. Omeliansky in Lafars Handb., Bd. 3, p. 263).

Für die Erreger der Cellulosegärung ist es auffallend, daß sie sich unmittelbar auf dem zu lösenden Substrat ansiedeln und daß entsprechend den mikroskopischen Befunden nur in nächster Nähe derselben die Lösung des Kohlehydrats erfolgt. Es ist demnach die Annahme eines nur in sehr geringem Grade ausgeschiedenen und wahrscheinlich sehr unbeständigen Enzymes gerechtfertigt. (Fuhrmann).

c) Chitin und keratinlösende Enzyme.

An die cellulosezerstörenden Bakterien reihen sich Formen an, welche das noch viel schwerer angreifbare Chitin durch ausgeschiedene Enzyme zu lösen vermögen. Es ist lange bekannt, daß viele auf Insekten, Würmern und anderen Tieren schmarotzenden Pilze (Entomophthoraceen, Laboulbeniaceen) Chitin angreifen, und von Zopf ist schon vor längerer Zeit darauf aufmerksam gemacht worden, daß dieselben offenbar ein chitinlösendes Enzym ausscheiden, doch dient in diesen Fällen, soviel man bis jetzt weiß, die Chitinzersetzung vorwiegend dem Zwecke, Chitinhäute anzubohren und zu durchlöchern, um die wertvollen Nährstoffe des Körperinnern dem Schmarotzer zugänglich zu machen, nicht aber das Chitin selbst in Nährstoffe überzuführen. Dies letztere tut aber, wie Benecke (18) zeigte, ein im Meerwasser vorkommendes Bakterium, der *Bacillus chitinivorus*, sowie Bakterien der schwarzen Jauche des Tintenschwammes.

Er beimpfte Nährböden, die die nötigen Nährsalze und außerdem fein zerschnittenes Chitin, welches aus Crustaceenpanzern dargestellt worden war, als C- und N-Quelle enthielt. „Reines Chitin" verschaffte sich Benecke durch Eintragen von Panzerstücken in bei 0° gesättigte Salzsäure und Eingießen dieser Lösung in die 10-fache Menge kalten Wassers. Als Impfmaterial kam hauptsächlich faulendes Copepoden-Plankton, ferner auch Diatomeen- und Peridineen-Plankton aus der Kieler Föhrde zur Verwendung und zwar sowohl in Rohkulturen als auch in Reinkulturen.

Rohkulturen wurden mit einer $1^1/_2$-proz. NaCl-Lösung, die 0,03 Proz. K_2HPO_4 und ebensoviel $MgSO_4$ nebst Chitin enthielt, angestellt. Nach etwa 3 Wochen waren die erweichten Chitinstückchen mit dichten Zooglöen kleiner Spaltpilze und encystierter Flagellaten bedeckt und erschienen noch später vollkommen gelöst. Nach etwa 11 Wochen enthielt die Kulturflüssigkeit außer massenhaften Bakterien auch zahlreiche chlorophyllführende Organismen (Chlamydomonaden und Diatomeen).

Um nun jene offenbar chitinzerstörenden Bakterien in Reinzucht zu gewinnen, wurde Nähragar hergestellt, der außer fein zerriebenem Chitin dieselben Salze enthielt, wie die Rohkulturen, von denen eine Spur ausgesät wurde. Bald umgibt sich jedes Chitinbröckchen mit einem bräunlich gelben Hof, der in den Agar feine Ausstrahlungen aussendet. Durch wiederholtes Abimpfen kleiner Chitinteile erhält man schließlich Reinkulturen. Das Chitin überzieht sich mit den erwähnten Zooglöen und kann sich allmählich ganz in eine solche verwandeln, so daß eine förmliche Bakterien-Pseudomorphose entsteht. Die Stäbchen haben Geißeln von doppelter Körperlänge und bilden keine Sporen.

Der Bacillus ist polyvor und gedeiht auch ohne Chitin mit anderen Nährstoffen, z. B. Witte-Pepton, Trauben- oder Rohrzucker in Verbindung mit Nitraten, weniger gut mit NH_3-Salzen. Stärke und Cellulose werden nicht verarbeitet, wohl aber Hornsubstanz (Keratin). Für den *Bac. chitinivorus* ist der Natriumgehalt des Nährsubstrates zur Chitinzersetzung durchaus erforderlich; doch kann das NaCl durch Na_2SO_4, ersetzt werden. Für chitinspaltende Bakterien, die nicht an Meerwasser angepaßt sind, bildet, wie zu erwarten war, die Anwesenheit von NaCl keine Bedingung der Entwicklung. Solche Bakterien finden sich nach Benecke in der schwarzen Jauche, in welche alternde Hüte des Tintenschwammes (*Agaricus atramentarius*) sich umwandeln (die Pilzmembran enthält, wie man weiß, Chitin). Diese Bakterien, welche morphologisch durchaus dem *Bac. chitinovorus* gleichen, entwickelten sich sowohl in NaCl-haltigen, wie in NaCl-freien, chitinhaltigen Nährlösungen. Leider ist über die Art der Zersetzung des Chitins im gegebenen Falle, sowie über das dabei ohne Zweifel wirksame Enzym bis jetzt nichts bekannt.

C. Die fettspaltenden Enzyme (Lipasen) und ihre Rolle bei der Verdauung und Resorption des Reservefettes der Pflanzen.

1. Bei höheren Pflanzen.

Eine nicht minder bedeutsame Rolle, als Stärke spielen als C-reiche pflanzliche Reservestoffe auch die Fette, welche sich in Samen teils allein, teils mit Stärke zusammen außerordentlich weit verbreitet finden, um bei der Keimung wie diese gelöst zu werden, worauf schon Mulder (163) in seinem Buche über die Chemie des Bieres aufmerksam gemacht hat. Nach Naegeli bildet Fett bei etwa $^9/_{10}$ aller Phanerogamen einen wesentlichen Bestandteil des Samennährgewebes, und es mag dies damit zusammenhängen, daß bei Ablagerung von Fett als Reservestoff in einem gegebenen Raume eine größere Energiemenge (als Verbrennungswärme) untergebracht werden kann, als bei Speicherung von Kohlehydraten. „Dies ist aber“, wie Pfeffer bemerkt“, von Vorteil für Organe, die das nötige Ernährungs- und Betriebsmaterial in möglichst kondensierter Form enthalten sollen. Die hierdurch erzielte Reduktion des Volums ist wieder vorteilhaft für die Samen, Sporen usw. die durch Wind verbreitet werden.“ In der Regel findet sich das Fett in den betreffenden Speicherzellen nicht wie bei tierischen Fettzellen in Form größerer oder kleinerer Tropfen, sondern meist so fein verteilt im Plasma, daß man die einzelnen Tröpfchen selbst bei starker Vergrößerung nicht zu erkennen vermag, vielleicht sogar zum Teil in wirklicher Lösung (Tschirchs „Oelplasma“). In manchen Fällen treten die schwerer schmelzbaren Fette im Innern der Zellen in kristallinischer Form auf (Pfeffer, 179).

Zumeist handelt es sich bei den Reservefetten der Pflanzen im Gegensatze zu denen der Tiere um **Oele**, die bei 15—20° C flüssig

sind und vorwiegend aus den Glyzeriden der Oelsäure bestehen. Doch fehlen, wie schon erwähnt, auch nicht Fette, welche bei der angegebenen Temperatur fest sind, wie namentlich in den Samen tropischer Gewächse. Als Konstituenten pflanzlicher Samenfette sind außer den genannten noch eine große Reihe von Fettsäuren bekannt geworden, von der Essigsäure angefangen bis zur Lignocerinsäure ($C_{24}H_{48}O_2$), betreffs deren Vorkommen auf die Zusammenstellung in Czapeks Biochemie, Bd. 1, p. 106 ff. verwiesen werden kann.

Seit langem ist es bekannt, daß das Fett aus fetthaltigen Samen im Verlaufe der Keimung verschwindet (E. Mesnard, 159; J. Sachs, 197), wobei in den betreffenden Zellen Veränderungen hervortreten, die im wesentlichen dadurch charakterisiert erscheinen, daß das Fett mehr und mehr die Form einer Emulsion annimmt. Damit gehen aber tiefer greifende chemische Umwandlungen Hand in Hand, als deren Endprodukt in der jungen Pflanze Kohlehydrate (Stärke und Zucker) auftreten, die dann weiterhin das Material bilden, aus denen sich die Zellwände der jungen Pflanze aufbauen. Sachs war der Meinung, daß es sich hier um eine direkte Umwandlung von Fett in Stärke handle, doch kann es zurzeit keinem Zweifel unterworfen sein, daß dieser Umwandlung eine hydrolytische Spaltung der Reservefette vorausgeht.

Auf chemischem Wege läßt sich ohne Schwierigkeit die im Verlauf der Keimung ölführender Samen eintretende Verminderung des Fettes nachweisen, die stets mit einer Vermehrung freier Fettsäuren Hand in Hand geht. So sinkt nach Detmer (63) der Fettgehalt beim Hanf innerhalb 10 Tagen von 32,65 Gewichtsteilen des ruhenden Samens auf 15,20 Gewichtsteile herab. Bei *Ricinus* fand Leclerc du Sablon eine Verminderung von 51,40 auf 3,08 innerhalb 3 Wochen. Sehr deutlich tritt die Verminderung des Fettes im Verlauf der Keimung in der Tabelle von Fleury hervor (Ergebnisse der Physiologie, Bd. 3, Abt. I, p. 228).

Der Gehalt an Fettsäuren betrug nach Müntz im Aetherextrakt ungekeimter Samen von *Raphanus* 10,17 Proz., er stieg nach 2 Tagen bei Keimung in diffusem Lichte auf 54,62 Proz., nach 4 Tagen auf 95,06 Proz. Aehnlich verhielt es sich auch bei Mohnsamen. 20 g Mohnsamen enthielten:

vor der Keimung	8,915 g	Aetherextrakt;	davon Fettsäure	10,93 Proz.
nach 2 Tagen	6,815 „	„	„ „	53,41 „
„ 4 „	3,900 „	„	„ „	96,92 „

Nach 5—6-tägiger Keimung enthalten somit die Samen nur noch ganz geringe Mengen Neutralfett. Die Fette nahmen hierbei einen ranzigen, unangenehmen Geruch, bräunliche Farbe und eine visköse Beschaffenheit an. Nach Czapek erscheint es fraglich, ob es sich immer um eine so reichliche Anhäufung freier Fettsäuren handelt. Auch die Ergebnisse der Untersuchungen von v. Fürth (90) lassen in dieser Beziehung Zweifel aufkommen, indem er fand, „daß noch in einem späten Stadium der Keimung erhebliche Mengen unzersetzten Neutralfettes vorhanden sind, so daß eine totale Spaltung des Keimlingfettes in Fettsäuren und Glyzerin mindestens zweifelhaft erscheint und ein weiterer rascher Abbau der gebildeten Fettsäuren wahrscheinlich wird“. Bei reichlicher Hydrolyse von Fett wäre in keimenden Oelsamen auch das Auftreten von Glyzerin zu erwarten gewesen. Doch ist es bisher nicht gelungen, dasselbe nachzuweisen,

indem es offenbar sehr rasch weiter verändert und verbraucht wird (CZAPEK). Dagegen wurde bei Untersuchung zerquetschter Oelsamen mehrfach Glyzerin gefunden, ebenso wie vielleicht die Bildung von Glyzerin bei der Alkoholgärung durch Hefe auf eine Spaltung des in den Zellen enthaltenen Fettes durch eine Lipase zu beziehen ist.

LIEBIG äußerte sich gelegentlich eines Versuches mit zerquetschten Oelfrüchten folgendermaßen: „Die fremden Substanzen, welche die Fette begleiten, üben auf diese dieselbe Wirkung aus, wie die Hefe auf zuckerhaltige Flüssigkeiten. Die Umwandlung betrifft die Zersetzung der Glyzerinverbindungen, dabei werden die Fettsäuren und das Glyzeryloxyd frei, und letzteres scheidet sich ab, bald unverändert — wie im Palmöl — bald nach weitergehenden Zersetzungen, wie bei den meisten anderen Fetten.“

Die ersten sorgfältigen quantitativen Versuche über diese Frage stammen von PELOUZE (176a), welcher ölhaltige Samen zerquetschte und so das Oel in engen Kontakt mit den übrigen Zellbestandteilen brachte. Hiebei beobachtete er einen rapiden Zerfall des Oels in Fettsäure und Glyzerin, der bis auf 80—90 Proz. des vorhandenen Oels sich erstreckte. Aehnliche Versuche wurden dann erst ca. 35 Jahre später ziemlich gleichzeitig, aber unabhängig voneinander von GRAU und SIGMUND wieder aufgenommen.

Durch eine ganze Reihe von Untersuchungen darf es als erwiesen gelten, daß in Oelsamen ein Enzym (Lipase) vorkommt, welches Fette hydrolytisch spaltet. SCHÜTZENBERGER (221) hat schon 1876 die bei der Keimung ölhaltiger Samen auftretenden Veränderungen der Fette mit der Wirkung des Pankreassaftes der Tiere in Parallele gestellt. Er gibt an, daß beim Zerreiben von Oelsamen mit Wasser eine Emulsion entsteht, worin alsbald Glyzerin und freie Fettsäuren auftreten. „Beim Keimungsprozeß kommt das emulgierende und verseifende Ferment bei Abwesenheit von Wasser mit dem Fett in Berührung, welches dann wirklich verdaut und assimilierbar gemacht wird.“

GREEN (98, 97) versuchte einen direkten Beweis für das Vorhandensein einer Lipase in keimenden Samen von *Ricinus* zu führen. „Er ließ die Samen 5 Tage keimen, bis der Embryo eine beträchtliche Größe erreicht hatte und die Wurzeln sich kräftig entwickelt hatten. Das Endosperm war an der Stelle geschwollen und halb schleimig, wo es mit den Kotyledonen in Berührung stand. Es wurde im Mörser mit einer Lösung von 5 Proz. NaCl und 0,2 Proz. KCN zerkleinert. Nach 24-stündigem Stehen wurde filtriert.“ Das schwach opaleszierende Filtrat verursachte in einer dicken Ricinusölemulsion bei 35° C schon nach kurzer Zeit das Auftreten freier Fettsäuren, was durch Lackmus sichtbar gemacht werden konnte. CONNSTEIN (53) konnte sich von der Richtigkeit dieser Angaben nicht überzeugen und leugnet die Extrahierbarkeit des Ferments durch Glyzerin, Salzlösungen etc. GREENS Beobachtungen zufolge sollte die *Ricinus*-Lipase in neutraler oder ganz schwach alkalischer Lösung am besten wirken, während neuerdings CONNSTEIN, HOYER und WARTENBERG (53), gerade im Gegensatz hierzu, die Lipasewirkung sehr abhängig fanden von der Gegenwart einer gewissen Säuremenge.

Wurden z. B. 5 g *Ricinus*-Samen mit 10 g Wasser verrieben, so beobachtete man anfangs nur eine ganz langsame und unbedeutende Fettspaltung; erst nach mehreren Tagen, wenn die abgespaltene Säuremenge eine gewisse Höhe erreicht hatte, setzt plötzlich „sprungweise“ eine sehr erhebliche Spaltung ein:

sofort	3	Proz.
nach 1 Tag	5	„
„ 2 Tagen	58	„
„ 3 „	85	„
„ 4 „	95	„

Diese intensive Spaltung kann sofort erzielt werden, wenn man dem Samenbrei eine geringe Menge Säure (besonders Essigsäure) zufügt. „Die fettspaltende Wirkung des *Ricinus*-Samens ist eine sehr erhebliche: Es gelingt durch Anwendung von 3—5 g entschältem Samen, bis 100 g Fett zu spalten, wenn die geeigneten Bedingungen innegehalten werden, wobei insbesondere auf die Anwesenheit einer genügenden Menge Wasser, das genügende Quantum Säure, eine geeignete Temperatur und energische Mischung (Emulgieren) von Fett und Wasser zu achten ist" (Connstein, 53).

Das *Ricinus*-Ferment wirkt nur auf die wirklichen Fette, d. h. auf Glyzerinester der höheren Fettsäuren. Die Glyzerinester der niedrigen Fettsäuren und solcher Ester, welche andere Alkohole als Glyzerin enthalten, werden nicht oder nur spurweise angegriffen.

Es scheint, daß an der enzymatischen Umsetzung der Reservestoffe (Eiweißkörper, Fette und Kohlehydrate) nicht nur die Endospermzellen, sondern auch der Embryo aktiv beteiligt sind. Aus Versuchen von Diana Bruschi (38) ergibt sich, daß die vom Embryo befreiten *Ricinus*-Endosperme ruhender Samen zur Autodigestion unfähig sind, daß sie sich aber selbst entleeren, wenn sie von den Embryonen getrennt worden sind, nachdem die Keimung begonnen hat. Es scheint also, daß das Endosperm eines von dem Embryo mit dem Beginn der Entwicklung ausgehenden Reizes bedarf, um die Selbstverdauung ausführen zu können.

Im ruhenden Samen (*Ricinus*) findet sich, wie Green angibt, das fettspaltende Enzym nicht in wirksamer Form, sondern als „Zymogen", welches aber durch Behandlung mit verdünnter Säure bei 35° in wirksames Enzym übergeführt wird. „Ein Auszug aus dem ruhenden Samen, der mit schwacher Salzlösung bereitet, dann schwach angesäuert und warm gehalten wurde, veränderte sich ebenso. Zuerst ganz unwirksam, entwickelte er allmählich das Enzym, gerade so wie das Pankreas bei der gleichen Behandlung „Trypsin" entwickelt. Die gleiche Umwandlung findet auch ohne Säure statt, wenn ein Auszug aus ruhenden Samen unter geeigneten antiseptischen Maßregeln einige Tage steht" (Green-Windisch, 98, p. 23). Besonders reich an Lipase scheinen Euphorbiaceen-Samen und vor allem *Chelidonium*-Samen zu sein.

Sigmund (vgl. 53) wies Lipase auch in den ruhenden und keimenden Samen von Raps, Mohn, Hanf, Flachs und Mais nach. Er zerrieb die Samen mit Wasser und bestimmte die freien Fettsäuren in der Emulsion. Immer zeigte sich beim Stehen eine deutliche Zunahme der Säuremenge. Ueber die weiteren Schicksale der hydrolytischen Spaltungsprodukte und speziell der Fettsäuren ist zurzeit etwas Sicheres nicht bekannt. Aus vergleichenden Analysen des Fettes gekeimter und ungekeimter Samen zog Müntz den Schluß, daß die Fettsäuren während der Entwicklung der jungen Pflanze immer mehr und mehr O aufnehmen, so daß die Vermutung einer allmählichen Umwandlung hoher Fettsäuren in Oxysäuren nahezuliegen scheint. Doch konnte O. v. Fürth (90) hierfür keine sicheren Anhaltspunkte gewinnen. Ebensowenig fand er die Annahme bestätigt, daß ungesättigte Fettsäuren während der Keimung wesentlich leichter angegriffen werden als gesättigte. Auch ließ sich ein schrittweiser Abbau der Fettsäuren zu kürzeren C-Ketten nicht sicher konstatieren. Das einzige, was sich bei fortschreitender Keimung von Fettsamen anatomisch und chemisch sicher nachweisen läßt, ist nur die Entstehung einer ansehnlichen Menge von Kohlehydraten (Stärke, Rohr- und Traubenzucker), worauf, wie schon erwähnt, Sachs zuerst hingewiesen hat (Czapek). Daß es sich dabei

weder um einen direkten Uebergang, von Fett, noch wie DETMER (63) meinte, von Fettsäuren in Kohlehydrat handelt, darf als sicher gelten.

2. Bei Bakterien und Pilzen.

Seit langem ist bekannt, daß Fette im Erdboden im allgemeinen einer raschen Zersetzung verfallen und es kann nicht bezweifelt werden, daß Bodenbakterien dabei eine wesentliche Rolle spielen (RUBNER, 194). RUBNER erzielte mit einem eigentümlichen, von ihm aus Erde gezüchteten Bakterium, freilich erst nach sehr langer Zeit (1 Jahr) außerordentlich hohe Werte der Fettspaltung (bis 92 Proz.) Neutralisierung der gebildeten Fettsäuren durch Basen (Kalk) scheint für eine energische Wirkung der lipolytischen Bakterien wesentlich zu sein. Namentlich unter den pathogenen Bakterien gibt es eine große Anzahl, welche Fette hydrolytisch zu spalten imstande sind, ja es wurde sogar behauptet, daß alle fettspaltenden Bakterien pathogene Eigenschaften besitzen (SOMMARUGA, 226a).

In Gelatine suspendiertes Fett wird nach SOMMARUGA vom *Vibrio cholerae, V. Finkler-Prior, V. Metschnikowi, Bac. typhi, Bac. Ribbert, Bac. pyocyaneus* und *Micrococcus tetragonus* zerlegt. Auch der *Bac. fluorescens liquefaciens*, sowie *Prodigiosus* sollen in gleicher Weise sehr energisch wirken (JENSEN, 126). Zugunsten der Annahme, daß die Bakterien ein fettspaltendes, extracellular wirkendes Enzym absondern, scheinen Versuche von EIJKMAN (72) zu sprechen, der den Boden einer PETRI - Schale mit einer dünnen Schicht von Rindertalg überzog, auf welche dann flüssiges Agar ausgegossen und mit Bakterien beimpft wurde. Der Talg wurde stellenweise weißlich getrübt und erwies sich dort verseift, was EIJKMAN auf Lipasen bezieht, die in die Agarmasse hineindiffundierten. Nach diesem Verfahren erwiesen sich *Bac. pyocyaneus, Bac. fluorescens, prodigiosus, indicus, ruber* und *Staphylococcus pyogenes aureus* als fettspaltend. SCHREIBER (212), welcher fettspaltende Bakterien in Massenkulturen in Peptonwasser züchtete, welche dann mit Thymol desinfiziert wurden, konnte bei solchen keine spaltende Wirkung auf Mandelöl nachweisen, doch ist damit natürlich keineswegs ein Beweis gegen den enzymatischen Charakter bakterieller Fettspaltungen geliefert, da es ja voraussichtlich auch Lipasen gibt, welche nicht oder nur schwer vom Zellkörper getrennt werden können. Zugunsten der Annahme einer extracellular wirkenden Lipase beim KOCHschen Tuberkelbacillus scheinen auch Beobachtungen von CARRIÈRE (47) zu sprechen: „Sechs Monate alte Kulturen dieses Mikroorganismus erzeugten schon innerhalb 20 Minuten bei 37° C eine deutliche Säuerung in Monobutyrin enthaltenden Flüssigkeiten. Diese Wirkung wurde schon durch minimale Kulturmengen ausgelöst. Auch konnte durch Erhitzen diese Fähigkeit der Kultur sofort genommen werden, während ein geringer Zusatz von antiseptischen Stoffen keine Störung der Spaltung bewirkte."

Daß Fett bei sehr vielen Pilzen (Schimmelpilzen und Hymenomyceten) und zwar sowohl im Mycel, wie in den Fruchtkörpern, als Reservestoff eine große Rolle spielt, ist seit langem bekannt. Bisweilen findet es sich in großen Tropfen, welche das ganze Hyphenlumen erfüllen. „*Merulius lacrymans* enthält nach GOEPPERT 13,08 Proz. Fett. Das Sklerotium von *Claviceps purpurea* (Mutterkorn) bis 30 Proz., und es kann der Fettgehalt nach FLÜCKINGER selbst bis auf die Hälfte des Trockengewichtes steigen" (CZAPEK, 57). Dies läßt von vornherein erwarten, daß auch entsprechende spaltende Enzyme nicht fehlen werden, und in der Tat sind darüber zahlreiche Angaben gemacht worden. Aber nicht bloß bei der Mobilisierung des Reservefettes dürften Lipasen eine wichtige Rolle spielen, sondern vor allem auch in solchen Fällen, wo Pilze auf fettreichen Substraten sich entwickeln und ge-

zwungen sind, Fett zum Zwecke der Assimilation aufzuspalten. Es ist bekannt, daß verschiedene Schimmelpilze üppig in Butter gedeihen und dabei nicht nur das abgespaltene Glyzerin, sondern auch einen Teil der Fettsäuren (besonders der niederen) verbrauchen.

Laxa (vgl. 53) züchtete *Mucor* auf Butter oder Käse und konstatierte ein allmähliches Ansteigen der Säurezahl im Aetherextrakt von anfangs 2,7 auf 47,7 (nach 1 Monat). Glyzerin konnte nicht nachgewiesen werden. Laxa vermutet, daß es die Pilze als Nährstoff verwendet haben. Verreibt man die genannten Pilze mit Glaspulver und filtriert durch Leinwand, so erhält man einen sehr stark wirksamen Saft. Innerhalb weniger Stunden stieg z. B. in einer Emulsion aus denselben und Butterfett, die Säurezahl von 2,7 auf 19,5 (bei Verwendung von *Penicillium*) und auf 28,2 (bei Benutzung von *Mucor*). „Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte Biffen bei seinen Untersuchungen an einem eigentümlichen, auf Kokosfrüchten wachsenden Sproßpilz, welcher Kokosfett und Monobutyrin spaltete und ein in Wasser lösliches, durch Alkohol fällbares fettspaltendes Enzym enthalten haben soll“ (Connstein).

Die wichtigsten der bisher vorliegenden Angaben über extracellular wirkende, lösliche Lipasen bei Schimmelpilzen finden sich bei Czapek und in Lafars Handbuch zusammengestellt.

Deleano (58) züchtete einen schon von E. Ruge (195) bezüglich seiner enzymatischen Eigenschaften eingehend untersuchten Pilz (*Lactarius sanguifluus*), auf Raulinscher Nährlösung mit Pepton als N-Quelle und prüfte in verschiedenen Perioden der Entwicklung sowohl das Mycelium wie die Nährflüssigkeit auf Lipase. Um das Enzym aus dem Pilz zu gewinnen, wurde derselbe mit Sand und Glyzerin zu einem Teig verrieben, und 24 Stunden bei 37° C gehalten. Durch Wasser ließ sich dann eine Lipase extrahieren, die der von Ruge beschriebenen durchaus entsprach, aber wesentlich andere Eigenschaften darbot, als die extracellulare Lipase der Nährlösung. Diese letztere wird zwischen 60—65° C zerstört, während die des Pilzgewebes erst bei 70° C unwirksam wird, desgleichen liegt das Optimum der Wirkung dort bei einer höheren Temperatur.

D. Die proteolytischen Enzyme der Pflanzen.

Es ist hier angezeigt, einige allgemeine Bemerkungen über die Einteilung und Bezeichnung proteolytischer Enzyme vorauszuschicken, da in dieser Beziehung mancherlei Unklarheiten bestehen. In der ganzen älteren Literatur findet man das größte Gewicht auf die Unterscheidung peptischer und tryptischer Verdauung gelegt, wobei ausschließlich die Reaktion (auf Lackmus) als maßgebend angesehen wurde. Nachdem sich aber herausgestellt hat, daß auch tryptische Enzyme bei saurer Reaktion wirksam sind und auch die Bezeichnung „sauer“ nicht mehr allein von dem Verhalten gegen Lackmusfarbstoff abhängig gemacht werden kann, erscheint es geboten, vor allem den gebildeten Spaltungsprodukten Bedeutung beizumessen und demgemäß zur Charakterisierung eines tryptischen Enzymes vor allem den Nachweis der Bildung von Aminosäuren und besonders von Tryptophan zu verlangen.

a) Proteolyse in Pflanzensamen.

1. Auftreten der Produkte der Proteolyse in Samen und Keimlingen.

Wie Kohlehydrate und Fette, so finden sich auch Eiweißstoffe als Reservematerial in pflanzlichen Samen in mehr oder weniger großer Menge, vielfach sogar in kristallinischer Form gespeichert; es handelt sich zumeist um globulinartige Körper („Phytovitelline“ Czapek), welche mit tierischen Globulinen die größte Aehnlich-

keit besitzen und sich von diesen eigentlich nur durch ihre Kristallisationsfähigkeit unterscheiden. Als bekanntere Repräsentanten seien hier nur das Edestin, welches in verschiedenen Grassamen sowie im Nährgewebe von *Cocos*, *Cannabis*, *Ricinus*, *Cucurbita*, *Linum* vorkommt, ferner das Phaseolin und Phaselin bei *Phaseolus multiflor.* und das Legumin bei *Vicia* und *Pisum* erwähnt.

Sie sind es, welche bei dem Keimungsprozeß in erster Linie der Auflösung und Resorption verfallen und demnach eine ganz ähnliche Rolle spielen, wie die ebenfalls kristallinischen Dotterplättchen in den Eiern mancher Tiere (Radlkofer, 187). „Bei vorgeschrittener Entleerung des Nährgewebes dürfte dann auch wohl die protoplasmatische Grundsubstanz der Zellen der Auflösung anheimfallen und Material für die Ernährung des jungen Embryo liefern, wie z. B. bei der Keimung der Gräser.“ (Czapek, 57, p. 146.) Hier finden sich auch im Mehlendosperm eigentümliche alkohollösliche Eiweißstoffe, welche man als Kleberproteïde bezeichnet hat. (Gliadin, Zeïn, Maisin vergl. Czapek, 57, p. 152.)

„Schon während der Quellung der Samen beginnt die Lösung der abgelagerten Proteïnkörner. Bei *Lupinus luteus* und anderen Arten dieser Gattung nehmen die Proteïnkörner nach Pfeffer, bald nachdem die Quellung begonnen hat, eine flüssige Beschaffenheit an, und ihre Mischung mit der Grundmasse, d. i. dem Protoplasma, erfolgt bereits, während das Würzelchen aus dem Samen hervorbricht. Dabei schmelzen die Proteïnkörner gleichsam von außen ab, oder die Auflösung beginnt zunächst im Innern . . . Sind Eiweißkristalle in den Proteïnkörnern eingeschlossen, so beginnt die Auflösung derselben ebenfalls während der Quellung und mit dem Hervorbrechen des Würzelchens. Sie ist lange vollendet, wenn die Samenlappen aus dem Endosperm hervortreten.“ (Bokorny, 23.)

Da die Mobilisierung von Reserveeiweiß unter allen Umständen nicht nur Lösung der in fester Form abgelagerten Eiweißkörper, sondern in Anbetracht ihres colloidalen Charakters und ihrer Unfähigkeit, durch Diffusion von Zelle zu Zelle zu wandern, auch eine mehr oder weniger tiefgreifende Spaltung nötig macht, eine solche aber, wie die Erfahrungen an Tieren gelehrt hatten, immer durch Enzyme bewirkt wird, so lag es nahe, auch beim Transport des Sameneiweißes die Mitwirkung solcher Körper vorauszusetzen. Diese Vermutung fand dann in dem Nachweis typischer Abbauprodukte der Eiweißspaltung in Keimlingen und jungen Pflanzensprossen eine wesentliche Stütze. Nachdem schon Vauquelin und Robiquet das Asparagin im Spargel und Gorup-Besanez (94) in keimenden Wicken neben Asparagin und Glutaminsäure auch Leucin aufgefunden hatten, wurden unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete vor allem durch die Untersuchungen von E. Schulze und seinen Schülern (213 u. 215) außerordentlich gefördert, und es ergab sich, daß beim Zerfall der Eiweißstoffe in keimenden Samen ein Stoffgemenge entsteht, welches eine große Zahl von N-Verbindungen einschließt: Leucin, Aminovaleriansäure, Tyrosin, Phenylalanin, Arginin, Lysin, Histidin, α-Pyrollidinkarbonsäure, Isoleucin und Tryptophan (Indolaminopropionsäure) konnten neben Asparagin und Glutamin aus Keimpflanzen dargestellt werden.

Von diesen beiden Amiden findet sich das erstere massenhaft in verdunkelten Leguminosenkeimlingen. Bei anderen Pflanzen tritt dagegen Glutamin in Menge

auf, ebenso endlich Arginin bei Coniferenkeimlingen. Nach den Erfahrungen von Bertel und Czapek sind bei Lupinenkeimlingen nach Einwirkung von Chloroform oder Sauerstoffentziehung in den Zellen des Wurzelhalses dichte kristallinische Niederschläge von Tyrosin oder eines ihm nahestehenden Stoffes nachweisbar. Möglicherweise beruht dies auf einer Störung des oxydativen Abbaues dieser Aminosäure. Czapek schließt dies aus dem Umstande, daß nach 1—3 Wochen in den chloroformierten Keimlingen phenolartige Produkte (darunter wahrscheinlich Homogentisinsäure) auftreten, wozu es bei normalen Pflanzen nicht kommt. „Es dürfte somit eine Hemmung der Weiteroxydation dieser phenolartigen Abbauprodukte des Tyrosins die Tyrosinanhäufung sekundär erzeugen.“ Wie die Anhäufung von Asparagin und Glutamin zustande kommt, läßt sich zurzeit nicht sagen. Möglicherweise entstehen sie sekundär durch Umwandlung von primären Spaltungsprodukten (Aminosäuren), wie denn überhaupt die theoretisch zu erwartende Uebereinstimmung der Spaltungsprodukte mit dem Hydratationsgemisch anderer vollständiger Eiweißzersetzungen durch die bei dem Keimungsvorgang sich unmittelbar anschließenden regenerativen (assimilatorischen) Prozesse mehr oder weniger beeinflußt und gestört wird. Denn es ist ja klar, daß alle die genannten Spaltungsprodukte von dem wachsenden Keimling wieder zur Bildung seiner eigenen Proteïne verwendet werden.

Auch lehrt die Erfahrung, daß die Zusammensetzung des Gemisches der Abbaustoffe sehr wesentlich von den Bedingungen, unter welchen die Entwicklung erfolgt, vor allem der O-Zufuhr und der Belichtung abhängig ist.

Nach Pfeffer hängt die oft ganz enorme Anhäufung von Asparagin in dunkel gehaltenen Keimpflanzen damit zusammen, daß in diesem Falle nicht genügend Kohlehydrate zur Verfügung stehen, um die Eiweißregeneration zu ermöglichen.

Die zahlreichen Analogien zwischen den im keimenden Pflanzensamen sich abspielenden Prozessen und den im Darmkanal der Tiere vor sich gehenden, lassen sich unschwer erkennnen. Hier wie dort stehen Abbau und Synthese einander gegenüber, hier wie dort werden Eiweißmoleküle erst zertrümmert, um aus den Bruchstücken die für das betreffende Tier oder die Pflanze spezifischen Proteïne neu aufbauen zu können. Dennoch treten auch Unterschiede hervor, und es ist vielleicht das Fehlen des Harnstoffes, der beim Eiweißumsatz vieler Tiere so massenhaft gebildet wird, einer der hervorstechendsten. Der Harnstoff ist im Pflanzenreich bisher nur im Fruchtkörper von *Lycoperdon*-Arten nachgewiesen worden (M. Bamberger und A. Landsiedl, 11). Es hängt dies wohl damit zusammen, daß im Tierkörper die Eiweißspaltung als ein wichtiger energieliefernder Vorgang eine ungleich größere Rolle spielt und es daher auf eine möglichst weitgehende Zertrümmerung des Moleküls ankommt. Bei allen Pflanzen aber ist die Rolle des Eiweißes, wie überhaupt der N-haltigen organischen Verbindungen als Quellen von Betriebsenergie eine im ganzen recht unbedeutende. Ungleich bedeutungsvoller ist hier die Verwendung der Zuckerarten und Kohlehydrate als Energiequelle.

Von größtem Interesse für die Vergleichung der hydrolytischen Eiweißspaltung bei Pflanzen und Tieren erscheint auch die Frage, ob sich etwa in Keimlingen auch Albumosen resp. Peptone nachweisen lassen. Es liegen hierüber nur wenige einwandfreie Untersuchungen, vor und es machte speziell Neumeister (170) die Angabe, daß es ihm gelungen sei, kleine Mengen echter Peptone, d. h. mit $(NH_4)_2SO_4$ nicht aussalzbarer, rote Biuretreaktion gebender Substanzen in Keimpflanzen nachzuweisen.

Auch GORUP-BESANEZ (94) will Peptone in Gerste, sowie Hanf- und Leinsamen gefunden haben. BOKORNY (23) extrahierte getrocknete und pulverisierte Keimlinge verschiedener Pflanzen mit heißem Wasser und schloß aus der Trübung, welche $ZnSO_4$ in der konzentrierten Lösung hervorrief, auf das Vorhandensein von Albumosen, vermißte jedoch Pepton.

Jedenfalls handelt es sich aber immer nur um sehr geringfügige Quantitäten derartiger Körper, deren Bedeutung dementsprechend nicht allzu hoch zu veranschlagen sein dürfte. Das Vorkommen von Polypeptiden hält E. SCHULZE unter den Eiweißspaltungsprodukten der Keimlinge für sehr wahrscheinlich und es erklärt sich daraus vielleicht, daß unter den in Leguminosenkeimpflanzen von E. SCHULZE und E. WINTERSTEIN gefundenen Produkten des Eiweißabbaues einige N-Verbindungen nicht nachgewiesen werden konnten, die bei der Spaltung pflanzlicher Eiweißsubstanzen durch Säuren immer entstehen. Als solche sind Glykokoll, Alanin und Glutaminsäure zu nennen. Auch das äußerst spärliche Vorkommen von α-Pyrolidinkarbonsäure ließe sich verstehen, wenn dieselbe in Polypeptiden der Keimpflanzen enthalten ist. Als Zerfallsprodukte von Nukleïnsäuren sind wahrscheinlich die geringen Mengen von Alloxurbasen (Xanthin, Hypoxanthin und Guanin) aufzufassen, welche man in Keimlingen nachzuweisen imstande war.

2. Nachweis proteolytischer Enzyme in Samen.

Der erste, welcher sich mit Erfolg bemühte, als wirksames Agens der Proteolyse bei der Keimung Enzyme nachzuweisen, war GORUP-BESANEZ (94), welcher 1871 fand, daß aus Wickensamen, sowie aus solchen des Hanfes, des Flachses und der Gerste sich durch Glyzerin eine Subsanz extrahieren läßt, welche befähigt ist, Fibrinflocken zu lösen, wobei Körper entstehen, welche, eine rote Biuretreaktion geben. GORUP-BESANEZ ermittelte nicht, ob die Zersetzung des Fibrins über die Peptonstufe hinausgeht, er stellte jedoch, wie schon erwähnt, fest, daß unter gewissen Bedingungen große Mengen von Leucin und Asparagin in den Schoten ganz junger Wickenpflanzen nachgewiesen werden können. Auch VAN DER HARST berichtete über die Auffindung eines eiweißlösenden Enzyms in Bohnenkeimlingen. Ein Glyzerinextrakt aus den Kotyledonen verdaute in Gegenwart von HCl Fibrin bis zur Peptonbildung, ein Extrakt aus den Achsenorganen derselben Keimlinge zeigte diese Eingenschaft nicht. 1886 stellte GREEN Versuche an mit keimenden Samen von *Lupinus hirsutus* und fand das Glyzerinextrakt der zerquetschten Kotyledonen von 4 Tage alten Keimlingen in schwach saurer Lösung wirksam. „Das benutzte Fibrin wurde zuerst in Wasser, dann in 0,2-proz. HCl gekocht, wodurch es aufquoll und durchsichtig wurde. Kontrollversuche, bei welchen das Fibrin in ebenso starker HCl suspendiert wurde, zeigten, daß ohne Auszug während der Digestion keine Verminderung stattfand. In der sauren 0,2-proz. HCl-Extraktflüssigkeit wurde (bei 40 ° C) das Fibrin korrodiert und schließlich gelöst, wobei die Flüssigkeit sehr trübe wurde“ (GREEN, 98). Beim Dialysieren gegen 0,2-proz. HCl gingen in die Außenflüssigkeit Körper über, welche rote Biuretreaktion gaben (Peptone), und es ließ sich auch Leucin und Tyrosin daraus darstellen. Ruhende Samen gaben an Glyzerin kein wirksames Enzym ab. Doch wurde der Glyzerinextrakt

bei kurzem Erwärmen mit verdünnter Säure wirksam, was GREEN auf das Vorhandensein eines „Zymogens“ bezieht, das durch schwache Säuren in Enzym umgewandelt wird.

In der Folge hat NEUMEISTER (170) das Vorkommen proteolytischer Enzyme in verschiedenen Keimpflanzen nachgewiesen, indem er sich dabei der Eigenschaft frischer Fibrinflocken bediente, Enzyme durch Adsorption zu speichern. In wässerige Auszüge von Sämlingen (Gerste, Weizen, Mohn, Raps, Mais) wurde feuchtes Fibrin gebracht und dann nach einiger Zeit mit 0,8-proz. Oxalsäure digeriert (Mineralsäuren erwiesen sich als schädlich). Auch die für Hefe erprobte Preßsaftmethode BUCHNERS wurde für Keimpflanzen angewendet, und es gelang GREET und HAHN, mittels derselben in *Lupinus*-Keimlingen proteolytisches Enzym nachzuweisen.

FERNBACH und HUBER (87) stellten fest, daß ein durch Chamberland-Filter filtrierter wässeriger Malzauszug Gelatine zu verflüssigen vermag, ein Vorgang, der, wie wir sehen werden, für den Nachweis protolytischer Enzyme bei Bakterieu von großer Bedeutung ist. Die genannten Forscher konnten die wirksame Substanz durch Alkohol fällen. Ausführliche Untersuchungen über das eiweißspaltende Enzym der gekeimten Gerste verdanken wir WINDISCH und SCHELLHORN (246), sowie FR. WEISS (242).

Der letztere bereitete sich eine enzymhaltige Lösung durch Extraktion zerquetschten Grünmalzes mit Wasser. Das klare Filtrat bewahrte bei niederer Temperatur (0—5° C) seine Wirksamkeit mehrere Tage. Zur Prüfung der verdauenden Wirkung wurde ein Eiweißstoff verwendet, der sich aus Weizenmehl durch Behandlung mit 55-proz. Alkohol ausziehen läßt (Weizen-Glutin). Durch wiederholtes Ausfrieren und Fällen mit absolutem Alkohol gereinigt, bildete er im Vakuum ein wasserlösliches weißes Pulver, welches als 2-proz. Lösung in 0,4-proz. Milchsäure angewendet wurde. Die Lösung wurde mit dem gleichen Volum Malzauszug 2 Stunden lang bei 47— 48° C im Wasserbade gehalten. Nach Ausfällung der unzersetzten Eiweißstoffe durch eine 5-proz. Gerbsäurelösung wurde der N-Gehalt des Filtrates nach KJELDAHL bestimmt, und galt seine Zunahme als Maß für die Wirkung des proteolytischen Enzyms. Im Gegensatz zu WINDISCH und SCHELLHORN fand WEISS dieselbe stets am stärksten bei saurer Reaktion, während alle Versuche bei neutraler oder schwach alkalischer Reaktion negativ ausfielen. Trotz des günstigen Einflusses, den namentlich organische Säuren haben, sind doch nur äußerst schwache Konzentrationen gestattet (besonders bei Mineralsäuren), und erwies sich das betreffende Enzym außerordentlich empfindlich gegen geringe Veränderungen im Säuregrade. $^1/_2$ $^0/_{00}$ H_2SO_4 wirkte noch günstig, während 1 $^0/_{00}$ derselben Säure das Enzym sofort zerstört. Milch- und Essigsäure haben dagegen noch bei 20—30 $^0/_{00}$ einen sichtlich günstigen Einfluß, und das Optimum liegt für diese Säuren bei 2—4 $^0/_{00}$. Ein Umstand, auf welchen bisher, wie mir scheint, bei Versuchen über enzymatische Eiweißspaltung nicht genügend geachtet wurde, betrifft die Möglichkeit, daß verschiedene Eiweißstoffe sich einem und demselben Enzym gegenüber verschieden verhalten, und daß wohl diejenigen am leichtesten angegriffen werden, auf deren Zersetzung es unter normalen Verhältnissen gerade ankommt. In der Nichtbeachtung dieses Umstandes liegt, wie WEISS mit Recht bemerkt, vielleicht der Grund, weshalb manche Forscher bei dem Bestreben, mit Fibrin als Probematerial proteolytische Samenenzyme nachzuweisen, zu negativen Ergebnissen gelangten.

W. BUTKEWITSCH (44) bediente sich zum Nachweis proteolytischer Enzyme in Keimpflanzen (*Lupinus, Vicia, Ricinus*) der Methode der Autodigestion, welche für das Studium intracellular wirkender Enzyme tierischer Organe zuerst von SALKOWSKI (199) angewendet wurde und große Bedeutung erlangt hat. Es wurden

gekeimte oder auch ungekeimte Samen bei etwa 30—40° C getrocknet und pulverisiert, mit Aether extrahiert, dann unter Ausschluß von Bakterien mit Wasser bei etwa 40° C digeriert und nach Entfernung der Eiweißkörper durch Erhitzen mit Kupferoxydhydrat (nach STUTZER) filtriert. Der nach KJELDAHL bestimmte N des Filterrückstandes wurde als „Proteïnstickstoff" gerechnet. „Das Filtrat wurde mit H_2SO_4 angesäuert, sodann mit Phosphorwolframsäure versetzt, der dadurch erzeugte Niederschlag abfiltriert, mit 5-proz. H_2SO_4 ausgewaschen und gleichfalls zur N-Bestimmung verwendet. Durch Subtraktion des Protein-N und der im Phosphorwolframsäureniederschlag gefundenen N-Menge vom Gesamtstickstoff ergab sich die N-Quantität, welche den durch Phosphorwolframsäure nicht fällbaren Verbindungen (Aminosäuren etc.) angehörte."

Es ergab sich, „daß in den Keimpflanzen von *Lupinus angustifolius*, *Vicia Faba* und *Ricinus* ein proteolytisches Enzym enthalten ist, welches Eiweißstoffe (der Keimlinge) zu spalten vermag, unter Bildung von Produkten, die nur zum Teil durch Phosphorwolframsäure fällbar sind." Eine Bestätigung für diese Schlußfolgerung lieferten auch Versuche, welche BUTKEWITSCH (44) mit der durch Weingeist aus dem Glyzerinextrakt aus *Lupinus*-Keimpflanzen gefällten Substanz anstellte. Ein solches Enzym scheint nach BUTKEWITSCH auch in den Achsenorganen der Keimpflanzen von *Lupinus luteus*, sowie in den ungekeimten Samen von *L. angustifolius* (als Zymogen?), enthalten zu sein. Die Wirkung war am energischsten bei Gegenwart geringer Mengen organischer Säuren, während sowohl 0,1-proz. Sodalösung, wie 0,2-proz. HCl eine deutliche Hemmung bedingten. (Zusatz geringer Mengen von Blausäure [0,1 Proz.] wirkte günstig.) Als Spaltungsprodukte konnte BUTKEWITSCH Leucin und Tyrosin mit Sicherheit nachweisen, doch werden wahrscheinlich auch basische Produkte (Hexonbasen) gebildet.

Die Zersetzung der Eiweißstoffe durch das Enzym ist eine so starke, daß man wohl kaum Bedenken tragen kann, die mit der Keimung der Samen verbundene Eiweißspaltung auf die Wirkung eines solchen Enzymes zurückzuführen. „Im ungekeimten Gerstenkorn scheint nach WEISS (242) ein Proenzym (Zymogen) vorzukommen. Während der Keimung konnte er während der ersten 3 Tage keine proteolytische Wirkung finden; erst am 4. Tage trat sie sehr stark auf und erreichte am 6. Tage ihr Maximum. Wo das Enzym im Samen gebildet wird, ließ sich bisher nicht eruieren."

Demgegenüber ist schon mehrfach, namentlich von ELLENBERGER und seinen Schülern (ELLENBERGER und HOFMEISTER, 76; ELLENBERGER, 75; SCHEUNERT und GRIMMER, 207; GRIMMER, 99), die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen proteolytischer Enzyme in ungekeimten Pflanzensamen gelenkt worden. Es ließen sich solche in einer Reihe von Samen nachweisen, die vornehmlich den Pflanzenfressern, aber auch den Omnivoren, also auch dem Menschen als Nahrungsmittel dienen, wie Hafer, Gerste, Mais, Pferdebohnen, Lupinen, Buchweizen, Wicken usw., und es lag so der Gedanke nahe, daß diese mit den Nahrungsstoffen aufgenommenen Fermente vielleicht bei der Verdauung eine gewisse Rolle spielen könnten. SCHEUNERT und GRIMMER haben auf das Vorhandensein proteolytischer Samenenzyme aus dem Umstande geschlossen, daß bei der Autodigestion der betreffenden Nahrungsstoffe erheblich mehr N in Lösung geht, wenn dieselben in roher Form verwendet werden, verglichen mit der Menge, die gelöst wird, wenn die Enzyme vorher durch Kochen zerstört waren. Neuerdings haben H. ARON und P. KLEMPIN (8) diese Untersuchungen wieder aufgenommen und insbesondere für Hafer das Vor-

handensein von Proteasen im ruhenden Samen festgestellt. Als Maß für die Größe der zersetzenden (verdauenden) Kraft derselben wurde die Menge der gebildeten, niederen N-haltigen Produkte benützt. Um diese von den höheren (kolloïdalen) zu trennen, diente eine von Michaelis und Rona (161) empfohlene Methode, welche darauf beruht, daß aus einer Eiweißlösung, welche mit einer Mastixlösung im Ueberschuß versetzt wird, durch Zusatz einer kleinen Menge eines mehrwertigen Metallsalzes ($MgSO_4$ oder $CuSO_4$) nicht nur der Mastix, sondern mit ihm auch das ganze Eiweiß (zum Teil auch vorhandene Albumosen) ausgefällt werden. Das Verfahren gestaltete sich daher im Prinzip folgendermaßen: Es wurde Hafer + Lösungsmittel (Wasser) gekocht, dann mehrere Stunden im Brutschrank digeriert und wieder gekocht; nach Fällung mit Mastix ergibt die N-Bestimmung im Filtrat den vorhandenen löslichen N. Ebenso wurde dann mit ungekochtem Hafer verfahren. Das Plus von N im Filtrat entspricht jetzt dem durch das Haferenzym gelösten N. Es ergab sich auf diese Weise, daß unabhängig von der Reaktion ein allerdings nicht großer Teil des vorhandene Eiweißes gespalten wird. Am günstigsten erwies sich schwach saure, am ungünstigsten alkalische Reaktion. Stets bleibt ein Teil des Hafereiweißes unzersetzt. Das Enzym ließ sich aus geschrotenem Hafer durch Glyzerin extrahieren, und bleibt die Lösung im Eisschrank wochenlang wirksam.

1906 hat Vines (234 u. 235) Versuche mitgeteilt, aus denen sich ergab, daß in stärkehaltigen Samen (Leguminosen und Mais) vor der Keimung eine Protease existiert, die unmittelbar auf Witte-Pepton wirkt, und daß sie eine oder mehrere Proteasen enthalten, die rascher oder langsamer auf die Reserveeiweißstoffe der Samen wirken. Ferner ermittelte er, daß die Samen nach der Keimung alle eine Protease enthielten, die Fibrin verdaute.

Diese Versuche hat Vines später (1908) mit ölhaltigen Samen (Hanf) weitergeführt. Er fand, daß diese proteolytisch weit aktiver sind als die Stärkesamen. Es wurden je 15 g zerquetschte Samen mit 100 ccm Aq. dest. in 2 Flaschen angesetzt und der einen Probe 0,2 g Fibrin zugesetzt. Nach 20 Stunden ergaben beide Flüssigkeiten Tryptophanreaktion und war auch das Fibrin gelöst worden. Witte-Pepton wurde in filtrierten, mit Wasser oder Kochsalzlösungen bereiteten Extrakten zerquetschter Samen rasch weiter gespalten, wie die mehr oder weniger starke Tryptophanreaktion anzeigte. Zuweilen gaben die Auszüge gleich im Anfang diese Reaktion. Daß ein peptonspaltendes Enzym (eine „Ereptase“) auch in anderen Pflanzengeweben vorkommt, hatte Vines schon früher nachgewiesen. Es erschien möglich, daß die Umwandlung der Eiweißstoffe in Albumosen und Peptone und die weitere Spaltung derselben in abiurete Produkte (Aminosäuren) durch besondere Enzyme bewirkt wird. Vines will in der Tat, eine Trennung des peptonisierenden (Eiweiß in Albumosen und Peptone verwandelnden) und des peptolytischen (Albumosen und Peptone weiterspaltenden) Enzyms erzielt haben. Mit 10-proz. Kochsalzlösung wurde ein Auszug aus Hanfsamen hergestellt und mit geringen Mengen Essigsäure (0,2 Proz.) versetzt. Es entstand ein dichter Niederschlag von Eiweißstoffen. Das Filtrat peptolysierte lebhaft, hatte aber keine Wirkung auf Fibrin; die fibrinverdauende Protease war also augenscheinlich in dem Niederschlag verblieben. Dieser wurde nun mit 10-proz. Kochsalzlösung, die 0,2 Proz. Essigsäure enthielt, extrahiert; das Filtrat wirkte anfangs auf Witte-Pepton, aber diese Wirkung nahm allmählich ab und hörte endlich ganz auf. Hierauf wurde ein Teil des ausgewaschenen Niederschlages mit destilliertem Wasser ausgezogen und filtriert: das etwas irisierende Filtrat verdaute Fibrin lebhaft, wirkte aber nicht auf Witte-Pepton (Ausbleiben

der Tryptophanreaktion). Der Hanfsame scheint hiernach zwei Proteasen, eine dem tierischen Pepsin vergleichbare „Peptase“ und eine „Ereptase“ zu enthalten.

In ungekeimten Haferkörnern ist durch ARON und KLEMPIN (8) ein proteolytisches Enzym nachgewiesen worden, welches nicht nur Hafereiweiß, sondern auch die Proteïne gekochter Wicken und gekochter Gerste zu verdauen vermochte. Von tierischen Eiweißkörpern erwies sich Caseïn als leicht, ja besser angreifbar als Hafereiweiß, dagegen wirkte das Enzym gar nicht auf Pferdeserum und Eiereiweiß. Das letztere wurde weder roh noch gekocht in erkennbarer Weise angegriffen und auch gegenüber dem rohen Serum wurde kein proteolytischer Effekt beobachtet. Dagegen war ein geringer, aber deutlicher Angriff des gekochten Serums zu konstatieren.

Neuerdings untersuchten ABDERHALDEN und SCHITTENHELM (6) und ABDERHALDEN und DAMMHAHN (1) die Wirkung der proteolytischen Enzyme keimender Samen auf Polypeptide (Glycyl-Glycin, dl-Leucyl-Glycin, Dialanylcystin, Glycyl-l-Tyrosin), indem sie die Samen zunächst mit Sand im Mörser zerquetschten und zerrieben, dann mit Kieselgur zu einer plastischen Masse zusammenkneteten und diese schließlich unter einem Druck von 300 Atmosphären ausspreßten. Der so erhaltene Preßsaft war hellbraun gefärbt. Wurden von demselben einige Kubikzentimeter den Lösungen der genannten Aminosäuren zugesetzt, so ließ sich mittels der Estermethode durch den Nachweis von aktiven Aminosäuren in allen Fällen zeigen, daß eine Spaltung stattgefunden hatte. Die Hydrolyse erfolgte bei der Verwendung von racemischen Peptiden stets asymmetrisch, d. h. es wird nur die eine Hälfte des Racemkörpers angegriffen. Als Produkte der Hydrolyse treten immer diejenigen aktiven Aminosäuren auf, welche in den natürlichen Proteïnen enthalten sind.

Wie IWANOFF (125) und ZALESKY (252) gezeigt haben, werden während der Keimung auch die organischen Phosphorverbindungen unter Bildung von freien Phosphaten zersetzt, und es darf als ziemlich sicher gelten, daß es sich auch hier um einen enzymatischen Vorgang handelt. ZALESKY verfuhr so, daß er mit dem durch Trocknen und Pulvern von Lupinenkeimlingen erhaltenen Mehl, das mit sterilisiertem Wasser und Toluol versetzt war, Autodigestionsversuche ausführte. Es ergab sich, daß sowohl die phosphorhaltigen Eiweißstoffe wie die „Phosphatide“ (besonders Lecithin) und die löslichen organischen P-Verbindungen in gekochten Präparaten keine Veränderung erfahren, während sie im ungekochten Präparat eine Zersetzung erleiden unter gleichzeitiger Zunahme der Phosphatphosphorsäure.

b) Fleischverdauende Pflanzen.

Bei dieser kleinen Gruppe von Pflanzen finden wir Erscheinungen, welche sich in jeder Hinsicht mit der extracellularen Verdauung der höheren Tiere vergleichen lassen und schon seit langem die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Bezüglich der älteren Literatur (bis 1890) darf auf die vortreffliche Darstellung GOEBELS (93a) verwiesen werden, die ich im folgenden vielfach benutzt habe und die nebst DARWINS (57a) klassischem Werk die Grundlage unserer derzeitigen, freilich immer noch lange nicht erschöpfenden Kenntnisse bildet.

1. Droseraceen.

Am eingehendsten sind bis jetzt die Arten der Gattung *Drosera* und *Nepenthes* untersucht. Die ersteren bilden vor der Blüte keinen Stengel aus; ein verkürztes

Rhizom steckt mit zarten Wurzeln im Moos und trägt eine zierliche Rosette von runden oder länglichen spatelförmigen Blättern, welche als die verdauenden Organe unser Interesse vor allem in Anspruch nehmen. Die ganze obere Fläche ist mit zahlreichen gestielten Drüsen bedeckt, welche in der Mitte kurze, nach dem Rande zu immer längere Stiele bekommen, bis sie am Blattrande selbst für gewöhnlich strahlenförmig nach allen Seiten ausgebreitet gefunden werden. Jedes Drüsenköpfchen ist von einem großen Tropfen einer sehr klebrigen Absonderung besetzt, welche, in der Sonne glänzt, und so Veranlassung gewesen ist, der Pflanze den Namen Sonnentau zu geben.

Bei *Dros. rotundifolia* und anderen Droseraceen (*Drosophyllum*), welche dauernd sezernieren, stehen diese „Digestionsdrüsen“ über Gefäßbündelendigungen und haben einen ziemlich komplizierten Bau. Wie die beistehende Fig. 7 von *Dros. rotundifolia* nach LILY HUIE (123) erkennen läßt, enthält jede Drüse im Innern einen Kern von Tracheïden, zwischen welchen 1—2 in der Achse des Stieles verlaufende Spiralgefäße endigen, die von langgestreckten stärkeführenden Zellen begleitet werden. Die eigentliche Drüsenschicht besteht aus drei Zelllagen (GOEBEL unterscheidet nur zwei), von denen die äußerste wieder aus zwei verschiedenen Zellarten besteht. Am Scheitel des Köpfchens finden sich ziemlich langgestreckte dünnwandige Zellen, während bei den seitlich gelegenen namentlich die äußere Wand stark verdickt und mit nach innen vorspringenden Fortsätzen versehen ist. Ihnen gleichen auch im allgemeinen die Zellen der nächsten Schicht. Die dritte und innerste Lage wird aus sehr langen Zellen gebildet, welche in ihrem Zellsaft reichlich Tannin enthalten. Ihre transversalen Scheidewände sind besonders stark verdickt. GOEBEL gibt ausdrücklich an, daß die Zellen an der Spitze der Drüsenköpfchen nicht cuticularisiert sind, was von HUIE entschieden bestritten wird.

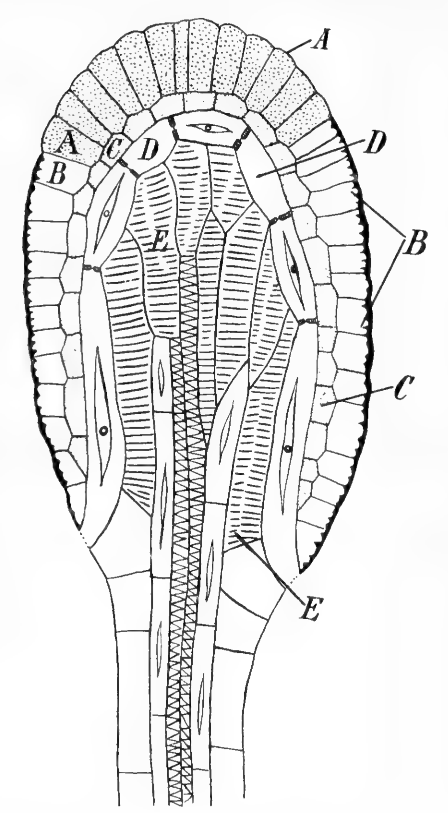


Fig. 7. Drüsenköpfchen von *Drosera rotundifolia* im Längsschnitt. (Nach L. HUIE.) *A* Drüsenzellen des Scheitels, *B* laterale Drüsenzellen, *C* zweite Lage von Drüsenzellen, *D* dritte Lage von Drüsenzallen, *E* Tracheïden.

Der geschilderte Bau läßt es schwer verständlich erscheinen, wie und wo eigentlich das Sekret austritt und auf welchem Wege umgekehrt die von den Drüsenzellen ebenfalls vermittelte Resorption der Verdauungsprodukte erfolgt. GOEBEL hatte angegeben, daß die freien Flächen der oberen Zellen des Drüsenköpfchens punktiert seien, doch konnte sich HUIE nicht mit Sicherheit davon überzeugen, dagegen sollen zwischen „gereizten“ Zellen des Scheitels Spalträume auftreten, die den Eintritt der zu resorbierenden Substanzen vielleicht vermitteln. (HUIE.) Die morphologische Verschiedenheit der oberen und seitlichen Zellen der äußersten Schicht läßt daran denken, ob nicht den morphologischen Differenzen auch funktionelle entsprechen, in dem

Sinne, daß die einen der Sekretion, die anderen der Resorption dienen. Doch sprechen die Befunde von HUIE entschieden gegen eine solche Annahme, und es würde hier demnach ein Fall vorliegen, wo eine und dieselbe Zelle jene beiden Funktionen besitzt, was, wie wir sehen werden, bei den Darmzellen niederer Tiere eine außerordentlich verbreitete Erscheinung ist.

Schon ROTH (1782) stellte experimentell fest, daß, wenn ein kleines Tier auf die Blattfläche gelangt, seine Bemühungen, davonzulaufen, durch das in Fäden sich ausziehende klebrige Sekret vereitelt werden, daß ferner durch die Bewegungen der Tiere die „Haare" gereizt werden und sich einkrümmen und daß schließlich eine Einkrümmung der ganzen Blattfläche erfolgt. Er vergleicht die Reizbewegungen von *Dionaea* mit der von *Drosera* und hebt ausdrücklich hervor, daß der Reiz bei letzterer nicht ein momentaner, sondern ein anhaltender sein müsse und daß die Blätter die Insekten offenbar anlocken, sie töten und wahrscheinlich als Nahrung verwenden. Wenn ein kleiner fester Körper auf die Mitte eines Blattes gelangt, so werden zunächst nur die mittelständigen Drüsen gereizt, bald aber übertragen sie, wie zuerst NITZSCHKE (1860) gezeigt hat, die Erregung auf die randständigen Drüsen („Tentakel" DARWINS). Die nächststehenden werden zuerst affiziert und neigen sich langsam nach der Mitte hin, dann die entfernteren, bis schließlich alle über dem Gegenstand dicht zusammengebogen sind. Bisweilen (nicht immer) werden nicht nur die Drüsen, sondern auch die Blattscheibe selbst eingebogen, wenn ein Insekt oder irgend eine andere stark reizende Substanz auf das Blatt gebracht wird $(NH_4)NO_3$, Milch. Das Blatt wird dann gewissermaßen in eine kleine Schale verwandelt. So bildet GOEBEL (93a) ein Blatt von *Dros. longifolia* ab, welches eine große Fliege gefangen hat. „Dabei haben sich nicht nur die Tentakeln über die Fliege hergebogen, sondern die ganze Blattfläche hat sich über die Fliege gekrümmt, so daß fast alle Tentakeln der ganzen Blattoberfläche mit dem Insektenkörper in Berührung kommen." (Fig. 8.)

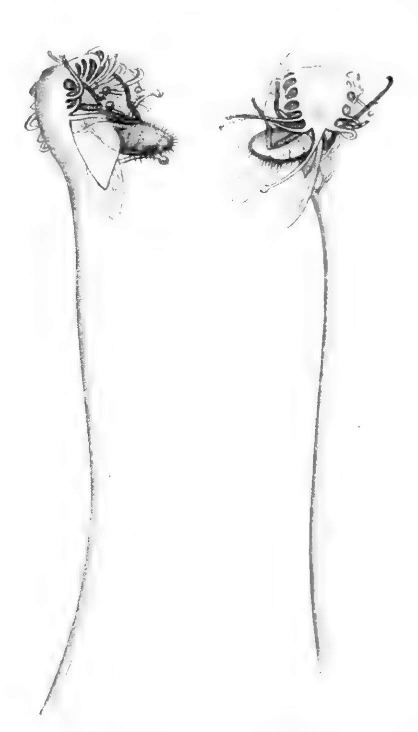


Fig. 8. *Drosera longifolia* mit gefangener Fliege. (Nach GOEBEL.)

Die Länge der Zeit, während welcher die Drüsen über einem auf das Blatt gebrachten Gegenstand zusammengebogen bleiben, hängt von verschiedenen Umständen ab, vor allem, wie DARWIN gezeigt hat, von der Beschaffenheit des fremden Körpers. Die Drüsen bleiben durchschnittlich eine viel längere Zeit über Gegenständen zusammengeschlagen, welche lösliche N-haltige Substanzen darbieten, als über solchen, welche keine derartigen Substanzen hergeben. Nach

einer von 1—7 Tage variierenden Periode strecken sich die Tentakeln wieder aus und sind dann bereit, von neuem in Tätigkeit zu treten. Die Absonderung der Drüsen ist außerordentlich klebrig, so daß sie in lange Fäden ausgezogen werden kann. Sie erscheint farblos, aber färbt kleine Papierkugeln blaßrosa.

Merkwürdig ist, wie Darwin bemerkt, die Tatsache, daß, wenn ein Gegenstand, wie etwa ein Stückchen Fleisch oder ein Insekt, auf die Scheibe des Blattes gelegt wird, die Drüsen der umgebenden Tentakeln in verstärktem Maße Sekret ergießen. Es läßt sich dies daran erkennen, daß, wenn etwas Fleisch auf die eine Seite eines Blattes mit beiderseits gleich großen Tropfen gelegt wird, diese deutlich größer werden, sobald die Drüsen sich einbiegen und ehe noch die Köpfchen das Fleisch berühren. Man wird hieraus schließen müssen, daß die mittleren Drüsen, wenn sie ausreichend gereizt werden, einen gewissen Einfluß auf die Drüsen der randständigen Tentakeln äußern, welcher dieselben veranlaßt, reichlicher abzusondern. „Es ist eine noch bedeutungsvollere Tatsache, daß, wenn die Tentakeln eingebogen werden, infolge davon, daß die mittleren Drüsen mechanisch oder durch Berührung mit tierischen Substanzen gereizt worden sind, die Absonderung nicht nur an Menge zunimmt, sondern auch ihre Beschaffenheit ändert und sauer wird, und zwar findet auch dies statt, ehe die Drüsen den Gegenstand auf der Mitte des Blattes berührt haben.“ Darwin belegte Blätter, deren Drüsen zurzeit keine saure Absonderung ergossen, teils mit Glasstückchen, teils mit Würfelchen von Eiweiß oder Fleischstückchen. Nach 24 Stunden erwies sich das Sekret der Drüsen, welche zwar eingebogen waren, den Gegenstand aber noch nicht berührt hatten, deutlich sauer. Der Saft, welcher sich in der Mitte des Blattes um den aufgelegten Körper angesammelt hatte, reagierte merklich stärker sauer als das Sekret der nur mäßig eingebogenen äußeren Tentakel. Es scheint auch, daß die Menge der ergossenen Säure beträchtlicher ist, wenn N-haltige lösliche Stoffe auf das Blatt gelangen.

Die Natur der Säure betreffend hat es den Anschein, daß es sich um eine solche der Fettreihe handelt, möglicherweise Propionsäure oder Buttersäure. Jedenfalls sind Mineralsäuren ausgeschlossen, da Frankland (nach Darwin) in dem Sekrete weder HCl noch H_2SO_4 fand. Nach Will kommt in dem Sekret von *Drosera rotundifolia* neben Butter- und Valeriansäure Ameisensäure vor. Desgleichen gibt Goebel (l. c.) an, daß es sich bei *Drosophyllum* um Ameisensäure handelt, während nach A. Meyer und Dewèvre die saure Reaktion von einer nicht flüchtigen Säure herrührt; Ameisensäure und Oxalsäure konnten sie nicht nachweisen. Indessen erscheint das Vorkommen anderer organischer Säuren nicht ausgeschlossen. Stein erhielt aus *Drosera intermedia* Zitronensäure. Aus älteren Analysen von Völkers ergab sich, daß in der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes* ziemlich viel Apfelsäure mit wenig Zitronensäure enthalten ist, doch ist nicht sicher zu entnehmen, ob diese Säuren an Basen gebunden oder teilweise im freien Zustande gegeben waren (Pfeffer, Pflanzenphysiologie). Am wahrscheinlichsten muß es scheinen, daß überhaupt nicht in allen Fällen dieselben Säuren wirksam sind.

Solange die Tentakeln dicht zusammengebogen bleiben, fahren die Drüsen fort, abzusondern. Die Absonderung scheint, wie der

Magensaft der höheren Tiere, antiseptische Kraft zu besitzen. DARWIN brachte bei sehr warmem Wetter zwei gleich große Stückchen Fleisch, eines auf ein *Drosera*-Blatt, das andere in feuchtes Moos. Nach 48 Stunden war dieses in Fäulnis begriffen, während jenes im mittleren, noch unverdauten Teil ganz unverändert war. GOEBEL (l. c.) übertrug ein kleines Insekt, welches längere Zeit auf einem Blatte von *Drosera capensis* gelegen hatte, auf sterilisierte Nährgelatine, nach 8 Tagen hatte sich nur etwas Schimmel, aber keine Bakterienkolonie gebildet, deren Entwicklung wohl durch die von den *Drosera*-Tentakeln ausgeschiedene Ameisensäure verhindert wurde.

Im übrigen verhalten sich nicht alle *Drosera*-Arten bezüglich der Säureausscheidung gleich, insofern, als dieselbe, wie erwähnt, bei *Dros. rotundifolia* erst infolge eines Reizes, bei anderen (*Dros. dichotoma*) auch ohne solchen erfolgt. Bei *Drosophyllum* reagiert das Sekret schon in ungereiztem Zustande stark sauer. Die Säure erwies sich auch hier als Ameisensäure, ohne daß aber das Vorkommen anderer organischer Säuren ausgeschlossen werden konnte. Sobald Blätter, welche mehrere Tage über einem Gegenstand eingebogen waren, anfangen, sich wieder auszustrecken, sondern sie weniger reichlich ab oder hören ganz auf und bleiben nun einige Zeit trocken. Erst allmählich beginnt dann wieder die Sekretion.

Es wurde schon erwähnt, daß die Reaktion der *Drosera*-Blätter ganz wesentlich von der Beschaffenheit der mit ihnen in Berührung kommenden Substanzen mitbedingt wird, und zwar vor allem von dem Gehalt an löslichen N-haltigen Stoffen.

Dies tritt besonders deutlich in einer Reihe von Versuchen hervor, welche DARWIN mit verschiedenen, teils N-freien, teils N-haltigen Lösungen anstellte. Wasser, sowie Lösungen reiner Kohlehydrate (Gummi, Zucker, Stärke) bewirkten, auf die Mitte der Blattscheibe gebracht, niemals ein Einbiegen der randständigen Drüsen und daher auch keine Reizung der mittleren direkt berührten. Dagegen zeigten sich fast alle N-haltigen Flüssigkeiten wirksam (Milch, Harn, Eiweiß, Speichel, Gelatine etc.), wenn sie in analoger Weise zum Versuch benutzt wurden. Die Lösung und Verflüssigung fester Eiweißsubstanzen erfolgt, wie DARWIN zeigte, unter dem Einfluß des *Drosera*-Sekretes in ganz ähnlicher Weise wie durch Magensaft. Kleine Würfel aus hartgesottenem Eiereiweiß wurden, wenn sie von den Drüsen umfaßt waren, innerhalb 2mal 24 Stunden fast völlig zu einer durchsichtigen Flüssigkeit gelöst, wobei immer zuerst die Kanten und Ecken abgerundet wurden. Noch energischer scheint das Sekret von *Drosophyllum* zu wirken. Fibrinflocken (etwa 1 cm lang und 1/4 so breit als die Blattspreite), waren, wie GOEBEL mitteilt, nach weniger als 1/2 Stunde an einem warmen Sommertage schon bedeutend angegriffen, nach 1 Stunde waren dieselben auf der Blattfläche nicht mehr zu finden. A. MAYER und DEWÈVRE sahen auch gekochtes Hühnereiweiß sehr rasch verdaut werden; nach 27 Stunden waren 1 cm große Würfel davon an den Blättern völlig verschwunden. Bringt man äußerst kleine Stückchen von Eiweiß in den Schleimtropfen einer gestielten Drüse, so sieht man dieselben schon nach einem Tage transparent werden; am 2. Tage findet man die Kanten angegriffen, am 5. Tage bildet der Rest des Eiweißes nur eine geringe Trübung in dem sonst klaren Sekrettropfen und am 7. Tage ist alles gelöst. Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, daß die abgesonderte Flüssig-

keit das Vermögen hat, Eiweiß aufzulösen, ein Vermögen, welches sofort vernichtet wird, wenn ein Alkali zugesetzt wird, aber wieder hervortritt, sobald dieses durch schwache HCl neutralisiert wird. Es handelt sich hierbei nicht etwa nur um eine einfache Säurewirkung.

„Splitter von reinem Glas wurden auf eine große Zahl von Blättern ausgestreut. Sie wurden dann abgeschnitten und in 3 Gruppen geteilt; davon wurden zwei eine Zeitlang in ein wenig destilliertes Wasser gelegt und dies dann durchgeseiht, wobei etwas mißfarbige, klebrige, unbedeutend saure Flüssigkeit erhalten wurde. Das dritte Häufchen wurde ordentlich in wenig Tropfen Glyzerin eingeweicht, welches bekanntlich Pepsin auflöst. Eiweißwürfel wurden nun auf Uhrgläsern in diese drei Flüssigkeiten getan, von denen einige mehrere Tage lang auf einer Temperatur von ca. 32° C gelassen wurden. Keiner der Würfel wurde indessen aufgelöst, es blieben die Kanten so scharf wie je.“ Diese Versuche scheinen darauf hinzuweisen, daß das eigentlich wirksame Enzym nicht eher abgesondert wird, als bis die Drüsen durch die Absorption einer äußerst geringen Quantität löslicher N-haltiger Substanz gereizt werden — eine Folgerung, welche durch das, was wir später in bezug auf *Dionaea* sehen werden, unterstützt wird. Hooker fand gleichfalls, daß die Flüssigkeit aus den Schläuchen der *Nepenthes* nicht verdaut, wenn man sie aus denselben nimmt, ehe sie gereizt wurden.

Ueber die Beschaffenheit des wirksamen Enzyms läßt sich zurzeit nichts Sicheres sagen, da es bisher nicht gelungen ist, größere Mengen fermenthaltiger Flüssigkeit von *Drosera* zu gewinnen und die Bedingungen der Wirksamkeit sowie die gebildeten Verdauungsprodukte eingehender vergleichend zu untersuchen. Rees und Will (1875) haben das verdauende Enzym aus mit kleinen Insekten zum Teil bedeckten, also gereizten *Drosera*-Blättern mit Glyzerin ausgezogen. Es ergab:

1) ein Glyzerinextrakt mit in verdünnter HCl gequollenem, dann wieder gründlich ausgewaschenem Fibrin — keine Verdauung des letzteren;

2) Glyzerinextrakt mit ebenso behandeltem Fibrin und einigen Tropfen verdünnter HCl — klare Lösung des Fibrins bis auf ein winziges häutiges Restchen;

3) verünnte HCl mit demselben Fibrin — wolkig gequollenes, nicht gelöstes Fibrin.

Das wässerige Extrakt einer größeren Menge getrockneter, als Droge bezogener (wohl ungereizter) *Drosera*-Blätter zeigte, mit verschiedenen anorganischen und organischen Säuren geprüft nur äußerst geringe verdauende Wirkung, ein Resultat, mit welchem auch ein älterer Versuch von Hoppe-Seyler (120) übereinstimmt. Es wurden hierbei 100 g frische (gereizte?) Blätter verarbeitet, aber weder durch direkte Extraktion mit 0,2 Proz. HCl-haltigem Wasser noch durch monatelanges Mazerieren eines anderen Teiles mit Glyzerin und Fällung der Lösung mit Alkohol wurde ein verdauungsfähiges Ferment erhalten. Auch die Umwandlung der schwach salzsauren Lösung durch bestimmten Zusatz von ameisensaurem Salz in eine ameisensaure von gleichem Säureäquivalent ergab ganz negative Resultate. Hoppe-Seyler schließt hieraus, „daß das verdauende Ferment der *Drosera* kein Pepsin ist, auch nicht identisch ist mit dem Ferment des Magens

der Kaltblüter unter den Wirbeltieren". Wie schon erwähnt, ist DARWIN der Meinung, daß die Drüsen, obschon sie beständig klebrige Flüssigkeit absondern, doch nicht das die Verdauung vermittelnde Ferment bei mechanischem Reiz, sondern nur nach Absorption gewisser, wahrscheinlich N-haltiger Substanzen absondern. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die schon erwähnten Versuche mit Glasstückchen, durch deren rein mechanische Einwirkung ein Sekret geliefert wurde, welches Eiweiß nicht verdaute, sowie auf das analoge, noch zu besprechende Verhalten von *Dionaea* und *Nepenthes*.

Sehr interessant sind gewisse, von DARWIN zuerst beobachtete Veränderungen des Plasmas in den Zellen der Digestionsdrüsen von *Drosera* sowohl wie auch von *Dionaea*. Dieselben sind, wie schon erwähnt, in der Regel mit rotem Zellsaft erfüllt, welcher als große zentrale Vakuole von einem farblosen Wandbelag strömenden Plasmas umgeben wird. Untersucht man dagegen eine gereizte Drüse einige Stunden später, so bieten die Zellen ein gänzlich verändertes Aussehen dar. An Stelle des einheitlichen zentralen Saftraumes sind mehrere und oft sehr viele rote Vakuolen von sehr verschiedener Größe und Form getreten, jede umschlossen von farblosen Plasma. Die Veränderung ist so auffällig, daß sie schon mit einer schwachen Lupe sichtbar ist und manchmal sogar mit bloßem Auge, indem die gereizten „Tentakeln" nunmehr ein geflecktes Aussehen zeigen. Kurz nachdem die gereizten Tentakeln sich wieder ausgestreckt haben, fließen die Vakuolen wieder zu einem gemeinsamem Saftraum zusammen. Der Bezeichnung jenes sichtbaren Reizerfolges als „Aggregation" von seiten DARWINs liegt die Auffassung zugrunde, daß es sich um eine Ausscheidung „geformter Massen von purpurner Substanz handelt", welche in einer farblosen Flüssigkeit suspendiert sind. DARWIN gibt ausdrücklich an, daß „die kleinen Massen von zusammengeballter Substanz (DE VRIES „Vakuolen"), deren Form außerordentlich verschieden sein kann (kugelig, oval, faden-rosenkranzförmig), „aus dicker, augenscheinlich zäher Substanz" bestehen. Nach der von GARDINER (91) und DE VRIES (237) gegebenen sehr eingehenden Darstellung scheint es jedoch sicher, daß die „aggregated masses" von DARWIN nichts anderes sind als Zellsaft-Vakuolen. Die Blasen sind Teile der ursprünglichen Wand der Vakuole, der Inhalt stellt einen Teil des Zellsaftes dar, wenigstens gilt dies für die eigentliche „physiologische" Aggregation, bei mechanischer oder durch Eiweißsubstanzen verursachter Reizung der Drüsen. Davon wesentlich verschieden ist die ebenfalls von DARWIN zuerst beobachtete Ausscheidung eines feinkörnigen, sich später zu klumpigen Massen ballenden Niederschlages von Eiweißsubstanzen aus dem Zellsaft bei Einwirkung gewisser Ammoniaksalze [insbesondere des $(NH_4)_2CO_3$], was von DARWIN ebenfalls als „Aggregation" bezeichnet wurde. Es handelt sich aber offenbar in beiden Fällen um prinzipiell verschiedene Erscheinungen (DE VRIES).

Besser als eine wortreiche Beschreibung wird ein Blick auf die der Abhandlung von DE VRIES (237) entnommene Fig. 9 eine Vorstellung von der Vielgestaltigkeit der Erscheinung geben. Man erkennt, wie der ursprüngliche Saftraum sich allmählich in immer zahlreichere Vakuolen zerspaltet, wobei in späteren Stadien des Prozesses eine erhebliche Verkleinerung derselben durch Ausstoßen ungefärbter Flüssigkeit Hand in Hand geht, so daß das Gesamtvolumen aller Vakuolen hinter dem des anfänglichen Saftraumes beträchtlich zurücksteht. Während dieser Vorgänge dauert die Zirkulationsströmung des farblosen Plasmas ungehindert fort, ja sie wird sogar in der Regel lebhafter; die kleinen Vakuolen werden durch dieselbe meist um die größeren herumgeführt, welche letzteren in ihren Verschiebungen, wo es deutlich sichtbar ist, gleichfalls den Bewegungen jener Ströme passiv folgen. Nicht selten findet man in gereizten Tentakeln die kleineren Vakuolen zu feinen Röhrchen mit rotem Inhalt ausgezogen, welche nun ebenfalls in fortwährender Bewegung sich befinden; man sieht sie ihre Form unaufhörlich wechseln, und in wenigen Minuten

kann die ursprüngliche Kugel- oder Blasenform wieder hergestellt sein. Nicht selten findet man in fast allen Zellen des oberen, dünneren Teiles der Tentakelstiele nach

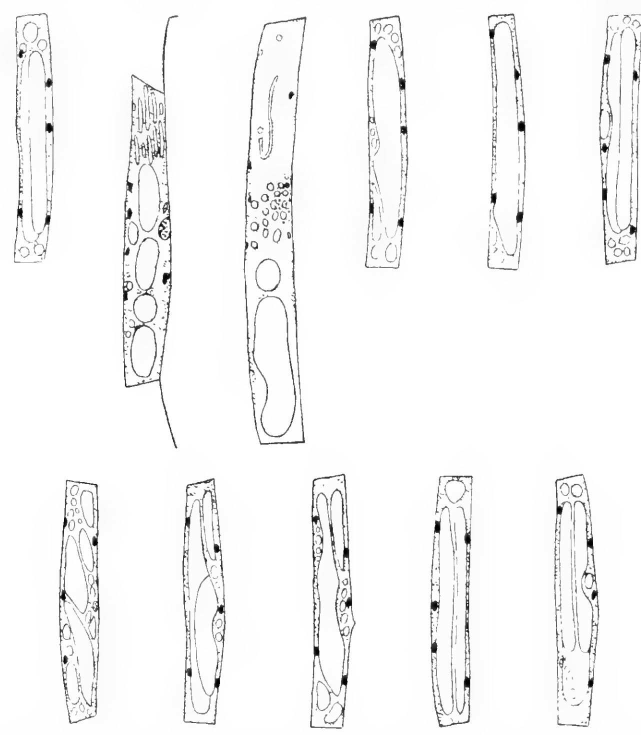


Fig. 9. *Drosera rotundifolia.* Verschiedene Stadien der Aggregation (nach de Vries).

Eiweißfütterung den ganzen roten Inhalt in zahllose derartige Röhrchen verwandelt, welche fortwährend durch- und zwischeneinander geschoben werden. Die Zellen sind dann meist ganz oder doch stellenweise von den Röhrchen dicht erfüllt (De Vries). Daß die Röhrchen von der Strömung des Plasmas fortgeschoben werden, ist oft deutlich zu erkennen; aber auch ihre Entstehung verdanken sie der Wirkung derselben, indem diese die kugeligen oder elliptischen Vakuolen auszieht. Bei vorsichtiger Erwärmung eines solchen Präparates lösen sich die Röhrchen oft in kleine Kügelchen auf; erst entstehen an mehreren Stellen Einschnürungen, das Röhrchen wird perlschnurförmig, bis schließlich die fadenförmigen Verbindungsbrücken reißen. Schon Darwin hatte auch das Zusammenfließen vorher getrennter Massen (Vakuolen) beobachtet, und auch De Vries machte ganz analoge Beobachtungen. In den meisten Fällen sieht man aber die Vakuolen sich einfach aneinander vorbeischieben, ohne daß eine Vereinigung erfolgt. Durchwegs scheint es, daß die Ortsbewegung der roten Vakuolen passiv durch Plasmaströme bewirkt wird, und auch die Formänderungen, selbst die erwähnte Entstehung röhriger Gebilde wird, wie erwähnt, von De Vries als ein passiver Vorgang aufgefaßt, während Darwin von einer amöboiden Bewegung seiner „aggregated masses" spricht.

In welcher Beziehung die geschilderten Vorgänge der Aggregation zur Tätigkeit der Drüsen und speziell zur Sekretbildung stehen, läßt sich zurzeit nicht mit Sicherheit angeben, ja man könnte vielleicht Zweifel hegen, ob eine solche Beziehung überhaupt besteht, wenn man bedenkt, daß die Aggregation nicht nur in Zellen des eigentlichen Drüsenköpfchens, sondern auch in solchen des Stieles bei der

Reizung eintritt. Nimmt man an, daß die Säure bezw. eine Vorstufe derselben wie auch die Muttersubstanz des Fermentes (das Enzymogen) ursprünglich im Zellsaft enthalten sind, so könnte man vielleicht, wie DE VRIES andeutet, die Zerspaltung des ursprünglichen Saftraumes und die darauffolgende Verkleinerung der Vakuolen mit der Trennung und Ausstoßung gewisser, an der Sekretbildung beteiligter Stoffe in Zusammenhang bringen wollen. Indessen entbehren wir zurzeit noch durchaus genügend feiner mikrochemischer Methoden, um der Lösung derartiger Fragen näher treten zu können.

DE VRIES verdanken wir auch einige Angaben über die chemische Zusammensetzung der aus den Vakuolen bei der Aggregation ausgestoßenen Flüssigkeit. Der Zellsaft enthält nach ihm: 1) Traubenzucker, dessen Vorhandensein sich an durchschnittenen Tentakeln in der Nähe der Wunde mit FEHLINGscher Lösung leicht nachweisen läßt; 2) eine Säure oder ein saures pflanzensaures Salz, mittels Lackmuspapier nachweisbar; 3) Gerbstoff und 4) einen oder mehrere Eiweißkörper unbekannter Natur. Von diesen Körpern bleiben der Farbstoff, der Gerbstoff und das Eiweiß bei der Aggregation auf den Inhalt der Vakuolen beschränkt, sie werden nicht ausgestoßen. Dagegen scheint Säure und Zucker auszutreten. „Ist das Ausscheiden einer Flüssigkeit zwischen den Saftblasen (Vakuolen) und der Hautschicht an sich schon eine außerordentlich auffallende Erscheinung, noch merkwürdiger wird diese durch die dabei stattfindende Trennung der gelösten Stoffe des Zellsaftes in solche, welche von den Wänden der Vakuolen umschlossen bleiben, und andere, welche ausgeschieden werden. Die Fragen, welche sich uns hier aufdrängen, sind in mechanischer Beziehung ebenso wichtig wie in biologischer. Durch welche Mittel wird die Trennung und die Ausscheidung bewirkt, und in welcher Beziehung steht dieser Vorgang zu der sezernierenden Tätigkeit der Drüsen? Ohne Zweifel eröffnet sich hier ein ebenso fruchtbares wie schwieriges Feld der experimentellen Forschung.“ (DE VRIES.)

Neuerdings hat LILY HUIE (123) versucht, tiefer in das Wesen dieser merkwürdigen Zellveränderungen einzudringen.

Es wurde eine ganze Anzahl verschiedener chemischer Substanzen in ihrem Einfluß auf die Blattdrüsen von *Dros. rotundifolia* geprüft, und kamen teils chemisch indifferente, nur mechanisch wirkende Stoffe, wie Paraffin, in Verwendung, teils waren es mehr oder weniger vollkommene Nährstoffe, wie Eiereiweiß, Pepton, Fibrin, Caseïn, teils endlich Ausscheidungsprodukte des Stoffwechsels, wie z. B. Harnstoff. Nachdem die Blätter „gefüttert“ worden waren, wurden sie nach verschiedenen Zeitintervallen (von einer Minute bis zum Wiederöffnen des Blattes) fixiert und gefärbt. Jedesmal wurde zur Kontrolle ein nicht gefüttertes Blatt gleichzeitig ebenso behandelt.

Es ergab sich, daß durch Füttern mit chemisch verschiedenen Nahrungsmitteln sehr charakteristische Veränderungen in den Zellen hervorgerufen werden, die sich teils in der Anordnung des Plasmas, teils in der Tinktionsfähigkeit desselben äußern. Schon wenige Minuten nach Verabreichung von koaguliertem Eiereiweiß werden sowohl das basophile Cytoplasma wie der Kern mehr eosinophil (acidophil), während Pepton die Verwandtschaft der Zellen zu blauen (basischen) Farbstoffen steigert. Der erstere Nährstoff erzeugt schnell starke Verminderung des Cytoplasmas (infolge von Sekretion), während Pepton umgekehrt eine Zunahme der Masse des Plasmas und des Kernes zu bewirken scheint. In beiden Fällen macht sich auch eine starke

Zunahme der Chromatinelemente des Kernes bemerkbar, während Fütterung mit Nuklein oder Nukleinsäure eine solche Wirkung nicht hat. Mit der Verminderung der Plasmamasse bei Fütterung mit Eiweiß geht eine starke Vakuolisierung Hand in Hand, die bei Verabreichung von Pepton fehlt.

Kernveränderungen treten anscheinend nur dann ein, wenn Substanzen aufgenommen werden, die von der Pflanze nutzbringend verwertet (assimiliert) werden können. So wirkt Paraffin nach Huie nur als Reiz für die Sekretionstätigkeit der Zellen und erzeugt dementsprechend Plasmaschwund und Vakuolenbildung, während die Kerne fast gar nicht beeinflußt werden. Bei sehr nahrhaften Substanzen (Eiweiß, Pepton) ist dagegen der Kern der Sitz der stärksten Veränderungen, und die Chromosomen erfahren eine starke Vergrößerung, ganz unabhäng vom Zustand des Cytoplasmas. Bei Eiweißfütterung gehen die auffallenden Kernveränderungen erst vor sich, nachdem das Zellplasma (durch Sekretion) ganz erschöpft ist, während man sie bei Darreichung von Pepton schon eintreten sieht, wenn die Zelle noch voll von Plasma ist. Während demnach das Plasma auf jedweden Reiz rasch reagiert (mit Absonderung), verändern sich die Kerne erst, nachdem die Resorption der Verdauungsprodukte eingetreten ist. Sollte sich dies bestätigen, so läge hier ein interessanter Fall von Beteiligung des Zellkernes (resp. des Chromatins) an den Assimilationsprozessen des Plasmas vor.

Zwischen den Veränderungen des Zellplasmas und der Reizbarkeit der Blätter stellten sich deutliche Beziehungen heraus, die sich aber auf die Kernveränderungen nicht erstreckten. Die Schnelligkeit, mit der die Tentakeln sich einbiegen, und der Grad der Vakuolenbildung gehen stets parallel. So erzeugte z. B. Paraffin kein Einbiegen und nur sehr leichte vorübergehende Vakuolenbildung, Pepton veranlaßt ein sehr langsames Biegen und keine Vakuolisierung in 1—2 Stunden. Hingegen erzeugen Eiereiweiß und Milch schnelle Krümmung und schnelle Vakuolisierung.

Eine Wiederaufnahme und Weiterführung dieser in vieler Hinsicht noch fragwürdigen Untersuchungen erscheint höchst wünschenswert, denn ohne allen Zweifel haben wir es mit einem Objekt zu tun, welches wie kaum ein anderes geeignet erscheint, über die cellularen Vorgänge bei der Sekretion und Resorption Aufschluß zu geben, und jedenfalls ungleich günstiger ist, als irgendeine tierische Drüse.

Die auch der Familie der Droseraceen angehörige, vor allem durch ihre raschen Bewegungen berühmte *Dionaea muscipula* darf in gewissem Sinne als bester Repräsentant der kleinen Gruppe „insektenfressender“ Pflanzen gelten, da sie diesem Vorgang am besten angepaßt erscheint.

Die Blätter zeigen die Einrichtung einer Insektenfalle so offenkundig, daß schon der erste Bericht von Ellis (1768) darüber keinen Zweifel ließ. Von den Blättern steht eine große Zahl an langen und gegen die Lamina hin immer breiter geflügelten Stielen zu einer großen Rosette zusammengedrängt. Der geflügelte Blattstiel trägt die Scheibe auf dünner Spitze (Zwischenstück), aus der sich dann die Blattmittelrippe fortsetzt. Diese trägt zwei halbkreis- oder nierenförmig gestaltete Seitenflügel, deren jeder mit einem Kranze von 15—20 starken Wimpern besetzt ist, in welche je ein Gefäßbündel ausläuft. Insofern entsprechen sie den Randdrüsen von *Drosera*; aber sie sind mit den Blattflügeln unbeweglich verbunden und haben keine Drüsenorganisation; dagegen sind die beiden Blattflügel beweglich und klappen, wie auch bei *Aldrovanda*, um die Mittelrippe wie um ein Charnier zusammen, wobei dann die steifen Randborsten ineinander greifen, wie zwei mit geradegestreckten Fingern ineinander gefalteten Hände. Diese Bewegung erfolgt klappend und außerordentlich rasch, wenn eines der 6 sensiblen steifen Haare berührt wird, welche zu je 3 nahe der Mitte an der Ober-(Innen-)fläche jedes Blattflügels sitzen. Die obere Fläche des Blattes ist, aus-

genommen nach den Rändern zu, dicht mit kleinen Drüschen von rötlicher oder purpurner Färbung, und ähnlichem Bau wie bei *Drosera* (GOEBEL, Taf. 23, Fig. 5) besetzt, während der Rest des Blattes grün ist. Die Drüsen werden aus 20—30 polygonalen Zellen gebildet, die mit purpurner Flüssigkeit gefüllt sind. Ihre obere Fläche ist konvex. Sie stehen auf sehr kurzen Stielen, in welche keine Spiralgefäße eintreten, in welcher Beziehung sie von den Tentakeln der *Drosera* abweichen.

Ihre Absonderungstätigkeit ist streng geknüpft an die Berührung mit N-haltigen löslichen Substanzen; kein anderes Reizmittel — und dies bedingt einen weiteren Unterschied gegen *Drosera* — vermag diese Wirkung hervorzubringen. Es können Gegenstände, wie ein Stückchen Holz, Kork, Moos, Papier, Stein oder Glas, lange Zeit auf der Oberfläche eines Blattes gelassen werden, und es bleibt ganz trocken.

„Es macht", wie DARWIN bemerkt, „auch keinen Unterschied, ob sich die Lappen über solchen Objekten schließen. Es wurden beispielsweise kleine Kugeln von Löschpapier auf ein Blatt gelegt und ein reizbares Haar berührt; als sich nach 24 Stunden die Lappen wieder zu öffnen anfingen, wurden die Kugeln entfernt und erwiesen sich als vollkommen trocken. Wenn andererseits ein Stückchen feuchten Fleisches oder eine zerdrückte Fliege auf die Oberfläche eines ausgebreiteten Blattes gelegt wird, so sondern nach einiger Zeit die Drüsen reichlich ab. In einem derartigen Falle war ein wenig Sekret direkt unter dem Fleische in 4 Stunden vorhanden, und nach Verlauf von weiteren 3 Stunden fand sich eine beträchtliche Quantität, sowohl unter ihm wie auch rings um dasselbe herum. In einem anderen Falle war das Stückchen Fleisch nach 3 Stunden, 40 Minuten ganz naß. Aber keine Drüse sonderte ab, ausgenommen diejenigen, welche faktisch das Fleisch oder das aufgelöste animale Substanz enthaltende Sekret direkt berührten." (DARWIN.)

„Wenn indessen die Blattlappen durch ein Stückchen Fleisch oder ein Insekt zum Schließen gebracht werden, so ist das Resultat verschieden, denn nun sondern die Drüsen über die ganze Oberfläche des Blattes reichlich ab. Da in diesem Falle die Drüsen auf beiden Seiten gegen das Fleisch oder das Insekt angedrückt werden, so ist die Absonderung von Anfang an zweimal so bedeutend, als wenn ein bischen Fleisch auf die Oberfläche eines Lappens gelegt wird, und da die Lappen in beinahe ganz dichte Berührung kommen, so verbreitet sich die aufgelöste animale Substanz enthaltende Absonderung durch Kapillarattraktion und veranlaßt frische Drüsen auf beiden Seiten in sich beständig erweiternden Kreisen zur Absonderung. Das Sekret ist beinahe farblos, leicht schleimig und, nach der Art und Weise, wie es Lackmuspapier färbte, zu urteilen, stärker sauer als das der *Drosera*. Es ist so reichlich, daß bei einer Gelegenheit, wo ein Blatt aufgeschnitten wurde, auf welches vor 45 Stunden ein kleines Eiweißwürfelchen gelegt worden war, Tropfen vom Blatt herunterrollten. Bei einer anderen Gelegenheit, wo ein Blatt, welches ein Stückchen geröstetes Fleisch eingeschlossen hatte, sich nach 8 Tagen von selbst wieder öffnete, war so viel Sekret in der Furche über der Mittelrippe, daß es herabtröpfelte. Eine große zerdrückte Fliege (*Tipula*) wurde auf ein Blatt gelegt, aus welchem ein kleines Stück an der Basis des einen Lappens vorher herausgeschnitten worden war, so daß eine Oeffnung blieb, und durch diese lief das Sekret 9 Tage lang fortwährend den Blattstiel hinab." (DARWIN.)

Ein Stückchen Fleisch oder Eiweiß veranlassen, sofern sie nur im allergeringsten Grade feucht sind, nicht nur die Drüsen zu sezernieren, sondern auch die Lappen sich zu schließen. Diese Bewegung ist aber von der rapiden, durch Berührung eines der sensiblen Haare verursachten Schließung ganz verschieden.

Der Umstand, daß die Blätter von N-freien und N-haltigen, und von den letzteren wieder in feuchtem und trocknem Zustande so verschieden affiziert werden, beweist sehr klar, daß es auf die Aufnahme gewisser gelöster Substanzen bei den in Rede stehenden physiologischen Wirkungen (Absonderung und eventuell langsame Schließungsbewegung) ganz wesentlich ankommt, was ja, wenn auch minder klar, auch bei *Drosera* der Fall ist. „Es ist überraschend", bemerkt Darwin, „in wie unbedeutendem Grade ein Stückchen Fleisch oder Eiweiß feucht zu sein braucht, um Absonderung und später langsame Bewegung anzuregen, und in gleicher Weise überraschend ist es, eine wie minutiös kleine Menge animaler Substanz, wenn sie absorbiert wird, hinreicht, diese beiden Wirkungen hervorzubringen."

Der Verdauungsprozeß verläuft, wie es scheint, bei *Dionaea* etwas langsamer als bei *Drosera*, ist aber stets leicht mit Sicherheit nachzuweisen, obschon jene Pflanze nicht so geeignet ist zu derartigen Versuchen wie diese, da der Prozeß der Lösung innerhalb des geschlossenen Blattes vor sich geht, gleichwie in einem Magen. Es vergehen immer mehrere Tage über der Auflösung auch kleiner auf das Blatt gebrachter Eiweißmassen, und während derselben pressen sich allmählich die erst hohl und leicht gegeneinander geneigten Blattflügel mit solcher Gewalt gegeneinander, daß sie mit ihren Flächen gegenseitig in Berührung kommen und weichere, zwischen ihnen liegende Körper von ihnen Eindrücke bekommen. Alsdann beginnt das Blatt sich wieder zu entfalten, hat aber vorerst noch nicht seine volle frühere Empfindlichkeit wiedererlangt. Nach mehr als drei Digestionstätigkeiten pflegt ein Blatt überhaupt abzusterben. Leider ist über die Eigenschaften des Enzyms, seine Entstehung und seine Eigenschaften, sowie über die nächsten Produkte der Eiweißlösung zurzeit nichts Näheres bekannt, obschon die reichliche Sekretion *Dionaea* gerade zu diesem Zwecke als ein sehr geeignetes Versuchsobjekt erscheinen läßt.

2. Nepenthes-Arten.

Die eingehendsten physiologischen Untersuchungen über die Verdauung und die bewirkenden Enzyme besitzen wir von *Nepenthes*-Arten, jener merkwürdigen Pflanzenfamilie, deren auffallende Organbildung schon früh die Aufmerksamkeit erregt hatte.

Die meisten und eigentümlichsten Repräsentanten hat Borneo aufzuweisen, von wo sich der Verbreitungsbezirk westlich bis nach Madagaskar und den Seychellen, östlich nach Neu-Guinea und Australien erstreckt. Es sind kletternde, teils epiphytisch wachsende, teils mit einem kriechenden Rhizom im Boden wurzelnde Pflanzen, welche meist sumpfige Wälder oder feuchte Bergregionen bewohnen. Die Blätter bestehen meist aus 3 Teilen: einer (meist sitzenden) Spreite, die sich in einen gewöhnlich als Ranke dienenden zylindrischen Teil fortsetzt und mit einer mit Deckel versehenen Kanne endigt. Bei den einzelnen Arten sind die „Kannen" von sehr

verschiedener Form und Größe. Bei *N. ampullaria* annähernd tonnenförmig, bilden sie bei anderen langgestreckte Zylinder, oder wie bei *N. Bonyso* trichterförmige Schläuche. Nicht minder verschieden ist auch die Farbe. Während manche Species grüne Becher haben, treten bei anderen oft die lebhaftesten Farben auf. So erscheinen die Kannen von *N. Rafflesiana* purpurrot gefleckt, diejenigen einer anderen Art von Borneo porzellanweiß mit scharlachroten Flecken. „Was die Größe anlangt, so variiert die Länge der Schläuche von 5 cm (*N. ampullaria*) bis zu etwa 40 cm (*N. Edwardsiana, Rafflesiana, villosa*). Mit den größten Inhalt haben wohl die Schläuche von *N. Rajah*, einer der eigentümlichen, auf dem Kina-Balu in Borneo wachsenden Formen. Sie sind zwar nicht besonders lang (25—30 cm), aber sehr weit (ca. 12 cm) und sind, wie Hooker bemerkt, geräumig genug, daß auch kleine Vierfüßler oder Vögel in dem Kanneninhalt ertrinken können. Indessen scheinen sie doch auch nur kleine Tiere (Insekten) zu fangen, die sich oft in solcher Menge in den Schläuchen anhäufen, daß diese insektenfressende Tiere anlocken. Die Mündung der Kannen ist in der Regel durch einen nach abwärts geschlagenen Kragen ausgezeichnet, der mit vorspringenden Längsleisten versehen und sehr glatt ist. Das Innere der *Nepenthes*-Schläuche zerfällt in 2 Zonen, die man leicht schon mit bloßem Auge unterscheiden kann (Gleitzone und Drüsenzone), da sie sich sowohl in der Färbung wie dadurch unterscheiden, daß die zahlreichen Drüsen der Drüsenzone als dunklere Punkte hervortreten. Die Gleitzone hat einen weißlichen, von einem Wachsüberzug herrührenden Schimmer, welcher der Drüsenzone fehlt.

Drüsen finden sich übrigens nicht nur im Innern der Schläuche, sondern auch am Eingange. Dieselben sondern einen süßen Honigsaft ab, welcher ohne Zweifel als Anlockungsmittel für Insekten dient, die dann leicht in die Kanne hinabfallen können. Die eigentlichen Digestionsdrüsen, deren Zahl sehr bedeutend ist, sind kuchenförmig und gleichen in ihrem Bau den Verdauungsdrüsen der Droseraceen insofern, als sie wieder aus zwei oder mehr sezernierenden Zelllagen und einer Mittelschicht bestehen. Jede Drüse steht über einem Nerven oder dessen Auszweigung. Es unterliegt keinem Zweifel, daß sie die Flüssigkeit ausscheiden, welche in den *Nepenthes*-Bechern angesammelt wird. Dieselbe findet sich schon in jungen, noch geschlossenen Kannen und erscheint auch in entleerten wieder.

Die proteolytischen Eigenschaften dieses Sekretes wurden bereits von Hooker experimentell festgestellt. Er fand, daß die Flüssigkeit aus frischen lebenskräftigen Kannen stets sauer reagierte und auf Eiereiweiß, rohes Fleisch, Fibrin und Knorpelsubstanz lösend wirkte. In allen Fällen fand er diese Wirkung sehr deutlich, in manchen geradezu überraschend. Er beobachtete weiterhin, daß die Wirkung eine weniger energische war, wenn er die aus den Kannen (Schläuchen) entleerten Flüssigkeiten in Glasgefäßen mit den zu verdauenden Substanzen in Berührung brachte, wie dann, wenn er die letzteren in die Flüssigkeit der Schläuche einer lebenden Pflanze eintauchte. Auch fand er, daß die Auflösung ohne alle Fäulniserscheinungen erfolgt. Hooker hält es für wahrscheinlich, daß eine wie Pepsin wirkende Substanz von der inneren Wand des Schlauches abgesondert wird, aber vorzugsweise erst, nachdem tierische Substanzen in die saure Flüssigkeit gelangt sind. Nach seiner Ansicht würde demnach, wie bei Droseraceen auch, ein wirksames Sekret nur von entsprechend gereizten Drüsen abgesondert werden. Ueber die Art der Lösung der Eiweißkörper, sowie über die Natur der Verdauungsprodukte hat, wie es scheint, Hooker keine Versuche angestellt. Diese Lücke suchten zunächst v. Gorup und E. Will auszufüllen (94).

Das Sekret wurde in der Art gewonnen, dak die gefüllten Kannen verschiedener *Nepenthes*-Species (besonders *N. phyllamphora* und *gracilis*) von Zeit zu Zeit entleert wurden, und zwar wurde beim Sammeln das Sekret solcher Kannen, in welche bereits Insekten eingedrungen waren und deren Inhalt Insektenreste enthielt, von jenem, welches frei von Insekten war, getrennt aufgefangen.

Die Flüssigkeit war nahezu farblos, schwach opalisierend bis ganz klar, völlig geschmack- und geruchlos und von verschiedener Konsistenz, bisweilen mehr dickflüssig, andernfalls sehr dünnflüssig. Das aus nicht gereizten Drüsen stammende Sekret reagierte neutral oder höchstens kaum merklich sauer; jenes gereizter Drüsen aber rötete Lackmus entschieden. Die Rötung verschwand beim Liegen an der Luft nicht völlig.

Wurde eine Flocke in sehr verdünnter HCl gequollenen Fibrins in das aus gereizten Drüsen stammende Sekret gebracht, so löste es sich darin bei einer Temperatur von 40° C in $^3/_4$—1 Stunde nahezu vollständig auf. Bei 20° C erfolgt die völlige Lösung erst innerhalb 2 Stunden. Zusatz von einigen Tropfen HCl von 0,2 Proz. bewirkt, daß sie schon in $^1/_4$ Stunde erfolgt. Vergleichende Versuche mit nach der Wittich-Hüfnerschen Methode aus Schweinsmagen gewonnener Pepsinlösung zeigten, daß hier die Wirkung nicht rascher und nicht vollständiger war als bei dem *Nepenthes*-Sekret. Nach 2-stündiger Einwirkung desselben auf das Fibrin blieben die filtrierten Lösungen beim Kochen völlig klar, wurden weder durch Mineralsäuren noch nach Zusatz von Essigsäure durch Ferrocyankalium gefällt, wohl aber durch Sublimat, Gerbsäure und Phosphorwolframsäure. Mit NaOH und höchst verdünnter $CuSO_4$-Lösung gaben sie eine prachtvoll rosarote Färbung (Biuretreaktion). Die letztere war ebenso intensiv wie bei durch Pepsin verflüssigtem Fibrin. Auch kleine Scheibchen von geronnenem Hühnereiweiß und rohes Fleisch wurden verdaut.

In Sekret, welches nicht gereizten Drüsen entstammte, blieben gut ausgewaschene Flocken gequollenen Fibrins bei 20—30° C auch nach Stunden ganz unverändert. Die überstehende Flüssigkeit gab mit NaOH und $CuSO_4$ einen blauen Niederschlag und einen kaum merkbaren Stich in Rot. Wenn dagegen dem Gemisch von Fibrinflocken und neutralem Sekret 2—3 Tropfen sehr verdünnter HCl zugesetzt wurden, löste sich das Fibrin innerhalb $1^1/_2$ Stunden auf und die Lösung zeigte ganz dasselbe Verhalten wie die durch ursprünglich schon saures Sekret bewirkte.

Versuche über die Natur der Säure des aus gereizten Drüsen stammenden Sekretes verbot die beschränkte Menge des Materials. HCl dürfte aber jedenfalls auszuschließen sein. Nach den Versuchen von Rees und Will an *Drosera* lag es nahe, auch hier an Ameisensäure (neben höheren Fettsäuren, Propion-Buttersäure) zu denken und in der Tat war der Erfolg mit dieser „ein geradezu überraschender". Bringt man gequollenes, von der anhängenden HCl sorgfältig befreites Fibrin in neutrales Sekret und fügt 3—4 Tropfen verdünnter Ameisensäure hinzu, so erfolgt schon bei gewöhnlicher Temperatur fast momentane (? B.)Lösung. Nach kurzer Zeit sind von den Fibrinflocken kaum bemerkbare Reste übrig. Bei vorsichtiger Neutralisation des Filtrates mit verdünnter NaOH entsteht nur ein sehr geringes Neutralisationspräzipitat. Wurde dieses durch Filtration entfernt, so gab die Lösung keine der für native Eiweißkörper

charakteristischen Reaktionen mehr, die Biuretreaktion (rot) aber in großer Intensität. Kontrollversuche mit Ameisensäure und Fibrin allein ergaben starkes Aufquellen des Fibrins zu einer geleeartigen Masse mit partieller Lösung. Die filtrierte Lösung lieferte ein sehr starkes Neutralisationspräzipitat, und NaOH + $CuSO_4$ riefen keine rosenrote, sondern rein blaue Färbung in der Lösung hervor. Versuche, bei welchen die neutralen Sekrete mit Propionsäure oder Essigsäure angesäuert wurden, ergaben ähnliche Resultate wie die Versuche mit dem an und für sich sauren Sekret, aber die Wirkung dieser Säuren ist eine schwächere als jene der Ameisensäure. Unter gleichen Bedingungen ist die Wirkung der Propionsäure wieder schwächer als die der Essigsäure. Bei einer Temperatur von 20 30° C ist das Fibrin erst nach 2—4 Stunden völlig gelöst. Viel günstigere Resultate wurden bei Anwendung von Apfelsäure und Zitronensäure erzielt. Beim Ansäuern mit der ersteren wurde das Fibrin bei gewöhnlicher Temperatur schon nach 10 Minuten nahezu völlig gelöst. Noch wirksamer erwies sich die Zitronensäure. Nach 2-stündiger Einwirkung des Verdauungsgemisches auf gequollenes Fibrin gab die filtrierte Lösung ein nur sehr geringes Neutralisationspräzipitat, aber eine intensive Biuretreaktion (rot).

Mit den Resultaten der Untersuchungen von Gorup nnd Will (94) stimmen die neueren Beobachtungen von Goebel (l. c.) durchaus überein. Er überzeugte sich von dem Vorhandensein eines peptischen Enzyms auch in dem schleimigen Sekret einer jungen, noch geschlossenen Kanne (von *N. paradisiaca*). Es reagierte neutral, verdaute aber nach Zusatz von 1 Prom. Ameisensäure eine gequollene Fibrinflocke in 12 Stunden vollständig. Eine Impfung in Nährgelatine ergab selbst nach 8 Tagen in zwei Proben keine Bakterienentwicklung, so daß eine Mitwirkung von solchen gänzlich ausgeschlossen erscheint. Der Inhalt einer offenen Kanne, in der sich eine kleine Fliege gefangen hatte, löste ausgewaschenes gequollenes Fibrin in 1 Stunde; nach 3 Stunden war nur noch Pepton (Albumosen?) nachweisbar (bei 25° C). Eine weitere hineingegebene Fibrinflocke wurde nach Zusatz von 0,2 Proz. HCl in 40 Minuten bei 16—18° C gelöst. Es scheint, daß sich das Sekret verschiedener Arten hinsichtlich der sauren Reaktion sehr verschieden verhält. *N. Nastersiana* zeigte schon in ungeöffneten Kannen stark saure Reaktion. Fibrin war in diesen Kannen nach 3 Tagen gelöst, Eiweißwürfel stark angegriffen. *N. Sedeni* ergab nach 25 Stunden in einer stark sauer reagierenden Kanne Lösung von Fibrin, ebenso *N. robusta*.

Goebel konnte in seinen Fällen Ameisensäure direkt nachweisen. Wurde alle Säure als Ameisensäure berechnet, so ergab sich ein Säuregehalt (in verschiedenen Kannen) von 0,36 Prom., 0,25 und 0,21 Prom.

Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte auffallenderweise bei seinen Versuchen R. Dubois (65). Er fand Gelegenheit, im Garten der Tête d'Or in Lyon Versuche an einer großen Anzahl kräftiger Exemplare verschiedener *Nepenthes*-Arten anzustellen. Vor der Oeffnung des Deckels enthielten die Kannen eine klare, leicht fadenziehende Flüssigkeit. In den geöffneten Kannen war dagegen die Flüssigkeit trübe und enthielt Reste von Insekten und ganze Insekten. Wurde den noch geschlossenen Urnen kurz vor ihrem Oeffnen

mittels sterilisierter Pipetten unter den nötigen Vorsichtsmaßregeln Flüssigkeit entnommen, so blieb sie mehrere Monate klar. Wurde sie mit Würfeln von geronnenem Eiweiß zusammengebracht, so griff sie dieselben nicht an, weder bei Zimmertemperatur noch bei 35 bis 40° C. Die Flüssigkeit blieb klar und enthielt mehrere Stunden nach dem Abfiltrieren kein Pepton. Dasselbe Resultat ergab die Flüssigkeit, die noch aus verschlossenen Kannen entnommen und mehrere Tage mit Eiweißwürfeln in Berührung war. Sie enthielt keine Mikroorganismen und zeigte keine Spur von Fäulnis. Flüssigkeit, welche aus Kannen genommen wurde, die seit kurzer Zeit geöffnet waren und noch klar war, griff Eiweißwürfel ziemlich schnell bei gewöhnlicher Temperatur und sehr schnell bei höherer Temperatur an; dieselben blähten sich auf, wurden gallertig und verloren ihre Kanten. Die Flüssigkeit war trübe geworden und entwickelte bisweilen deutlichen Fäulnisgeruch, sie enthielt zahlreiche Bakterien und gab filtriert mehrmals Peptonreaktion. Dubois steht hier im Widerspruch mit anderen Autoren (Hooker, vergl. p. 223).

Dubois schließt aus seinen Beobachtungen, daß die Proteolyse in den *Nepenthes*-Kannen, sowie bei den Blättern anderer insektenfangender Pflanzen durch Bakterien bewirkt werde, eine Auffassung, der sich auch Tischutkin (231) angeschlossen hat. Indessen dürfte diese Meinung den zahlreichen Erfahrungen anderer Forscher gegenüber kaum schwer ins Gewicht fallen. Abgesehen von den schon erwähnten Beobachtungen Goebels sind besonders auch Untersuchungen von Vines (236) zu nennen, aus welchen hervorgeht, daß in Uebereinstimmung mit der älteren Anschauung und derjenigen Goebels die *Nepenthes*-Kannen in der Tat eine an sich verdauende Flüssigkeit enthalten. Er experimentierte mit *N. Nastersiana* und fand, daß die Kannenflüssigkeit bei Gegenwart von 1 Proz. Cyanwasserstoff Fibrin verdaut, auch gelang es ihm, aus dem Kannengewebe mittels Glyzerins wirksame Extrakte zu gewinnen.

Das Enzym, dessen Wirksamkeit ähnlich dem Pepsin des Magensaftes der Wirbeltiere an saure Reaktion geknüpft erscheint, zeichnet sich durch eine auffallende Widerstandsfähigkeit aus. Es scheint geradezu das beständigste aller bekannten proteolytischen Fermente zu sein, was wohl mit dem Umstande zusammenhängt, daß das *Nepenthes*-Enzym in den Kannen mannigfachen Schädlichkeiten eher ausgesetzt ist, die es bei geringerer Beständigkeit leicht unwirksam machen würden.

Wenn auch seine Wirksamkeit durch hohe Temperatur oder Behandlung mit Alkalien leicht sehr vermindert werden kann, behält es doch stets noch einen Rest von Verdauungskraft, der sich in sehr langsamer Verdauung äußert und nur durch verhältnismäßig starke Mittel vernichtet werden kann. Saft, der durch ein Berkefeldsches Filter gegangen ist, hat gleichfalls noch etwas von seiner Verdauungskraft behalten, wenn er auch viel weniger wirksam erscheint als die unfiltrierte Flüssigkeit. Nach Vines (236) ist im Kannengewebe ein Zymogen enthalten, welches durch Säuren aktiviert werden kann.

In der Verdauungsflüssigkeit ließen sich bei Anwendung von Fibrin hauptsächlich Albumosen (Deutero-Albumosen) nachweisen, echte Peptone werden anscheinend nur in sehr geringer Menge gebildet. Da auch Aminosäuren (Leucin) entstehen und die Tryptophan-

reaktion positiv ausfällt, so hält Vines das *Nepenthes*-Enzym für „trypsinähnlich".

Sehr wichtige Ergänzungen haben die Laboratoriumsversuche bei *Nepenthes* neuerdings durch Clautrian (50) erfahren, welcher die Verdauungstätigkeit der Kannen am natürlichen Standorte der Pflanzen in Java untersuchte. Der Kanneninhalt der wildwachsenden Pflanzen ist farblos, schwach schleimig und besitzt einen charakteristischen, an gewisse Honigarten erinnernden schwachen Geruch, der stärker wird, wenn Insekten in der Kanne gefangen worden sind; er reagiert bei ungereizten Kannen der *Nepenthes melamphora* stets neutral und ist geschmacklos. Reizt man die Kannen durch Schütteln oder Einbringen von Insekten (was auch bei noch geschlossener Kanne gelingt), so nimmt der Kanneninhalt stark saure Lackmusreaktion an. Clautrian erreichte diesen Effekt auch durch Einführung kleiner Glaskapillaren oder anderer Fremdkörper in die noch geschlossenen Kannen. In die Kannen geratene Insekten werden durch die Flüssigkeit sehr rasch und vollkommen benetzt und sinken daher schnell unter. Auch Clautrian konnte durch genaue Versuche, in welchen Eiweiß unter aseptischen Kautelen in noch nicht geöffnete Kannen eingeführt wurde, zeigen, daß normale Verdauung ohne Mitwirkung von Bakterien stattfindet. In den Kannen wildwachsender Pflanzen verschwindet eingeführte Eiweißlösung so rasch, daß Clautrian nur ganz zweifelhafte Peptonreaktion sah und Leucin oder Tyrosin nicht nachweisen konnte. Der Chemismus der Proteolyse ist daher eigentlich noch ungeklärt. Auch ist es noch unbekannt, wie sich verschiedene Eiweißspaltungsprodukte (Aminosäuren) hinsichtlich der Resorbierbarkeit in den Kannen verhalten.

3. Sarracenien.

Auch bei den Sarracenien sind die Blätter ähnlich wie bei *Nepenthes* in augenfälliger Weise als Insektenfallen ausgebildet, doch ist der Verdauungsvorgang hier noch sehr wenig sicher festgestellt. Goebel füllte Schläuche von *S. illustrata* mit sehr verdünntem Fleischsaft, der mit Soda genau neutralisiert war; soweit die Flüssigkeit nicht resorbiert worden war, erwies sie sich bald voll von Bakterien und von alkalischer Reaktion. Wurde anderenfalls etwas gequollenes Fibrin mit 0,1 Proz. Ameisensäure eingeführt, so blieb der Rest von Flüssigkeit sauer, das Fibrin aber erschien ganz unangegriffen. Aehnliche Resultate wurden bei *S. Drummondi* erhalten. Eine Kanne hatte in 3 Tagen etwas über 7 ccm einer 5-proz. Peptonlösung resorbiert. Der Rest war stark getrübt und hatte schwachen Fäulnisgeruch angenommen. In einem anderen Versuche wurde in eine noch junge grüne Kanne von *S. purpurea* ein Fleischstückchen (von Gerstenkorngröße) und 10 ccm Wasser gegeben und die Oeffnung luftdicht verschlossen. Nach 2 Tagen waren 2,8 ccm Wasser resorbiert, das Fleischstückchen aber kaum angegriffen, nicht faulig, aber dicht mit Bakterien besetzt. Kannen, welche Fleischsaft und ein kleines Fleischstückchen erhalten hatten, zeigten nach 3 Tagen fauligen Geruch und NH_3-Entwicklung.

Wenn es somit scheinen konnte, daß die Sarracenien-Kannen nicht wie die von *Nepenthes* wirklich verdauen, so dürfte dies nach neueren Versuchen von W. Gies (93) doch wohl der Fall sein.

Er gibt an, daß ein Glyzerinextrakt aus den Kannen in Gegenwart von kleinen Mengen HCl oder Oxalsäure auf Fibrin eine mäßige Verdauungswirkung ausübt. In neutraler Lösung war das Extrakt ohne Wirkung.

4. Pinguicula.

Wesentlich einfacher als bisher in den besprochenen Fällen verläuft der Insektenfang und die Verdauung bei *Pinguicula vulgaris*, einer zu den Lentibularieen gehörigen Pflanze.

Die Pflanze wächst an feuchten Stellen teils auf moorigem Boden oder zwischen *Sphagnum*, ähnlich wie *Drosera*, teils auch auf feuchten Felswänden. Die eiförmig-elliptischen, kaum gestielten Blätter unserer einheimischen Art (*P. vulgaris*) sind, völlig entwickelt, eben oder konkav und bilden dicht am Boden eine Rosette. Ihre obere Fläche ist dicht mit zweierlei Drüsen besetzt. Die einen gleichen ganz denen, welche man auch auf der Unterseite der Blätter findet, und bestehen aus 3 Teilen: einem gewöhnlich aus 4 Zellen gebildeten Drüsenkopf, einer Mittelzelle und einer Basalzelle; die anderen sind langgestielt, indem die bei jenen Drüsen kurzbleibende Basalzelle zu einem langen, aus 2—4 Zellen bestehenden Stiele ausgewachsen ist. Der Drüsenkopf hat an Volumen und Zellenzahl gleichfalls zugenommen und breitet sich scheibenförmig aus. Alle Drüsen sondern eine farblose Flüssigkeit ab, welche so klebrig ist, daß man, wie Darwin angibt, Fäden von 18 Zoll Länge ausziehen kann. Wie zähe das Sekret ist, geht auch daraus hervor, daß durch die Schleimfäden vielfach Drüsen der Blattoberfläche mitabgerissen werden können. (Goebel.)

Die Reaktion ist meist schwach sauer, doch ist dies nach Darwin an die Aufnahme N-haltiger Substanz geknüpft (wie bei *Drosera*).

„Legt man auf die Blattoberfläche kleine Fibrinflocken, so sind diese unter günstigen Umständen bald mit einem großen Sekrettropfen umgeben und nach 24 Stunden bis auf minimale Reste aufgelöst.“ *Pinguicula* ist nur auf ganz kleine Portionen eingerichtet und fängt auch normal in der Natur nur kleine Tiere. Schon Darwin macht auf den auffallenden Unterschied der Drüsen, welche verdaut haben, und jener, bei welchen dies nicht der Fall gewesen ist, aufmerksam. Die ersteren fand er „mit bräunlicher körniger Substanz erfüllt, die anderen mit homogener Flüssigkeit“. Nach Goebel dürfte es sich hier nur um Absterbeerscheinungen überfütterter Drüsen gehandelt haben, immerhin aber zeigen sich Unterschiede, indem die Zellen gefütterter Drüsen große Fetttropfen enthalten und bei Behandlung mit Osmiumsäure kohlschwarz werden. „Da aus verschiedenen Versuchen hervorging, daß Enzym nur langsam und in geringer Menge gebildet wird, so wurden Blätter einer längeren Reizung unterworfen, indem sie zunächst mit kleinen Fleischstückchen belegt, dann mit Fleischsaft bestrichen, und endlich in 10 ccm frischen Fleischsaft so viele Blätter gegeben wurden, als die Flüssigkeit fassen konnte. 1,5 ‰ Ameisensäure wurde hinzugesetzt und 18 Stunden stehen gelassen. Die Flüssigkeit wurde dann abgegossen und die Blätter etwas ausgepreßt. Das Filtrat löste in 25 Stunden gequollenes Fibrin zum großen Teil (bei 35 ° C), Bakterien waren nicht nachweisbar.“ (Goebel.)

Die Flüssigkeitsabsonderung seitens der Drüsen ist auch hier mit einer Enzymausscheidung noch keineswegs notwendig verknüpft, und auch Säure scheint, wie schon erwähnt, nur unter gewissen Be-

dingungen gebildet zu werden. Grob gepulverter Rohrzuucker wurde auf die Blätter von 70 Pflanzen gestreut. Es wurde reichlich Flüssigkeit abgeschieden, von der etwas über 1 ccm mit einer Kapillarpipette gesammelt werden konnte. Diese Flüssigkeit reagierte neutral, eine Fibrinflocke blieb — auch bei Zusatz von 0,2 Proz. Ameisensäure — bei Erwärmung auf 35° C unverdaut. TISCHUTKIN (231) erhielt denn auch bei seinen Versuchen durchaus negative Resultate und ist geneigt, die verdauende Wirkung auf Bakterien zu beziehen. Er fand nach Auflegen von Eiweißwürfeln auf die Blätter nach 24 Stunden „Myriaden" von Bakterien, was aber, wie GOEBEL bemerkt, nicht wundernehmen kann, wenn man die für die Pflanze viel zu beträchtliche Größe der an sich schwer verdaulichen geronnenen Eiweißstücke berücksichtigt. GOEBEL bewies direkt durch Versuche, daß *Pinguicula* nicht durch Bakterien verdaut.

c) Proteolytische Bakterienenzyme.

Ungeachtet der günstigen Bedingungen, welche die fleischverdauenden Phanerogamen einer eingehenden chemischen Untersuchung der betreffenden Enzyme zu bieten scheinen, sind, wie die vorstehende Uebersicht lehrt, unsere Kenntnisse in dieser Richtung noch recht mangelhaft und stehen jedenfalls weit zurück gegenüber der viel weiter vorgeschrittenen Erforschung bakterieller und pilzlicher Eiweißspaltungen. Es ist selbstverständlich, daß alle Mikroorganismen, welche auf die Assimilation komplizierterer N-haltiger Substanzen, insbesondere von Eiweißstoffen angewiesen sind, die ihnen allenthalben in Form pflanzlicher und tierischer Reste zur Verfügung stehen, über Mittel verfügen müssen, dieselben durch extracellulare Verdauung resorptionsfähig zu machen; sie sind in dieser Beziehung den eiweißverdauenden Phanerogamen und der Gesamtheit der Tiere durchaus vergleichbar. Die Erkenntnis, daß die eiweißzersetzende Wirkung der Spaltpilze nicht unmittelbar an das Leben derselben geknüpft ist, sondern von Enzymen ausgeht, ist eigentlich zuerst 1887 in einer Arbeit von H. BITTER „Ueber die Fermentausscheidung des KOCHschen Vibrio der Cholera asiatica", die unter BUCHNERS Leitung ausgeführt wurde, gegeben. BITTER gelang es, den Nachweis zu erbringen, daß die Verflüssigung der Gelatine und des koagulierten Eiweißes durch den KOCHschen Cholera-Vibrio, sowie den Vibrio Finkler-Prior nicht unmittelbar mit der Lebenstätigkeit der Vibrionen zusammenhängt, sondern durch ein von ihnen produziertes ungeformtes peptonisierendes Enzym vermittelt wird (LAFARS Handb., Bd. 3, p. 120). Er fand, daß durch Erwärmen von Kulturen auf 60° C zwar die lebendigen Zellen abgetötet werden, ohne jedoch der Flüssigkeit die Fähigkeit zu rauben, Fibrin zu lösen oder Gelatine zu verflüssigen. Es wurde schon früher erwähnt, daß gerade die letztere Eigentümlichkeit für das Vorhandensein von „Proteasen" als charakteristisch gelten kann.

Entsprechende Beobachtungen sind später von anderer Seite gemacht worden, und es kamen hierbei verschiedene andere Methoden in Anwendung. So machte man von der Erfahrung Gebrauch, daß die Enzyme im allgemeinen durch Desinfektionsmittel weniger geschädigt werden (wenn auch nicht ganz immun sind), als die sie erzeugenden Bakterien. Nach Untersuchungen von VANDEVELDE

(233) bewährt sich besonders Jodoform, indem es die Enzyme wegen seiner Unlöslichkeit in Wasser nicht schädigt, wohl aber jede Bakterienvegetation verhindert. Vandevelde empfiehlt als Lösungsmittel für das Jodoform Aceton. Die Acetonjodoformlösung wird der Enzymlösung zugesetzt, worauf durch die Lösung des Acetons in der Enzymflüssigkeit das Jodoform als feinster Niederschlag gefällt und in der Flüssigkeit verteilt wird." Auch Thymol, Karbolsäure, Salizylsäure, Toluol und Fluornatrium fanden vielfach Verwendung. Weit ungünstiger wirken Sublimat und Chloroform. Das bei weitem beste, weil schonendste Verfahren besteht in der aseptischen Filtration durch Chamberlandsche Tonzylinder oder Berkefeldfilter, wobei unter völliger Ausschaltung antiseptischer Stoffe jede chemische Schädigung gelöster Enzyme vermieden wird (vgl. Fuhrmann, 89, p. 17 f.).

Das meist gebrauchte Reagens auf proteolytische Bakterienenzyme ist, wie schon erwähnt, erstarrte Gelatine, deren Anwendung namentlich fein ausgebildet und auch zur quantitativen Bestimmung verwendbar gemacht wurde.

„In Reagenzgläser von 8 mm Durchmesser werden 3 ccm Thymol- oder Karbol-Gelatine (7 g reine Gelatine in 100 g gesättigter wässeriger Thymollösung oder Karbolwasser) gefüllt. Die Gelatine muß in genau senkrechter Lage erstarren, der obere Rand der Gelatineschicht wird am Glase markiert. Sodann werden 1—2, eventl. auch mehr Kubikzentimeter der zu untersuchenden Flüssigkeit, gegebenenfalls noch mit antiseptischem Zusatz, aufgeschichtet, die Gläser bei gleicher Temperatur aufbewahrt und in bestimmten Zeitintervallen die Höhe der verflüssigten Gelatineschicht mit dem Maßstab gemessen" (Lafars Handb., Bd. 3, p. 122, und Fuhrmann, Vorlesungen, p. 23, daselbst auch Figur). Mett und Linossier haben diese Methode in der Weise verändert, daß sie Stücke von dünnen, mit gefärbter Gelatine gefüllten Glasröhrchen in die zu prüfende Enzymlösung einlegten. In bestimmten Zeiten wird dann die Verkürzung der von beiden Seiten her abgeschmolzenen Gelatinesäule mit dem Mikroskop gemessen.

Die Gelatinemethode läßt sich in verschiedener Weise für Untersuchung von Flüssigkeiten auf Proteasen modifizieren, und verdienen insbesondere die von Schouten (211) und Fermi angegebenen Modifikationen allgemeinere Beachtung. Der erstere versetzt 7,5 Proz. Gelatine in gesättigtem Thymolwasser mit fein zerriebenem Zinnober und läßt je 5 ccm der Mischung in Eprouvetten nach kurzem Durchschütteln bei schräger Stellung unter der Wasserleitung rasch abkühlen und dann in senkrechter Lage erstarren. Auf diese Weise erhält man an der Wand der Eprouvette eine dünne einseitige Gelatineschicht, welche durch den eingeschlossenen Zinnober deutlich sichtbar ist und der nach dem vollständigen Erstarren aufgegossenen Enzymlösung eine sehr große Oberfläche darbietet (vgl. Fuhrmann, 89 p. 26, Fig. 5). „Selbst eine sehr geringe Verflüssigung derselben zeigt sich dann an dem Durchsichtigwerden der Gelatineschicht und dadurch, daß sich ein Ueberschuß von frei gewordenem Zinnober an der untersten Berührungsfläche zwischen Lösung und Gallerte ansammelt." Statt Zinnober kann man noch besser Baryumsulfat verwenden. Dieser schweren, unlöslichen Verbindung kann man sich auch bedienen, um die Grenzlinie zwischen Gelatine und Flüssigkeit in den nach Fermi beschickten Probierröhrchen deutlicher sichtbar zu machen. Man braucht dann nur der Enzymlösung vor dem Auffüllen etwas $BaSO_4$ beizumischen. Schon nach kurzer Zeit sedimentiert das Sulfat und bildet an der Grenze der festen Gelatine eine dünne weiße Schicht, welche dann nach Maßgabe der fortschreitenden Verflüssigung tiefer und tiefer herabsinkt, was sich an einer dahinter befindlichen Skala leicht messen läßt. (Fuhrmann, 89).

Da die Fortschaffung der gelösten Massen ohne Zweifel den Fortgang der Verflüssigung wesentlich begünstigt, so hat man wohl auch, statt die Enzymlösung auf die Gelatine zu schichten, die letztere von oben her mit jener in Berührung gebracht, und hat FUHRMANN hierfür ein sehr praktisches Verfahren angegeben.

Endlich kann man wohl auch die zu prüfende Lösung von kleinen Stückchen Bimsstein oder Filtrierpapier aufsaugen lassen und diese dann auf die Oberfläche einer gegossenen Gelatineplatte legen. Dem Gehalt an Proteasen entsprechend, wird unter demselben eine mehr oder minder große Menge von Gelatine verflüssigt. Die Empfindlichkeit aller der genannten Methoden nimmt mit der Konzentration der Gelatine ab und kann noch gesteigert werden durch einen geringen (etwa 1-proz.) Zusatz von Soda. Uebersteigt die Temperatur, bei welcher die Untersuchung vorgenommen wird, nicht 20° C, so genügt im allgemeinen eine 5-proz. Gelatine. Da, wie schon erwähnt wurde, Enzyme leicht durch Adsorption an festen Partikeln haften, versuchte FERMI die Empfindlichkeit seiner Methoden noch dadurch zu steigern, daß er den zu prüfenden Lösungen verschiedene unlösliche Pulver beimischte (Eisen, Antimon, Zink, Schwefel, Eisenoxydhydrat, Zinkoxyd, bas. Wismutnitrat, Mg-Karbonat, MgO, $CaCO_3$, Berlinerblau, Stärke, Knochenkohle etc.)

In der Tierphysiologie hat man bei Untersuchung der proteolytischen Wirkung von Verdauungssäften von den Gelatinemethoden bisher kaum Gebrauch gemacht und bevorzugt noch immer als Reagens das Blutfibrin, welches vielleicht nur den einen Vorzug hat, daß es die Untersuchung auch bei höheren Temperaturgraden ermöglicht. Um die Lösung der Fibrinflocken deutlicher sichtbar zu machen, hat man nach dem Vorgange GRÜTZNERS durch Karmin gefärbtes Fibrin verwendet. Auch Alkalialbuminate (Eiereiweiß mit Ammoniak), sowie erstarrtes Blutserum fanden mit Erfolg Anwendung zum Nachweis von Proteasen; doch sind sie im allgemeinen weniger empfindlich, als Fibrin. Am allerungünstigsten für die Untersuchung der Bakterienenzyme erwies sich das koagulierte Eiereiweiß, welches neuerdings vielfach in der Form METTscher Röhrchen verwendet wird.

Das außerordentliche Uebergewicht der Gelatine in bezug auf Empfindlichkeit gegen Proteasen (Trypsin) geht sehr deutlich aus der von FERMI mitgeteilten Vergleichstabelle hervor. (Tabelle in FUHRMANN, Vorlesungen, p. 29.)

Auch physikalische, besonders optische Methoden hat man in neuerer Zeit mehrfach zur Untersuchung proteolytischer Enzyme benützt, indem einerseits das Drehungsvermögen der gebildeten, optisch-aktiven Peptone (Literatur FUHRMANN, l. c. p. 31), andererseits auch die mittels des PULFRICHschen Refraktometers zu beobachtenden Aenderungen des Brechungsindex als Maß für die Menge der gebildeten Peptone gelten können.

Für genaue quantitative Bestimmungen empfiehlt es sich, Fibrin oder koaguliertes Eiereiweiß als Prüfungsobjekt zu wählen und die Menge des gelösten N zu bestimmen (LAFARS Handb., Bd. 3, p. 123).

Die Zahl der Bakterien, welche Proteasen bilden und als typische „Verdauungssekrete" nach außen abscheiden, ist eine sehr große, und man erkennt dies in der Regel sofort daran, daß die Gelatine bei Stichkulturen sehr bald verflüssigt wird. FERMI (82, 83) fand derartige Enzyme bei *Bac. subtilis, anthracis. megatherium, prodigiosus pyocyaneus, Vibrio cholerae, V. Finkler-Prior, V. Deneki, V. Metsch-*

nikowii, *Micrococcus ascoformis*, *M. ramosus*, *Bac. indicus*, *B. tetani*, *Vibrio Massauae* u. a.

Außerdem gibt es aber noch eine große Menge von Bakterienformen, bei welchen auf das Vorhandensein proteolytischer Enzyme lediglich aus der Verflüssigung der Kulturgelatine geschlossen wurde. „Man kann ruhig annehmen, daß da, wo nicht gerade mit Reinkulturen einer nicht verflüssigenden Bakterienart gearbeitet wird, wo also mehrere Bakterienarten gleichzeitig in einer Flüssigkeit suspendiert sind oder an festen Materialien haften, auch immer solche Species darunter sind, die ein proteolytisches Enzym aussondern und demgemäß Gelatine zu verflüssigen vermögen. So findet man in Wasser, Boden, in der Luft stets verflüssigende Arten, und gerade ihre weite Verbreitung weist den proteolytischen Bakterienenzymen eine bedeutsame Rolle teils schädlicher, teils nützlicher Natur zu" (Lafars Handb., Bd. 3, p. 121). Dazu kommt noch, daß nicht nur proteolytische **Ekto**enzyme, sondern auch **Endo**enzyme bekannt geworden sind, die, wie die Alkoholase der Hefe, nur durch Zertrümmerung der Zellen frei gemacht werden können und auch nicht verflüssigenden Bakterienarten zukommen. Der Nachweis solcher Endoenzyme gelang zuerst Hahn und Geret (110, 111) mittels des Buchnerschen Preßverfahrens bei Tuberkel- und Typhusbacillen, ferner auch Krause (142) beim *Bac. pyocyaneus.*

Tissier und Martelly (232) haben in bakterienfreien Kulturen des *Bac. putrificus*, Emmerling und Reiser (79) in den zermahlenen Zellen des *Bact. fluorescens liquefaciens* Enzyme nachgewiesen, die Fibrin in Pepton und Aminosäuren zerlegten. Um aus den fibrinhaltigen, durch Filtration gewonnenen Flüssigkeiten, die ja naturgemäß noch eine Menge anderer Substanzen, teils Stoffwechselprodukte der Bakterien, teils unzersetztes Nährsubstrat, enthalten, die proteolytisch wirksame Substanz möglichst rein zu gewinnen, hat Fermi die Alkoholfällung angewendet, an deren Stelle noch besser die Fällung mit Aceton treten kann. In beiden Fällen erhält man durch widerholtes Fällen und Lösen des Niederschlages an Enzym relativ reiche Präparate, die aber ebensowenig, wie in allen anderen Fällen, wirklich reine Enzyme darstellen. Relativ am reinsten erhält man Bakterienproteasen, wenn die betreffenden Mikroben auf eiweißfreien oder doch eiweißarmen Nährböden gezüchtet werden (Bouillon). Doch hat man hier mit der Schwierigkeit zu rechnen, daß viele Formen unter diesen Umständen überhaupt keine wirksamen Enzyme produzieren. Nach Schmailowitsch (210) und Matzuschita (158) gelingt es, proteolytische Bakterienenzyme so rein darzustellen, daß sie keine Eiweißreaktionen geben. Es handelt sich trotzdem um zweifellos N-haltige Substanzen.

Die Produktion von Proteasen ist nun nicht nur für die einzelnen Bakterienarten verschieden, sondern hängt, wie wir später sehen werden, auch bei einer und derselben Species sehr von den Lebensbedingungen und speziell den Ernährungsbedingungen ab.

Für eine artliche Verschiedenheit der Bakterienproteasen könnte vielleicht deren Verhalten gegen höhere Temperaturgrade geltend gemacht werden. In allen bisher untersuchten Fällen darf es als Regel gelten, daß die Wirksamkeit der Enzyme durch einstündiges Erhitzen auf 70° C vernichtet wird. Unterhalb dieser obersten Grenze zeigen sich jedoch beträchtliche Verschiedenheiten. Am empfindlichsten sind

die Proteasen von *Staphylococcus pyogenes aureus* und *Bac. prodigiosus*, die schon durch einstündige Erwärmung auf 55° ähnlich wie die Alkoholase der Hefe zerstört werden. Durch eine besondere Widerstandsfähigkeit scheinen sich nach den Untersuchungen von Fermi die proteolytischen Enzyme des Kieler Bacillus und der Käsespirillen auszuzeichnen. Wie bei der Diastase, so scheint auch bei den Bakterienproteasen die Reinheit des Präparates die Empfindlichkeit gegen schädigende Temperaturen zu erhöhen. Es legt dieses Verhalten die Annahme nahe, „daß die Bakterienproteasen sehr empfindliche Enzyme sind, deren Zerstörungstemperatur zwischen 50 und 60° C liegt. Größere Differenzen in der Vernichtungstemperatur für Proteasen scheinen darin ihren Grund zu haben, daß die untersuchten proteolytischen Enzyme in zu unreinen Lösungen der Erwärmung ausgesetzt werden." (Fuhrmann.)

Wie alle Enzyme, so scheinen auch die Bakterienproteasen in trockenem Zustande ungleich widerstandsfähiger gegen Erhitzung zu sein. Wenigstens fand Fermi das durch Alkohol gefällte Enzym des *Vibrio Finkler-Prior* nach einstündigem Erwärmen auf 140° C noch wirksam. Tiefe Temperatur schädigen die Bakterienenzyme im allgemeinen nicht; selbst Abkühlung auf 200° C hat in Versuchen von Hahn das Leimlösungsvermögen des Enzyms von *Vibrio cholerae* nicht wesentlich beeinträchtigt. Die optimale Temperatur dürfte im allgemeinen bei 30—40° C liegen.

Wie bei der Erwärmung, so verhalten sich die proteolytischen Enzyme verschiedener Bakterienarten auch chemischen Agentien gegenüber sehr different. Fermi (82) hat eine ganze Anzahl von Säuren daraufhin geprüft und fand, daß Essigsäure (1-proz. Lösung) die Verflüssigung von Gelatine in den untersuchten Fällen nicht aufhob, während H_2SO_4 in gleicher Konzentration sie gänzlich unterdrückt. Relativ unschädlich erwiesen sich Zusätze von HCl, Milch-, Apfel-, Ameisen-, Butter-, Zitronen- und Karbolsäure, während HNO_3 schädlich ist. „In bezug auf die Empfindlichkeit gegen Säurewirkung auf das Gelatineverflüssigungsvermögen steht obenan das proteolytische Enzym von Käsespirillen- und Choleravibrionenkulturen. Dann folgt die Protease des Tetanusbacillus. Am wenigsten empfindlich erwiesen sich die proteolytischen Enzyme des *Bac. prodigiosus, pyocyaneus, subtilis, Mölleri* und *anthracis*, und auffallenderweise des *Vibrio Finkler-Prior*. Das günstigste Medium für die Wirkung proteolytischer Bakterienenzyme ist unzweifelhaft durch eine leicht alkalische Reaktion gegeben. Diese Tatsache ist leicht verständlich, wenn man sich vergegenwärtigt, daß ja die meisten Bakterien nur in alkalischen Medien üppige Vermehrung zeigen. Wenn die proteolytischen Enzyme also der Aufbereitung der Nahrung dienen sollen, so ist es begreiflich, daß die Wirkung nur in alkalischen Medien voll in Erscheinung tritt."

Dieser Umstand weist schon darauf hin, daß Bakterienproteasen im allgemeinen der Gruppe der Trypsine (tryptischen Enzyme) zuzurechnen sein dürften. Hiermit stimmt auch im ganzen die Natur der gebildeten Spaltungsprodukte überein, wenn auch in einzelnen Fällen ein Unterschied zwischen Bakterienproteasen („Tryptasen") und dem Trypsin tierischer Verdauungssäfte in gewissen Beziehungen festzustellen ist. Es darf als sicher gelten, daß neben Albumosen und Peptonen Aminosäuren und Diaminosäuren entstehen.

Doch gilt dies keineswegs für alle proteolytisch wirkenden Bakterien. Bei Versuchen, welche Abderhalden und Emmerling (2) über die Spaltung eines Kleberproteïds (des Gliadins) durch den *Bac. mesenter. vulgatus* anstellten, welcher bei der Bildung des sogenannten fadenziehenden Brotes beteiligt ist, stellte sich heraus, daß dieser Mikroorganismus das Proteïn seiner Nahrung mittels seiner Enzyme (Ektoenzyme) zunächst in Aminosäuren aufspaltet, welche dann (vielleicht durch Endoenzyme?) weiter zu Fettsäuren und anderen N-freien Körpern abgebaut werden. Emmerling und Reiser (79) wiesen nach, daß bei der Gelatineverflüssigung durch *Bac. fluorescens liquefaciens,* welcher ein papayotinähnliches Enzym produziert, neben Peptonen sehr reichlich freies NH_3, ferner Methylamin, Trimethylamin, Cholin und Betain entstehen, während bei der Einwirkung desselben Bacillus auf Fibrin Peptone, Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure und Arginin gebildet wurden. Bei Einwirkung desinfizierter Kulturmassen von *Streptococcus longus* (in einer H-Atmosphäre) auf Fibrin konnte Emmerling (77) als Zersetzungsprodukte nach drei Wochen Aminosäuren (Leucin, Tyrosin), Fettsäuren (Essigsäure, Propionsäure, Bernsteinsäure, Buttersäure), Pyridinbasen, NH_3, Trimethylamin und Methylamin nachweisen. Hahn und Spieckermann haben die Ansicht geäußert, daß möglicherweise die bakteriellen Ekto-Enzyme nur die Ueberführung der Eiweißstoffe (resp. des Leimes) „in eine leichter diffundierbare oder assimilierbare Form (Albumosen und Peptone) vermitteln, während die Endo-Enzyme den tiefer gehenden Spaltungsprozeß, der mit der Erzeugung von Energie einhergeht, zu verrichten hätten". Es ließen sich zugunsten einer solchen Auffassung wohl auch Erfahrungen von Fermi anführen, welcher fand, daß bei Anwendung relativ reinerer Kulturfiltrate, sowie auch durch Auflösungen von Alkoholfällungen derselben frisches Fibrin nur insoweit verändert wurde, „daß die in Lösung gegangenen Mengen beim Kochen nicht mehr ausfielen und durch HNO_3 in der Kälte nur teilweise, in der Hitze aber flockig gefällt wurden. Dies deutet jedenfalls auf eine nicht sehr tiefgehende Spaltung hin" (Fuhrmann). Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, hierüber zu entscheiden, und es käme, wie schon Czapek hervorhebt, vor allem darauf an, mit reinen Eiweißstoffen und reinen Derivaten derselben (Albumosen, Aminosäuren) zu experimentieren. Taylor (229) untersuchte die Spaltung des Caseïns durch *Bact. coli* und *Proteus vulgaris.* 500 g reines Caseïn wurden in 10 l steriles Wasser mit 25 g NaCl und 10 g Na_2CO_3 eingetragen und dann mit Reinkulturen der Bakterien geimpft. Es zeigte sich, daß beide Arten das Caseïn in ganz verschiedener Weise abbauten. Während *Bact. coli* lediglich Albumosen erzeugte, zeigten die Kulturen des *Proteus* von Anfang an ein anderes Verhalten. „Bald nach der Impfung stellte sich Blasenbildung ein, die Flüssigkeit wurde dunkel und innerhalb weniger Wochen machte sich ein Fäulnisgestank bemerkbar. Im Anfang hatte der üble Geruch einen sauren Charakter; nach kurzer Zeit aber waren die Gerüche von Indol und Skatol sehr deutlich." Nach 3 Monaten konnte in der Flüssigkeit neben Albumosen (Deuteroalbumosen) und echtem Pepton Lysin und Histidin, sowie Tyrosin nachgewiesen werden.

Man darf es wohl für wahrscheinlich halten, daß bei der Bildung mancher sekundärer Zersetzungsprodukte bei der Eiweißfäulnis noch

besondere Enzyme beteiligt sind. Dies gilt vor allem für die oft außerordentlich reiche Entwicklung von NH_3, die bis zu $^2/_3$ des ursprünglichen Eiweiß-N ansteigen kann. Nach MARCHAL (156) erscheinen meist 20—30 Proz. des Eiweiß-N als NH_3 wieder. *Bac. mycoïdes* führt aber bis 46 Proz. Eiweis-N in NH_3 über, wobei sowohl Spaltung von Säureamiden, wie auch von Aminosäuren in Betracht kommen kann. Man wird an eine solche Möglichkeit um so eher denken dürfen, als es bekannt ist, daß in tierischen Geweben „Desamidasen", d. h. Enzyme, welche die NH_2-Gruppe verschiedener Amide und Aminosäuren in NH_3 überführen, in weiter Verbreitung vorkommen (S. LANG, 145 und M. SAVARÈ, 203). Eine so weitgehende Spaltung des Eiweißmoleküls ist aber gerade auch für Fäulnisbakterien von Bedeutung, weil dieselben ihren Energiebedarf aus der Zersetzung von Eiweißkörpern bestreiten müssen und die Umwandlung bis zu Aminosäuren in dieser Beziehung nur wenig leistet. Auch die Entwicklung von CO_2, die von den bei bakteriellen Eiweißzersetzungen entwickelten Gasen etwa 97 Proz. ausmacht, beruht möglicherweise auf enzymatischen Einwirkungen.

Seit langem ist es bekannt und ohne weiteres auffallend, daß bei der Bakterienwirkung auf Eiweißstoffe eine Reihe von Körpern gebildet werden, welche bei tryptischen Verdauungsprozessen immer fehlen und daher als besonders charakteristisch für die „Fäulnis" gelten dürfen. Dazu gehören insbesondere die den Fäulnisgeruch wesentlich bedingenden Stoffe: Indol, Skatol, Methylmercaptan, H_2S, ferner Fettsäuren der Essigsäurereihe, sowie aromatische Säuren und Phenole. KUTSCHER (143) bezweifelte daher auch, daß die Bakterienproteasen dem Trypsin entsprechen, und wies auf die Möglichkeit hin, daß bei Bakterien proteolytische Enzyme vorkommen könnten, welche das Eiweiß nach Art des schmelzenden Kali zersetzen, von dem es bekannt ist, daß dabei als besonders charakteristische Spaltungsprodukte neben NH_3, Leucin und Tyrosin auch Indol und Skatol entstehen (vergl. auch TAYLOR, 229). Es glückte bisher nicht, solche Enzyme wirklich nachzuweisen und CZAPEK sowohl wie FUHRMANN halten es daher für geratener, die Bakterienproteasen den tryptischen Enzymen anzugliedern und die Entstehung von Indol und Skatol auf sekundäre Prozesse zu beziehen, wie ja auch bei der Bildung verschiedener aromatischer Säuren und Phenole (aus dem aromatischen Tyrosinkern des Eiweißmoleküls) sekundäre Oxydations- und Reduktionsvorgänge im Verein mit CO_2- und NH_3-Abspaltung die wesentlichste Rolle spielen. Sehr wohl denkbar wäre es aber, daß diese durch besondere Enzyme (Oxydasen, Reduktasen) vermittelt werden. Aber auch der KUTSCHERschen Annahme steht meiner Ansicht nach ein prinzipielles Bedenken nicht entgegen. Das Beispiel der Hefezymase (Alkoholase), deren Existenz lange zuvor angenommen wurde, ehe es gelang, sie wirklich nachzuweisen, läßt es nicht so ganz überflüssig erscheinen, wie FUHRMANN meint, „noch niemals nachgewiesene Enzyme von eigenartiger Wirkung als bestehend anzunehmen und zu behandeln".

Durch H. PLENGE (180) ist bekannt geworden, daß es Bakterien gibt, welche das in 5-proz. Lösung gelatinierende a-nukleïnsaure Natron verflüssigen. Einige (ein leuchtender Elbe-Vibrio, ferner *Prodigiosus, Finkler-Prior,* Milzbrand, *Staphylococcus citr.* u. a.) wirkten sowohl auf Gelatine (10 Proz. in Fleischwasserpeptonbouillon), wie

auch auf a-nukleïnsaures Na (in gleicher Flüssigkeit zu 2,5 Proz. gelöst). Andere (wie *Bac. typhi humani* und *Bact. coli*) verflüssigten nur das a-nukleïnsaure Natron. Es sind diese Erfahrungen von um so größerem Interesse, als durch Kossel für die Nukleinsäure der Kalbsthymus eine ausgesprochen bakterizide Wirkung festgestellt wurde.

A. Schittenhelm und F. Schröter (209) züchteten *Bact. coli* in Uschinskyscher Nährlösung, welcher als N-Quelle statt Ammon. lact. und asparaginsaurem Natron Nukleïnsäure zugesetzt wurde:

Wasser	1000	g
Glyzerin	35	„
NaCl	6	„
$MgSO_4$	0,3	„
$CaCl_2$	0,1	„
K_2HPO_4	2,3	„
Hefenukleïnsäure	3,2	„

Nach 10—14 Tagen ergab die Untersuchung auf Purinbasen immer ein positives Resultat, auch wenn $CaCl_2$ oder $MgSO_4$ oder K_2HPO_4 fehlten. Selbst in einer einfachen Lösung von Nukleïnsäure in physiologischer NaCl-Lösung (1000 ccm + 3,2 g Nukleînsäure) erfolgte, wenn auch nur spärliches, Wachstum. Es ließ sich Adenin, Xanthin und Hypoxanthin nachweisen. Daß es sich hier um die Wirkung eines besonderen Enzyms (einer „Nuklease") handelt, darf als wahrscheinlich gelten, ist aber nicht sicher festgestellt. Da erfahrungsgemäß auch die Purinbasen der Faeces durch protrahierte Fäulnis weiter zersetzt werden, so entsteht die Frage, ob nicht auch bei diesem Vorgange besondere Bakterienenzyme beteiligt sind.

d) Proteasen der Hefe und höherer Pilze.

I. Proteolytische Enzyme der Hefen.

Man dürfte kaum fehlgehen, wenn man die Mehrheit der Bakterienproteasen als Sekretionsprodukte (Ektoenzyme) der betreffenden Zellen auffaßt, wofür vor allem der Umstand spricht, daß es in vielen Fällen gelingt, durch einfaches Filtrieren der Kulturen zellenfreie und doch wirksame Flüssigkeiten zu erhalten. Fuhrmann hat freilich dagegen eingewendet, daß es ja wohl kaum gelingt, bei derartigen Versuchen tote Zellen auszuschließen, bei welchen die Möglichkeit besteht, daß infolge spontaner Autolyse, Endoenzyme frei werden. Indessen läßt sich dagegen einerseits die hohe Wirksamkeit solcher Filtrate, andererseits aber besonders der Umstand geltend machen, daß ja die betreffenden Bakterienarten darauf angewiesen sind, Eiweißstoffe zu assimilieren, aber doch kaum imstande sein dürften, sie unzersetzt zu resorbieren. Denn es ist, wie Fuhrmann selbst bemerkt, nicht gut einzusehen, wie ein kolloïdaler Stoff, für den die Zellwand erfahrungsgemäß undurchdringlich ist, ins Innere des Plasmakörpers gelangen sollte. Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei Hefezellen, von denen es seit langen bekannt ist, daß sie unter Umständen proteolytisch wirken. Namentlich waren es Veränderungen, welche die Hefe bei der sogenannten Selbstgärung erleidet, welche nicht nur auf das Vorhandensein intracellular

wirkender diastatischer, sondern auch proteolytischer Enzyme hinzuweisen schienen. Schon THÉNARD, PASTEUR und DUCLAUX bemerkten, daß die Hefe im Verlauf der Gärung an Gewicht abnimmt und insbesondere N-ärmer wird, und später wies LIEBIG Leucin in dem Wasser nach, das über einer selbstgärenden Hefe gestanden hatte. BECHAMP und SCHÜTZENBERGER zeigten dann, daß bei der Selbstgärung der Hefe zwei verschiedene Prozesse zu unterscheiden sind, „deren einer zur Zersetzung der Kohlehydrate in Alkohol und CO_2 führt, während der andere die Zerlegung der Proteïnsubstanzen zur Folge hat und damit als ein wirklicher Verdauungsvorgang aufgefaßt werden muß“.

BÉCHAMP äußerte sich hierüber in sehr charakteristischer Weise: „An der Hefe, gleichwie an jedem lebenden Organismus, beobachten wir eine doppelte Reihe von Erscheinungen. Zuerst die Erscheinungen der Ernährung und Assimilation, bedingt durch die Anwesenheit ihrer Nährstoffe (Zucker, N-haltige Substanzen, mineralische Salze); diese verschiedenen Substanzen nämlich treten endosmotisch in die Zellen über, werden hier umgewandelt und zur Neubildung von Substanz für die neu entsprossenden Zellen verwendet. Parallel diesen Nutritionsvorgängen verlaufen aber umgekehrt die Desassimilationsvorgänge, wodurch die Gewebe in exkrementielle Stoffe umgewandelt werden, die dem Leben der Zelle nicht mehr zuträglich sind und ausgestoßen werden.“ (Alkohol und CO_2 rechnete er ebenfalls dazu.) Nach RUBNER (194a) ist der Abbau der N-haltigen Leibessubstanz der Hefe nie ein sehr tiefgreifender, insbesondere kommt es nicht zum Abbau zu NH_3, so daß nennenswerte Energiemengen aus Eiweiß nicht gewonnen werden können. „Durch Variation der Zuckermengen kann man gleichfalls den N-Abbau nicht beeinflussen; beide Gruppen des Stoffwechsels, die Zersetzung N-freier und N-haltiger Stoffe, stehen in keinerlei kompensatorischen Beziehungen. Die Gärung hat jedoch in anderer Richtung Bedeutung für den Zerfall der Leibessubstanz, indem die Intensität der ersteren auch letzteren variiert und weil sie die Art der Spaltungsprodukte grundlegend beeinflußt. Bei gärender Zelle gespaltene N-haltige Leibessubstanzen sind dauernd für den Abbau verloren.“ (RUBNER.) Von dieser normalen Eiweißzersetzung der Hefezellen wären nach RUBNER jene wesentlich zu unterscheiden, welche sich bei totaler Inanition derselben abspielt, bei der es sich um autolytische Vorgänge handelt, die fast in gleicher Weise auch dann verlaufen, wenn man die Hefe von vornherein durch ein schwaches Desinficiens (Toluol) getötet hat (RUBNER). Ich glaube, daß man keine Veranlassung hat, die autolytischen Zersetzungen von den vitalen Prozessen so scharf zu trennen, und bin im Gegenteil der Meinung, daß uns gerade jene einen tiefen Einblick in das Wesen des Chemismus der lebenden Substanzen gestatten.

SALKOWSKI (199) konnte zeigen, daß bei der Digestion von Hefe mit Chloroformwasser (1 : 10) bei Lufttemperatur nach einigen Tagen neben Zucker (d-Glukose), Leucin und Tyrosin, sowie Xanthinkörper (Purinbasen) in der Digestionsflüssigkeit nachweisbar sind. „Die Bildung dieser Körper beruht auf einem fermentativen Prozeß, denn sie findet nicht statt in genau ebenso angestellten Parallelversuchen, bei denen die Hefe vorher sterilisiert war. Da die Lebensäußerungen der Hefezellen bei Aufbewahrung in Chloroformwasser erlöschen, eine solche Hefe weder Gärung zu bewirken, noch sich zu vermehren imstande ist, muß man annehmen, daß die genannten Prozesse auf der Wirkung eines löslichen Fermentes (Enzyms) beruhen“ (SALKOWSKI). Daß es sich hierbei um ein Endoenzym handelt, welches aus den abgetöteten oder doch irgend geschwächten

Hefezellen austritt und dann auch zugesetzte Eiweißstoffe zu zersetzen imstande ist, worauf schon Beijerinck hingewiesen hat, läßt sich am überzeugendsten durch die Untersuchung der eiweißspaltenden Wirkung des nach Buchners Verfahren hergestellten Hefepreßsaftes beweisen. „Einige Kubikzentimeter desselben, auf Thymol oder Karbolgelatine oder auch auf gewöhnliche Nährgelatine unter Toluolzusatz im Reagenzglas geschichtet, ergeben schon nach 24 Stunden bei 22° C eine deutliche Verflüssigung der Gelatine, die nach 2—3 Tagen bei Anwendung von 10 ccm gewöhnlich vollkommen flüssig geworden ist. Ebenso einwandfrei und überzeugend wirkt aber die Selbstverdauung (Autodigestion, Autolyse) des Hefepreßsaftes: Während der frisch bereitete Preßsaft beim Kochen stark koaguliert, zeigt sich in dem bei 37° C unter Toluol- oder Chloroformzusatz aufbewahrten Saft schon nach 24 Stunden ohne Kochen eine Niederschlagsbildung, beim Kochen aber eine deutliche Abnahme des Koagulates, das bei 37° C nach 6—7 Tagen, bei Zimmertemperatur nach 10—14 Tagen fast vollständig verschwindet, während sich Aminosäuren, namentlich Leucin am Boden ausscheiden.“ Auch in Hefepreßsaft suspendiertes Karminfibrin löst sich nach 24 Stunden und färbt die Flüssigkeit dunkelrot, während die Lösung von koaguliertem Eieralbumin sich langsamer vollzieht. Am raschesten werden auch in diesem Falle wieder die den Hefezellen eigentümlichen Eiweißstoffe aufgespalten.

Das Enzym, für welches Hahn und Geret (110) den Namen „Endotryptase“ vorschlugen, wirkt am besten bei schwach saurer Reaktion (0,2 Proz. HCl oder eine äquimolekulare Menge von H_2SO_4); noch günstiger scheint Essigsäure in gleicher Konzentration zu wirken. Bei neutraler oder gar schwach alkalischer Reaktion wird die Wirkung deutlich gehemmt. Schwache, nicht eiweißfällende Antiseptika sind ohne jeden Einfluß (Chloroform, Toluol, Thymol). 0,1 Proz. Formaldehyd hemmt noch nicht, wohl aber 0,5-proz. Lösung. Neutralsalze begünstigen selbst in stärkerer Lösung die Proteolyse. Alkohol hemmt von 5 Proz. ab. Das Temperaturoptimum liegt nach den Ermittelungen von Hahn und Geret bei 40—45° C. Durch einstündiges Erhitzen auf 60° C wird das Enzym gänzlich vernichtet. Den genannten Forschern gelang es auch, durch fraktionierte Fällung mit Bleiacetat ein Präparat zu gewinnen, welches weder Millonsche noch Biuretreaktion gab und sich auch als frei von Invertase erwies.

Wie Buchner und Hoffmann (39) gezeigt haben, gelingt es, die Endotryptase auf eingetauchten Fibrinflocken durch Adsorption zu fixieren und mit diesen dann aus der Flüssigkeit zu entfernen. Die Flocken werden mit dem Preßsaft 4—5 Stunden bei Zimmertemperatur gehalten, dann ausgewaschen und in flüssige Chloroform- bezw. Phenolgelatine eingetragen, so daß sie beim Erstarren der Gelatine mitten in dieser festgehalten werden. Im Verlauf von 3—4 Tagen trat (bei 22° C) Verflüssigung ein, wobei die Flocken zu Boden sanken und zerfielen.

Das allmähliche Unwirksamwerden des Preßsaftes beim Lagern beruht auf der Wirkung der Endotryptase, indem dieselbe die Zymase verdaut, während andererseits auch das „Ko-Enzym“ (siehe p. 127) zerlegt wird. Durch Zusatz von sekundärem Na-Phosphat, K_2CO_3 und Glyzerin läßt sich diese Zerstörung eindämmen. Es scheint übrigens, daß auch das Ko-Enzym an sich die Zymase vor der verderblichen Wirkung des proteolytischen Enzyms schützt (Buchner und Hahn). Auf die regenerierende Wirkung des „Kochsaftes“ wirkt eine lipasehaltige Emulsion von

Ricinus-Samen sehr schädigend, so daß es wahrscheinlich lipolytische Enzyme des Preßsaftes sind, welche das Ko-Enzym zerstören.

Ueber die Produkte der Eiweiß- resp. Nukleïnspaltung bei der Selbstverdauung der Hefe sind wir namentlich durch Untersuchungen von KUTSCHER (143) unterrichtet, aus welchen hervorgeht, daß es sich bei der Endotryptase um ein Enzym handelt, welches hinsichtlich seiner Wirkung dem Trypsin der Tiere nahesteht, wenn es auch nicht mit ihm identisch ist.

Nachdem schon SCHÜTZENBERGER aus dem wässerigen Extrakt der der Autolyse (Selbstgärung) überlassenen Hefe neben Aminosäuren (Leucin, Tyrosin und Butalanin) auch Alloxurbasen (Carnin, Sarkin, Xanthin und Guanin) erhalten hatte, welche letztere KOSSEL in der Folge, ebenso wie die in den Extrakten enthaltene (H_3PO_4), auf die Zersetzung der in der Hefe vorhandenen Nukleïne bezog, gelang es KUTSCHER, außer den genannten Stoffen auch noch Adenin, Hypoxanthin, Glutaminsäure, Asparaginsäure, Lysin, Arginin, Histidin und Ammoniak als Spaltungsprodukte bei der Selbstverdauung der Hefe nachzuweisen. Nach HAHN und GERET entsteht auch Tryptophan. Wie bei der Autodigestion der Pankreasdrüse, wobei alle die genannten Stoffe ebenfalls auftreten (KUTSCHER, 144), läßt sich als Zersetzungsprodukt des Lecithins auch Cholin nachweisen. Doch handelt es sich dabei nicht sowohl um eine Wirkung der Endotryptase, sondern um die eines besonderen fettspaltenden Enzyms (entsprechend dem „Steapsin“ der Pankreasdrüse).

Albumosen konnten von den meisten Beobachtern nur vorübergehend und in geringer Menge nachgewiesen werden (HAHN und GERET). Am sichersten war ihr Vorhandensein festzustellen, wenn die Preßsaftverdauung durch niedere Temperatur verzögert wurde. Auch KUTSCHER sah Biuretreaktion bei der Chloroformwasserdigestion der Hefe, wobei das Enzym nur allmählich aus den Zellen austritt, 8—14 Tage lang bestehen. Neuerdings gelang es SALKOWSKI (201), im Hefeautolysat auch Spuren von Pepton nachzuweisen. Zugesetzte Albumosen werden von Hefepreßsaft rasch weiter gespalten (peptolysiert), eine Wirkung, die VINES (234) auf ein dem „Erepsin“ der Darmschleimhaut der höheren Tiere entsprechendes (peptolytisches) Enzym bezieht, welches dadurch charakterisiert ist, daß es genuine Eiweißkörper nicht angreift, wohl aber deren primäre hydrolytischen Spaltungsprodukte (Albumosen, Peptone).

VINES (234) benutzte bei seinen Versuchen vorzugsweise ein Präparat von Trockenhefe, die zu Pulver zerrieben und dann mit Wasser extrahiert wurde. Fibrin wurde rasch gelöst, und zwar am besten bei der durch saure Phosphate bedingten natürlichen Azidität der Lösung. Jede Abweichung von diesem Säuregrad, sowohl durch Alkali- wie durch Säurezusatz, wirkte hemmend. Ein rasch hergestelltes Wasserextrakt aus Dauerhefe wirkte nicht fibrinlösend, während ein mit 2 Proz. NaCl bereiteter Auszug gut verdaute. Beide Extrakte wirken aber auf zugesetztes WITTE-Pepton, wie die Tryptophanreaktion erweist, gleich stark ein. Dies ist nach VINES am besten durch die Annahme zu erklären, daß in der Hefe ein in Wasser schwer, in NaCl leicht lösliches „Trypsin“ und ferner ein in Wasser leichter lösliches „Erepsin“ vorhanden ist, von denen das erstere „proteolytisch“, das letztere „peptolytisch“ wirkt.

Es mag dahingestellt bleiben, ob die von VINES beigebrachten Gründe für ausreichend gelten können, um eine derartige Annahme zu rechtfertigen, auf alle Fälle handelt es sich, wenn man die Endotryptase der Hefe als ein einheitliches Enzym auffaßt, um ein solches, welches sich trotz der weitgehenden Uebereinstimmung der Spaltungsprodukte vom Pankreastrypsin wesentlich unterscheidet, indem einerseits

Körper, welche Biuretreaktion geben (Albumosen, Peptone), nur ganz vorübergehend auftreten, während andererseits im Gegensatz zum Trypsin die Endotryptase in ihrer Wirkung durch saure Reaktion entschieden begünstigt, durch alkalische aber gehemmt wird. Neuerdings haben ABDERHALDEN und KOELKER (3) die Wirkung von Hefepreßsaft auf Polypeptide (d-Alanyl-Glycin, d-Alanyl-Glycyl-Glycin und d-Alanyl-Glycyl-Glycyl-Glycin) untersucht. Der Verlauf der Peptolyse wurde mit der von ABDERHALDEN eingeführten optischen Methode verfolgt, indem die in kurzen Zwischenräumen am Polarisationsapparat abgelesene Drehungsänderung anzeigte, wie schnell, wo und an welcher Stelle die Spaltung der Polypeptidkette erfolgte. Es zeigte sich, daß der Hefepreßsaft an allen 3 Peptiden zuerst das Alanin loslöst. Diese Abspaltung erfolgt bei gleichen molekularen Polypeptidmengen und bei gleichen Enzymmengen beim Tripeptid rascher als beim Dipeptid, und beim Tetrapeptid wieder rascher als beim Tripeptid.

SHIGA (226) hat gezeigt, daß das Xanthin, welches, wie oben schon bemerkt wurde, bei der Autolyse des Hefepreßsaftes (aus Nukleinkörpern) entsteht, ständig zunimmt, während das Guanin zersetzt wird, auch wenn es in Substanz zugesetzt wird; Adenin und Hypoxanthin erfahren bald eine Zunahme, bald eine Abnahme. Das Arginin wird nach demselben Beobachter zum Teil durch ein im Preßsaft enthaltenes besonderes Enzym, „Arginase", in Harnstoff und Ornithin (α-d-Diaminovaleriansäure) zerlegt, ein Vorgang, der von KOSSEL und DACKIN auch bei tierischen Organen beobachtet worden ist.

2. Proteasen bei höheren Pilzen.

Auch bei höheren Pilzen ist das Vorkommen proteolytischer Enzyme in weitester Verbreitung nachgewiesen worden, ja man darf sagen, daß wenigstens das Verflüssigungsvermögen für Gelatine bei Hyphenpilzen so verbreitet ist, daß, wie sich WEHMER ausdrückt, eigentlich nur die Ausnahmen von Interesse sind. Der erste, welcher diese Wirkung bei *Penicillium glaucum* beobachtete, war wohl AD. HANSEN (113). Er extrahierte auch bereits das wirksame Enzym mit Glyzerin. In der Folge konstatierte BOURQUELOT (28) die gleiche Tatsache für *Aspergillus niger*. Derselbe Forscher zeigte auch, daß der gleiche Pilz unter Umständen ein lösliches proteolytisches Enzym produziert, welches auch die Fähigkeit besitzt, Fibrin aufzulösen. MALFITANO (153) gewann es aus getrockneten jungen, noch lebenden Pilzdecken nach vorhergehendem Zerreiben durch Extraktion mit Chloroformwasser und Alkoholfällung. Es wirkte am besten bei neutraler Reaktion; saure Reaktion wirkt hemmend, alkalische sehr schädlich. Außer Gelatine greift die Protease auch Kaseïn, sowie nicht koaguliertes Albumin an.

Eine vergleichende Prüfung mit Strichkulturen durch WEHMER (239) ergab, daß *Aspergillus glaucus, A. fumigatus* und *varians* sehr träge und erst nach Wochen meßbar 10-proz. Würzegelatine bei 15° C verflüssigten, während *A. niger, oryzae, candidus, minimus, novus, Ostianus*, sowie *Penicillium glaucum italicum* und *olivaceum* binnen 10 Tagen bereits etwa die Hälfte der Gelatine abschmolzen. Durch ein sehr träges Gelatineverflüssigungsvermögen zeichnen sich im allgemeinen die *Mucor*-Arten aus. Eine Ausnahme macht nach WEHMER nur *M. pyriformis*, der eine 10-proz. Würzegelatine in wenigen Tagen verflüssigt, während *M. Rouxii, javanicus, mucedo* und *racemosus*, *Rhizopus oryzae* erst nach Wochen langsam zu verflüssigen beginnen. Neuerdings hat eine *Aspergillus*-Art (*A. Okazakii*) die Aufmerksamkeit durch seine peptonisierenden Eigenschaften erregt.

Die Bildung einer Protease durch *Monilia sitophila* macht sich nach WENT (243) sofort bemerkbar, wenn Kulturen auf Nährgelatine angelegt werden, die dann sowohl bei freiem Zutritt von O wie auch bei Absperrung desselben sich rasch verflüssigt. WENT lieferte den Nachweis, daß bei Kultur von *Monilia* auf 5-proz. Peptonlösung nicht nur die nach 10 Tagen abfiltrierte Flüssigkeit, sondern auch ein Wasserextrakt der am Filter zurückgebliebenen und mit Kieselgur zerriebenen Pilzmasse 10-proz. Gelatine löste. Doch war letzterenfalls eine sehr viel längere Zeit erforderlich, was darauf hinweist, daß in der Kulturflüssigkeit mehr Enzym vorhanden war als in dem Auszug der Pilzmasse. Nach WENT ist die Enzymmenge der Flüssigkeit etwa 120mal größer als die, welche sich im Innern der Zellen des Pilzes vorfindet. Die Verflüssigung der Gelatine erfolgte sowohl bei schwach saurer wie auch bei alkalischer oder neutraler Reaktion.

Nach SCHAEFFER peptonisieren *Aspergillus niger, fumigatus, glaucus, Wentii, oryzae, Penicillium glaucum, luteum, italicum, rubrum*, geronnenes Hühnereiweiß und Fibrin.

ABDERHALDEN hat die Fähigkeit von Pilzen Polypeptide zu spalten neuerdings untersucht. Er hat höchst interessante Studien über die Spezifität der peptolytischen Fermente bei verschiedenen Pilzen veröffentlicht, die an die bekannten Untersuchungen von EMIL FISCHER über die Hefeenzyme anknüpfen. Es ließ sich, wie bei den Zuckerarten, auch bei den Polypeptiden ein unverkennbarer Einfluß der Konfiguration auf deren Angreifbarkeit feststellen.

Für die peptolytischen Fermente tierischer Organismen ist es bekannt, daß sie nur Polypeptide angreifen, welche die in der Natur vorkommenden Aminosäuren enthalten. „Sehr deutlich kommt dieses Verhalten bei Anwendung von racemischen Polypeptiden zum Ausdruck. Diejenige Kombination, welche die in der Natur nicht vorkommenden optisch aktiven Aminosäuren enthält, wird nicht gespalten. Dieses Verhalten zeigen nicht nur die peptolytischen Fermente des Pankreas- und Darmsaftes, sondern auch die aus Organen gewonnenen, polypeptid-spaltenden (Endo-)Enzyme. Auch bei niederen Organismen — Avertebraten — konnten bis jetzt nur proteolytische Fermente aufgefunden werden, die gleichfalls eine deutliche Abhängigkeit von der Konfiguration ergeben. Schließlich ergaben Versuche mit keimenden Pflanzensamen, daß auch diese während der Keimung Fermente enthalten, welche racemische Polypeptide asymmetrisch spalten."

ABDERHALDEN und PRINGSHEIM (4) haben diese Versuche auf Pilze ausgedehnt und verwendeten den Preßsaft von *Allescheria Gayoni, Rhizopus tonkinensis, Aspergillus Wentii* und *Mucor mucedo*. Es ergab sich, daß zugesetzte Dipeptide (Glycyl-dl-Alanin, dl-Alanyl-Glycin, Glycyl-l-Tyrosin) zwar deutlich gespalten wurden, daß dagegen die zu erwartenden Spaltungsprodukte (d-Alanin und Glycyl-d-Alanin) keine Drehung zeigten. Es ließen sich nachweisen: Glykokoll und inaktives Alanin. Die Spaltung war demnach offenbar nicht asymmetrisch erfolgt. Dies erweckte die Vermutung, daß bei Pilzen peptolytische Fermente vorkommen, welche nicht nur Kombinationen von in der Natur vorkommenden Aminosäuren, sondern auch von deren Antipoden spalten. Daß manche Pilze und Hefen nicht nur d-Alanin, sondern auch das in der Natur nicht vorkommende l-Alanin angreifen, wurde schon früher erwähnt. Versuche, bei welchen den Preßsäften der genannten Pilze einmal dl-Leucyl-Glycin und ferner l-Leucyl-d-Leucin zugesetzt wurde, ergaben, daß das letzte Dipeptid von *Allescheria, Rhizopus*, und *Aspergillus* gespalten wurde, während Preßsaft aus *Mucor mucedo* dasselbe nicht angriff. Es enthalten demnach verschiedene Pilze verschiedenartige peptolytische Fermente.

In weitester Verbreitung scheinen sehr kräftig wirkende proteolytische Enzyme auch bei Hutpilzen vorzukommen.

So konnte Hjort (118) unter Anwendung der zuerst von v. Wittich beschriebenen und später von Neumeister modifizierten Absorptionsmethode mittels frischen Fibrins in Extrakten von *Agaricus ostreatus*, welche nach Zerreiben der Pilze mit Sand hergestellt waren, ein bei neutraler Reaktion am stärksten auf Fibrin wirkendes Enzym nachweisen. Neben Albumosen und echten Peptonen fanden sich in der Verdauungsflüssigkeit Leucin, Tyrosin und Tryptophan. Alkalische Reaktion hinderte die Spaltung vollkommen, bei saurer Reaktion (0,5-proz. Oxalsäure) erfolgte sie nur sehr schwach. Dagegen wirkte der von vornherein sauer reagierende Auszug von *Polyporus sulphureus* nur bei saurer Reaktion. Sowohl HCl (0,2 Proz.), wie Oxalsäure (0,25 Proz.) vermittelten die Einwirkung. Zu einer tieferen Eiweißspaltung kam es anscheinend nicht, da sich nur Albumosen und Pepton nachweisen ließen. Weitere Angaben über derartige Pilzenzyme liegen vor von Bourquelot und Herissey (30), Kohnstamm, sowie von Fermi und Buscaglioni (84), welche auch bei Flechten positive Ergebnisse erzielten.

Delezenne und Mouton (59) fanden neuerdings in Hutpilzen eine Protease, welche durchaus dem Erepsin Cohnheims zu entsprechen scheint, indem sie nur Albumosen, nicht aber Eiweißkörper als solche hydrolytisch zu spalten vermag. Nach Vines (235), der auch für Hefezellen ein „Erepsin“ annahm, wovon bereits die Rede war, sollen auch bei Hutpilzen 2 verschiedene Proteasen vorkommen, eine, welche Fibrin „peptonisiert“, d. h. Albumosen und Peptone bildet, und eine zweite (Erepsin), welche Albumosen in nicht eiweißartige Körper (Aminosäuren) spaltet. Jene ist leicht in NaCl-Lösung, kaum in Wasser, diese auch in Wasser löslich. Beide entfalten ihre höchste Wirksamkeit bei der natürlichen Azidität des Preßsaftes der Pilze. Ganz neuerdings haben Abderhalden und Rilliet (5) die Wirkung des Preßsaftes von *Psalliota campestris* (Champignon) auf einige Polypeptide geprüft. Es wurden mehrere Kilo Champignon mit Quarzsand verrieben und nach Zusatz von Kieselgur unter der hydraulischen Presse ausgepreßt. Der Saft war dunkel gefärbt und wurde beim Stehen dunkelbraun bis schwarz. Es ließen sich in demselben Aminosäuren in allerdings nur geringer Menge nachweisen (Glykokoll, Leucin, Glutaminsäure und außerdem auch Pyrrolidinkarbonsäure), so daß Versuche über die Spaltung zugesetzter Polypeptide ohne weiteres ausführbar waren. Es ergab sich, daß der Preßsaft dl-Alanyl-Glycin, dl-Leucyl-Glycin und Diglycyl-Glycin zu spalten vermag, dagegen ließen sich bei Anwendung von (Gycyl-l-Tyrosin) keine Spaltungsprodukte nachweisen, und ebensowenig gelang die Isolierung von Glycyl-l-Tyrosin selbst; offenbar war es durch ein tyrosinaseähnliches Enzym zerstört worden.

3. NH_3-Bildung durch Pilze.

Höchst bemerkenswert ist der Umstand, daß viele Schimmelpilze eine sehr tiefgreifende Spaltung des Eiweißmoleküls bewirken, wobei es zu reichlicher Entwicklung von NH_3 kommt. Schon Naegeli war die Tatsache bekannt, daß Schimmelpilze aus Proteinsubstanzen NH_3 abspalten, und Wehmer beobachtete später bei Zuchten von *Asperg. niger* eine durch die NH_3-Bildung hervorgerufene regulatorische Ansammlung von oxalsaurem Ammon. Schon de Bary und Ad. Hansen (113) haben das Auftreten von Oxalsäure als Durchgangsprodukt des abbauenden Stoffwechsels bei Schimmelpilzen beobachtet, und Wehmer zeigte, daß ihre Ansammlung wesentlich durch das Vorhandensein von Basen reguliert wird, ob diese nun als Produkte des

Stoffwechsels gebildet (wie bei der NH_3-Abspaltung auf Peptonnährlösung) oder, wie bei Darreichung von Alkalinitraten, in geringerem Maße verbraucht werden als die Säure, oder endlich absichtlich zugesetzt werden (als KOH, NaOH oder Kalksalze). Sorgt man umgekehrt dafür, daß nicht Basen, sondern Säuren durch den Stoffwechsel verfügbar werden, so unterbleibt jede Ansammlung von Oxalsäure, wie z. B. bei Zufuhr von Ammonsulfat, Ammonchlorid als N-Quelle.

WENT (243) stellte fest, daß bei Kulturen von *Monilia sitophila* auf in Wasser fein verteiltem koagulierten Eiereiweiß neben der Bildung von Körpern, welche rote Biuretreaktion geben (Albumosen), eine reichliche Entwicklung von NH_3 stattfindet. NH_3-Abspaltung beobachtete auch STOLL bei Gelatinekulturen von *Penicillium brevicaule*; ferner konnte SHIBATA (225) eine der Urease ähnliches NH_3-abspaltendes Enzym oder eine Gruppe solcher (Desamidasen) in *Aspergillus niger* nachweisen. Das **tote** zerriebene Mycel bildete aus Harnstoff, Biuret und gewissen Säureamiden (Acetamid, Oxamid) freies NH_3. Nicht angegriffen wurden Urethan, Guanidin, Allantoin, Harnsäure, kaum merklich Benzamid und Asparagin. Hippursäure wurde in Glykokoll und Benzoësäure gespalten.

Eingehende Untersuchungen über die Umwandlung von „Peptonen" (WITTE-Pepton = Albumosengemisch) durch Schimmelpilze (*Asperg. niger*, *Penic. glaucum*, *Mucor racemosus*, *Mucedo* und *stolonifer*) verdanken wir W. BUTKEWITSCH (45).

Er verwendete zur Kultur eine Lösung 4-proz. Peptons, die außerdem KH_2PO_4, $MgSO_4$, Fe_2Cl_6 und $ZnSO_4$ enthielt. Von diesen Salzen wurde folgende Mischung bereitet: 100 ccm 10-proz. Lösung von KH_2PO_4, 50 ccm 10-proz. Lösung von $MgSO_4$ und je 5 ccm 10-proz. Lösung von Fe_2Cl_6 und $ZnSO_4$. Von dieser Mischung wurden auf 100 ccm der für die Kultur bestimmten Nährlösung 2 ccm genommen und außerdem mit etwas H_3PO_4 angesäuert. Zucker (Rohrzucker) wurde gewöhnlich so viel zugesetzt, daß der Gehalt in der Flüssigkeit meist 0,2 Proz. nicht überstieg.

Es zeigte sich, daß die einzelnen Pilzspecies sich sehr verschieden verhielten. „Während in den Kulturen von *Aspergillus niger* der NH_3-Stickstoff die Hauptmasse des Gesamt-N der Peptonzersetzungsprodukte darstellte, erzeugten *Penicillium glaucum* und *Mucor racemosus* unter den gleichen Bedingungen nur relativ geringe Quantitäten von NH_3, den weit bedeutenderen Teil der Produkte bildeten andere N-haltige Substanzen, unter denen die Anwesenheit von Tyrosin und Leucin nachgewiesen wurde." Dieselben Aminosäuren waren auch in den mit Fibrin gezogenen Kulturen zu konstatieren. Schon MALFITANO (153) hatte aus einem Wasserextrakt des Mycels von *Aspergillus niger* (auf RAULINscher Nährlösung) durch Alkoholfällung ein Enzympräparat erhalten, dessen Wirkung auf Gelatine und auf die Eiweißstoffe des Blutserums von der Bildung durch Phosphorwolframsäure nicht fällbarer Produkte begleitet wurde, und fand auch, daß bei Einwirkung desselben Präparates auf Kaseïn das anfangs sich bildende Pepton (Albumosen) aus der Flüssigkeit verschwand, so daß sie die Fähigkeit, Biuretreaktion zu geben, verlor. Die Untersuchungen von BUTKEWITSCH lassen keinen Zweifel darüber, daß die genannten Schimmelpilze ein proteolytisches Enzym erzeugen, welches ähnlich dem tierischen Trypsin Eiweißstoffe bis auf Aminosäuren spaltet. In den auf „Pepton" gezogenen Kulturen ist dieses Enzym nicht nur in den Mycelien der Pilze enthalten, sondern es wird von denselben auch in die Flüssigkeit, auf welcher sie sich entwickeln, abgeschieden, so daß die Spaltung der Eiweißstoffe unter Bildung von Aminosäuren, mindestens zum Teil extracellular, in der Kulturflüssigkeit vor sich geht. Soweit dies der Fall ist, kann natürlich aus dem Abbau von Proteïnen nicht unmittelbar Betriebsenergie

für die Pilze sich ergeben. Aber auch in dem Falle, wenn die hydrolytische Spaltung im Plasma der Zellen erfolgt, wird beim Abbau der Eiweißstoffe bis zu Aminosäuren dem Betriebsstoffwechsel nur wenig gedient, da der Energiegehalt der Spaltungsprodukte nur in geringem Maße von dem des Ausgangsmaterials verschieden ist.

Wesentlich bedeutungsvoller in energetischer Beziehung ist der weitere Abbau der Aminosäuren, wobei zunächst die Desamidierung in Betracht kommt. Es wird dabei unter Wasseraufnahme NH_3 abgespalten, wodurch die entsprechenden Fettsäuren entstehen. Solche Vorgänge sind nun in der Tat nachgewiesen. „Der Umstand, daß in den *Aspergillus*-Kulturen auf Pepton nur geringe Mengen von Amidosäuren sich anhäufen, obgleich sowohl im Mycel wie auch in der Flüssigkeit das tryptische Enzym zugegen ist, erklärt sich nach Butkewitsch dadurch, daß die entstehenden Aminosäuren eine rapide weitere Umwandlung erleiden, wobei ihr N sich in der Gestalt von NH_3 abspaltet.“ Diese Umwandlung läßt sich direkt nachweisen, wenn *Aspergillus* auf Lösungen der genannten Aminosäuren (Leucin, Tyrosin oder Asparagin) kultiviert wird. Sowohl in Abwesenheit wie in Anwesenheit von Pepton zerfallen dann diese Verbindungen leicht unter Bildung von NH_3, wobei im Asparagin nicht nur der Amid-N, sondern auch der Aminostickstoff sich abspaltet.

Das starke Zurücktreten der NH_3-Entwicklung bei *Penicillium* und *Mucor* beruht nicht etwa darauf, daß der Gang der Proteïnspaltung hier ein prinzipiell anderer wäre als bei *Aspergillus*, sondern ist lediglich in dem Umstande begründet, daß der letztgenannte Schimmelpilz, wie schon Wehmer betonte, die Fähigkeit besitzt, Oxalsäure zu bilden und daher der Nährflüssigkeit die saure Reaktion zu bewahren. „Diese Fähigkeit kommt den anderen genannten Arten nicht in gleichem Maße zu; diese würden sich somit durch Abspaltung größerer Mengen von NH_3 das Grab graben und lassen es darum im wesentlichen bei der Spaltung zu Aminosäuren bewenden.“ (Benecke.) Man kann ein ähnliches Verhalten auch bei *Aspergillus* künstlich herbeiführen, wenn man durch Zusatz von $CaCO_3$ die Oxalsäureansammlung unmöglich macht, so daß die Kulturflüssigkeit allmählich alkalische Reaktion annimmt. Die NH_3-Bildung wird dann verzögert, und es sammeln sich dafür beträchtliche Mengen von Aminosäuren (Leucin und Tyrosin) an. „Umgekehrt kann man bei den anderen Pilzen (*Penicillium* und *Mucor*) die NH_3-Bildung steigern, wenn man durch genügende Zugabe von (H_3PO_4) für Neutralisierung des entstehenden NH_3 sorgt.“

Ganz neuerdings hat Effront (71a) den Nachweis geliefert, daß auch eine Aufschwemmung von lebender Hefe aus Aminosäuren Ammoniak abspaltet, welches durch Destillation mit Magnesia usta in Säure aufgefangen und gemessen werden kann. Aus Asparagin wurde fast das ganze Aequivalent des Amino- und Amidstickstoffes als NH_3 gewonnen, und ebenso gelang die Spaltung der Asparaginsäure, Glutaminsäure und des Leucins. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß diese Spaltung enzymatischer Natur ist und durch besondere „Desamidasen“ bewirkt wird, deren Wirkung jedoch bei der Behandlung der Hefe mit Aceton und Aether, d. h. bei der Darstellung der Acetondauerpräparate fast völlig verloren geht (H. Pringsheim, 183) und auch im Preßsaft sich nicht mehr findet.

Wie schon früher erwähnt wurde, kann der desamidierte Rest der Aminosäuren von den Hefezellen durch CO_2-Abspaltung noch weiter in die entsprechenden Alkohole übergeführt werden (Fuselölbildung). Auch dieser Vorgang wird nach Pringsheim durch

ein Enzym vermittelt, „dessen Wirkung aber an die Zuckervergärung gebunden ist und das seine Kraft durch die Abtötung mittels Aceton und Aether verliert". Es sind die besprochenen Beobachtungen über fermentative Desamidierung von Aminosäuren von um so größerem Interesse, als analoge Erscheinungen auch an Keimlingen höherer Pflanzen sowie bei verschiedenen tierischen Geweben konstatiert worden sind. So hat LANG (1904) die Desamidierung von Glykokoll, Leucin, Tyrosin, Cystin, Glukosamin, Asparagin. Glutamin, Acetamid, Harnstoff und Harnsäure (also die Abspaltung des Amid- wie auch des Aminostickstoffes) durch zerriebene tierische Organe nachgewiesen, und BUTKEWITSCH fand bei Hungerversuchen mit ca. 7-wöchentlichen Keimlingen eine beträchtliche Anhäufung von NH_3 (13,29 Proz. des Gesamt-N), welches ohne Zweifel den primären Spaltungsprodukten des Eiweißes entstammt. Eine autolytische NH_3-Abspaltung in Pflanzen wurde 1907 von CUSTORO (48) und von ZALESKY (252) nachgewiesen. A. KIESEL (131) untersuchte ganz neuerdings die Autolyse im Preßsaft 24-tägiger, bei schwachem Licht aufgezogener Keimpflanzen von *Vicia Faba* (unter Chloroform- und Toluolzusatz) und fand im Gegensatz zu den Befunden bei Pilzen regelmäßig starke NH_3 - Entwicklung, die höchstwahrscheinlich auf eine Desamidierung von Aminosäuren zu beziehen ist.

Es muß aber, wie PRINGSHEIM bemerkt, ausdrücklich darauf hingewiesen werden, „daß beim Eiweißaufbau eine Rekonstruktion der Aminosäurerestgruppen, vom Ammoniak ausgehend, keine absolute Bedingung ist, sondern daß man auch an die gelegentliche Einverleibung der Aminosäurerestgruppe der in der Nährlösung gebotenen Aminosäuren und an eine Verkettung dieser Gruppen zu Polypeptidketten denken kann".

Bei Einwirkung des nach dem BUCHNERschen Verfahren gewonnenen Preßsaftes von *Allescheria Gayonii* auf Aminosäurelösungen konnte H. PRINGSHEIM (183) eine Abspaltung von NH_3 nicht nachweisen.

Daß durch Preßsäfte aus Pilzen und verschiedenen Geweben keine Desamidierung von Aminosäuren stattfindet, ergibt sich aus den zahlreichen Arbeiten von ABDERHALDEN über die Polypeptidspaltung, in denen die abgespaltenen Aminosäuren zurückgewonnen, also nicht desamidiert wurden.

4. Kasease und Nuklease.

Man fand weiterhin, daß Schimmelpilze, auf Milch kultiviert, das Kaseïn anfänglich koagulieren und die geronnene Substanz dann wieder auflösen, indem sie ein Enzym ausscheiden, dem DUCLAUX den Namen „Kasease" beilegte. Milchgerinnung nach 2—10 Tagen bewirken nach SCHÄFFER *Aspergillus niger*, *fumigatus, glaucus, Wentii, oryzae*, *Penicillium glaucum, luteum*, *italicum*, *rubrum*. Desgleichen peptonisieren diese Pilze auch geronnenes Hühnereiweiß und Fibrin.

WENT (243) konstatierte die gleiche Erscheinung auch bei *Monilia sitophila* und zeigte, daß die Kaseinfällung durch ein abgeschiedenes Labenzym bewirkt wird (nicht etwa durch Säurebildung seitens des Pilzes).

Spaltung von Nukleïnkörpern ist sowohl bei der Keimung höherer Pflanzen, wie auch bei der Autodigestion von Hefe beobachtet

worden, und auch von einer ganzen Anzahl von Bakterien ist es bekannt, daß sie Nukleïnsäure zersetzen. In keinem dieser Fälle konnten aber bisher mit Sicherheit besondere Enzyme („Nukleasen") als Ursache der Spaltung nachgewiesen werden, und man hat meist stillschweigend angenommen, daß die proteolytischen Enzyme auch die Nukleïnzersetzung verursachen. Es ist daher eine Untersuchung von Leonid Iwanoff (125) um so beachtenswerter, aus der hervorzugehen scheint, daß bei Schimmelpilzen tatsächlich besondere Nukleasen vorkommen. Die Nährlösung enthielt außer Nukleïnsäure (das gelatinierende a-nukleïnsaure Natron nach Neumann, 169), $MgSO_4$ und KCl noch Zucker als C-Quelle, da die Nukleïnsäure den Pilzen zwar N, nicht aber C zu liefern vermag. Sowohl *Aspergillus niger* wie *Penicillium glaucum* bewirkten eine tiefgehende Spaltung, wobei die ganze Menge der in der Nukleïnsäure gebundenen H_3PO_4 frei wurde und außerdem Xanthinkörper nachweisbar waren. Aus den getrockneten und mit Kieselgur verriebenen Mycelmassen ließ sich durch Wasser eine wirksame Substanz extrahieren, und ebenso zeigte sich auch die von dem auf der oben erwähnten Nährlösung gewachsenen Mycel abfiltrierte Flüssigkeit wirksam. Das betreffende Enzym scheint mit dem proteolytischen Enzym der genannten Schimmelpilze nicht identisch zu sein.

E. Abhängigkeit der Enzymbildung von der Nahrung.

Wenn man auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten darf, daß die Assimilation organischer Nährstoffe bei pflanzlichen Organismen wesentlich durch Enzyme vermittelt wird, so darf ein Umstand nicht unbemerkt bleiben, dessen Bedeutung in der Pflanzenphysiologie viel früher erkannt und gewürdigt wurde als in der Physiologie der Tiere, nämlich die Abhängigkeit der Enzymbildung von der Beschaffenheit der dargebotenen Nahrung. Durch Pawlows grundlegende Untersuchungen über die Absonderung der Verdaungssäfte bei höheren Tieren ist die Aufmerksamkeit unter anderem auch auf die Tatsache gelenkt worden, daß der Enzymgehalt ganz wesentlich von der Zusammensetzung der Nahrung abhängig ist. Seine Untersuchungen finden eine erwünschte Ergänzung in Beobachtungen Pfeffers und einer ganzen Anzahl anderer Autoren über die regulatorische Bildung von Enzymen bei niederen pflanzlichen Organismen. Gerade hier sind für die Untersuchungen die günstigsten Bedingungen gegeben, während bei den höheren Pflanzen und besonders bei Tieren geeignete Versuchsbedingungen viel schwerer herzustellen sind.

In bezug auf Bakterien hat schon Wortmann (249) beobachtet, daß eine Verzuckerung von Stärke nur dann eintrat, wenn den Bakterien außer derselben keine andere verwertbare C-Quelle zur Verfügung stand und zugleich der Zutritt der Luft nicht verhindert war. Da Wortmann ein Bakterien-Gemisch verwendete, welches aus faulenden Erbseninfusionen stammte, so erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei wechselnden Ernährungsbedingungen jedesmal eine andere Bakterienart die Oberhand gewann.

So kam denn auch Krabbe (139) in der Folge zu einem ganz entgegengesetzten Resultat, indem er angab, daß „nach seinen Erfahrungen die Wirkung der Bakterien auf intakte Stärkekörner bei An-

wesenheit von Eiweißsubstanzen, also unter günstigsten Ernährungsbedingungen eine intensivere ist als dann, wenn sie sich im Hungerzustande befinden".

Auch von anderen Autoren liegen Angaben vor, welche mit WORTMANNS Auffassung nicht oder wenigstens nicht ganz übereinstimmen. „FERMI (83) züchtete eine Reihe von Bakterienarten in Blutserum, desinfizierte dann diese Kulturen mit Thymolwasser und prüfte mit Stärkekleister auf amylolytische Enzyme. Diese Versuche ergaben, daß die Käsespirillen, der *Vibrio Finkler Prior* und *Vibrio cholerae* auch bei der Zucht in Blutserum Amylase bilden, während unter gleichen Bedingungen vom *Bac. prodigiosus* und *pyocyaneus* dieses Enzym nicht produziert wird. Alle von FERMI untersuchten Mikroben (auch *Streptothrix*-Arten) konnten Amylase nur in eiweißhaltigen Nährsubstraten erzeugen. GOTTHEIL (95) wies bei verschiedenen Bodenbakterien starke Amylasebildung nach in Nährlösungen, welche keine Stärke, wohl aber andere sehr gute C-Quellen enthielten (Pepton, Fleischextrakt, Rohrzucker, Galaktose, Glyzerin, Asparagin).

Für *Aspergillus oryzae* lieferte BÜSGEN (43) den Nachweis, daß der Pilz auch unter Bedingungen Amylase bildet, wo dies gar nicht nötig scheint, wie z. B. auf Bouillon, sowie einer 5-proz. Lösung von Traubenzucker in Fleischextrakt.

Während es nach diesen Befunden scheint, daß die Produktion amylolytischer Enzyme seitens der Pilze nicht an die Anwesenheit bestimmter Stoffe in dem Nährsubstrat geknüpft ist, haben spätere Untersuchungen von PFEFFER und seinen Schülern den Standpunkt wesentlich verändert und dennoch, wenigstens für bestimmte Fälle, eine regulatorische Enzymbildung wahrscheinlich gemacht.

Nachdem schon AD. HANSEN (113) gezeigt hatte, daß *Penicillium* auf Zuckergelatine zwar ein gelatinelösendes (proteolytisches), aber kein amylolytisches Enzym ausscheidet, und im Anschluß daran die allgemeine Frage aufgeworfen hatte, inwieweit wohl durch die Beschaffenheit des Nährbodens die Bildung von Enzymen geregelt wird, lieferte PFEFFER (179a) direkt den Nachweis, daß die Bildung von diastatischem Enzym seitens gewisser Pilze (*Aspergillus niger, Penicillium glaucum, Bac. megatherium* ganz wesentlich abhängt von den Ernährungsbedingungen, unter welchen dieselben wachsen, wie dies schon WORTMANN (l. c.) bei Bakterien beobachtet hat.

Die Pilze wurden in Reinkultur in flüssigem Nährboden kultiviert, in dem ihnen viel oder wenig Zucker oder an Stelle dieses eine andere C-Verbindung als Nahrung zur Verfügung stand. Zunächst wurde Rohrzucker angewandt, der ebenso wirkt wie Glykose. Als Reagens auf Diastase diente ihre Wirkung auf Stärke, die zumeist in der Form der LINDNERschen löslichen Stärke in Anwendung kam. Mit Hilfe der Jodreaktion wurde verfolgt, ob und in welcher Zeit gleiche Mengen der zugeführten Stärke zum Verschwinden kamen. Es zeigte sich, daß eine Zunahme des Zuckergehaltes immer eine Herabsetzung der Diastasebildung zur Folge hatte, daß aber die genannten Versuchsobjekte graduell verschieden wirken. Von *Penicillium glaucum* wird Diastase überhaupt nicht gebildet, wenn der Pilz auf einer 15- oder 10-proz. Lösung von Rohrzucker kultiviert wird, und schon bei einem Gehalt von 1,5 Proz. wurde die Stärke nicht merklich angegriffen. *Aspergillus niger* dagegen erzeugt noch Diastase bei 30 Proz. Rohrzucker, wiewohl in etwas geringerem Grade.

Wurde den Pilzen statt einer Zuckerart eine andere C-Verbindung dargeboten, so wurde eine irgend auffällige Beeinflussung der Diastasebildung nicht beobachtet. Die in den Versuchen mit Zucker erhaltenen Ergebnisse werden tatsächlich durch eine verminderte Produktion, nicht etwa durch eine Hemmung der Sekretion der Diastase erzielt. Dies wurde durch einen direkten Versuch bewiesen, welcher zeigte, daß *Penicillium*, wenn es auf einer 2-proz. Zuckerlösung wächst, keine Diastase enthält.

Zugleich geht aus den Versuchen hervor, daß nicht schlechthin jede ausreichende Befriedigung des Nahrungsbedürfnisses die Herabsetzung der Diastasebildung bedingt. Denn letztere geht in *Penicillium* aufs beste vor sich, wenn der Pilz auf 3-proz. Chinasäure wächst, wo er üppig gedeiht, und sie steht ebenso nicht still bei Verwendung einer 10-proz. Lösung von Chinasäure, auf der er nur kümmerlich fortkommt.

Die regulierende Wirkung hängt also in erster Linie von der chemischen Beschaffenheit des influierenden Körpers ab. Beachtenswert ist dabei, daß gerade Zuckerarten, die bei der hydrolytischen Spaltung der Stärke durch Diastase entstehen, eine energischere, ja vielleicht die intensivste Wirkung haben.

Daß auch durch eine dauernde Fortführung oder Beschlagnahme der Diastase eine Vermehrung der Gesamtproduktion herbeigeführt wird, lehrten Versuche mit *Aspergillus niger*, in denen Lösungen mit einem Zusatz von 0,5 Proz. Tannin zur Verwendung kamen; letzteres hemmt die Entwicklung des Pilzes nicht, beschlagnahmt aber dauernd die ausgeschiedene Diastase.

Zu im wesentlichen gleichartigen Ergebnissen gelangte unter PFEFFERS Leitung auch J. KATZ (127), welcher Pilze (*Bac. subtilis, Bac. megatherium, Penicillium glaucum, Aspergillus niger*) auf Nährlösungen mit löslicher Stärke kultivierte und prüfte, nach welcher Zeit die Flüssigkeit keine Bläuung mit Jod mehr ergab. Daraus wurde dann auf die Quantität der gebildeten Diastase geschlossen.

Es ergab sich, daß die Verflüssigung der Stärke durch *Penicillium* schneller erfolgt, wenn nur Stärke als C-Quelle gegeben wird, als wenn verschiedene andere Nährsubstanzen vorhanden sind: Rohrzucker und Traubenzucker in 1,5 oder 2 Proz. scheinen den Prozeß ganz zu sistieren, mit 3 Proz. Maltose oder 4 Proz. Glyzerin wurde er etwa 3-fach verlangsamt, durch 3 Proz. Milchzucker, 2 Proz. Ka-Tartrat und 3 Proz. Chinasäure etwa 2-fach. Peptonzusatz zur Nährlösung beschleunigte den Stärkeverflüssigungsprozeß sehr ansehnlich. Bei Versuchen mit *Aspergillus* ließ sich eine Hemmung der Stärkeverflüssigung nur dann beobachten, wenn sehr starke Zuckerlösungen in Anwendung kamen; auch konnte KATZ die schon früher gemachte Beobachtung bestätigen, daß *Aspergillus niger* auch auf ganz stärkefreien Nährböden Diastase bildet. *Bac. subtilis* tat dies nur bei Anwesenheit von Pepton, während *B. megatherium*, ähnlich wie *Penicillium* und *Aspergillus*, auch ohne Eiweißzufuhr diastatische Enzyme hervorbringt. Bei *Bac. megatherium* wirkt Zuckerzusatz, zumal Maltose, hemmend, während bei *Penicillium* Milchzucker in dieser Beziehung wirksamer war. Peptonzusatz steigerte die Diastasebildung nicht in gleichem Maße wie bei *Aspergillus* und *Penicillium*; für *Bac. prodigiosus* konnte schon FERMI zeigen, daß er als typischer Kleisterbewohner, in Blutserum gezüchtet, keine Amylase bildet.

Katz zieht aus seinen Versuchen den Schluß, „daß eine Hemmung der Diastasebildung dann eintritt, wenn solche Stoffe, die durch die Diastase gebildet werden, bereits vorhanden sind, und daß andere Stoffe, auch wenn sie gute Nährstoffe sind, keine Hemmung der Diastasebildung zustande bringen.

Von Versuchen an höheren Pflanzen, welche zur Stütze dieser Auffassung geltend gemacht werden können, sind eigentlich nur einige Experimente an Gerstenkeimlingen von Brown und Morris (36) zu erwähnen, aus denen sich für die Malzdiastase eine ähnliche regulatorische Bildung zu ergeben scheint, wie sie nach Pfeffer für die Pilzdiastase besteht. Die genannten Forscher stellten fest, daß das Epithelium des Scutellums Diastase abscheidet sowohl bei Anwesenheit wie bei Abwesenheit von Stärke in gleich großer Menge, daß dagegen die Verzuckerung der Stärke der Endospermzellen fast ganz sistiert wird, wenn die jungen Keimlinge irgendein leicht assimilierbares Kohlehydrat aufnehmen können. Gerstenkeimlinge, von denen das Endosperm abpräpariert war, bildeten wenig oder keine Diastase, wenn ihnen Zuckerlösung als C-Quelle zur Verfügung stand. Grüss (102) schließt sich dieser Meinung teilweise an, indem er glaubt, daß Mangel an löslichen Kohlehydraten die Absonderung der Diastase anregt, während es dagegen noch fraglich sei, ob die Anwesenheit derselben diese Tätigkeit zum Stillstand bringe. Dies scheint jedoch aus den Versuchen Pfeffers zu folgen, welche ergaben, daß die Entleerung isolierter Endosperme ganz wesentlich von der raschen Abfuhr des gebildeten Zuckers abhängig ist.

Nicht in gleicher Weise ließ sich bisher bei Bakterien und höheren Pilzen eine regulatorische Bildung von Invertase nachweisen. Fermi und Montesani (85) züchteten verschiedene Bakterienarten in Peptonbouillon ohne Rohrzucker, aber mit hohem Glyzeringehalt und vermischten dann die Kulturen zu gleichen Teilen mit 10-proz. Rohrzuckerlösung und einer 2-proz. Karbolsäurelösung. Nach einiger Zeit wurde mit der Reaktion von Nylander und Rubner-Penzoldt auf reduzierenden Zucker untersucht. Sämtliche geprüfte Bakterienarten (u. a. *Bac. megatherium, kiliensis, fluorescens liquefaciens*, *Proteus vulgaris*) produzierten ungehindert Invertase, trotz Abwesenheit von Rohrzucker in den Kulturen. Wurde aber jeder Zusatz von Glyzerin oder Kohlehydrat vermieden, dann erzeugte nur mehr *Bac. megatherium* Invertase, und auch dies geschah nicht immer. „In peptonisierter, kein Glyzerin enthaltender oder in traubenzuckerhaltiger Bouillon fällt die Produktion von Invertase beim Bacillus des Kieler Hafens und *Bac. fluorescens liquefaciens* aus und ist unbeständig bei *Megatherium* und weißer Hefe“. Die Enzymproduktion erwies sich im allgemeinen als unabhängig von dem Vorhandensein von Eiweißkörpern, denn auch auf eiweißfreien Substraten trat Invertasebildung ein, wenn Rohrzucker oder Glyzerin als C-Quelle zur Verfügung stand. Als mineralische Nährlösung verwendeten die genannten Autoren eine solche, welche in 100 ccm Aq. destill. 0,5 g weinsaures Ammon, 0,5 g K-Phosphat, 0,5 g $MgSO_4$, 0,05 g Ca-Phosphat, 5 g Rohrzucker oder Glyzerin enthielt. Für verschiedene Hefearten stellte Fernbach (87) fest, daß die Zuckerart, welche geboten wird, wenn überhaupt, nur in

sehr geringem Maße die Bildung von Invertase beeinflußt, wogegen die N-haltige Nahrung sehr in Betracht kommt. Während z. B. in einem Extrakt von Grünmalz oder Hefezellen Invertase gebildet wird, war die Menge dieses Enzyms sehr unbedeutend, wenn als N-Quelle Trockenmalzextrakt geboten wurde; wenn aber 2 Proz. Pepton zugesetzt wurden, konnte eine sehr energische Enzymbildung konstatiert werden.

Nach Duclaux bildet *Aspergillus niger*, der etwa 14 verschiedene Enzyme zu erzeugen vermag, auf einer Lösung, welche Calciumlaktat, ein Ammoniumsalz und die üblichen anorganischen Nährsalze enthält, zwar Amylase, aber keine Invertase. Umgekehrt wird die letztere, nicht aber die erstere auf einer Rohrzuckernährsalzlösung gebildet. Bei *Penicillium glaucum* fand er ähnliche Tatsachen, indessen mit Verschiedenheiten, welche auf die spezifisch verschiedene Befähigung zur Enzymbildung hinweisen. Wird Calciumlaktat oder Zucker als Nahrung gegeben, dann wird Invertase abgeschieden, aber weder amylolytische Enzyme noch Proteasen. Enthält die Nahrung aber Stärke, Glyzerin oder Liebigs Fleischextrakt, dann wird außer Invertase auch ein stärkeverzuckerndes Enzym gebildet.

Eine sehr eingehende Untersuchung über den Einfluß der Nahrung auf die Enzymbildung von *Monila sitophila* verdanken wir Went (243). Wie *Aspergillus niger* vermag auch *Monilia* eine große Menge (mindestens 10) verschiedener Enzyme zu erzeugen, die freilich noch nicht alle gleich genau untersucht sind. Es sind dies: Maltase, Trehalase, Raffinase, Invertase, Cytase (Cellulase), Diastase (Amylase), Lipase, Tyrosinase, Labenzym und Trypsin. Von diesen wird Maltase nur dann gebildet, wenn gewisse Kohlehydrate neben anorganischen N-Verbindungen als Nahrung gegeben werden, und zwar in erster Linie Maltose, Raffinose, Dextrin, Stärke, in zweiter Linie Cellulose, Glykogen, Trehalose, Galaktose, Xylose und Saccharose. Ganz reine Glukose scheint keinen oder nur einen sehr geringen Einfluß auf die Bildung von Maltase auszuüben. Ebenso auch reine Laktose oder Fruktose, Arabinose, Mannose, Arabin und Inulin. Irgendein Zusammenhang zwischen der chemischen Struktur und der Eigenschaft, Maltase zu bilden, ließ sich nicht feststellen. Doch ist bemerkenswert, daß die Glukose nicht oder kaum Veranlassung ist zur Bildung von Maltase, während sowohl Maltose wie Trehalose, die beide aus je 2 Glukosegruppen aufgebaut sind, dazu befähigt erscheinen. Es scheint dies darauf hinzuweisen, daß diese zwei Zuckerarten als solche in die Zellen des Pilzes eintreten, obschon sich Maltase als Exoenzym in der Außenflüssigkeit reichlich findet. Die Bedeutung dieses Enzyms kann daher auch nicht darin gefunden werden, daß die Maltose schwer von dem Pilze aufgenommen wird. Es muß im Gegenteil viel Maltose in die Zellen eindringen und erst intracellular vom Enzym in Glykose umgewandelt werden (Went). Nicht-Kohlehydrate waren mit Ausnahme einer gleich zu erwähnenden Gruppe von Körpern in keinem einzigen Falle Veranlassung zur Abscheidung des genannten Enzyms. Diese Ausnahme bildeten Proteïnstoffe, und Went betont die Möglichkeit, daß der Kohlehydratrest im Eiweißmolekül die Ursache dieser Erscheinung ist.

Daß in Fällen, wo in der Kulturflüssigkeit das Enzym nicht gefunden wurde, dasselbe auch nicht als Endoenzym vorhanden war, stellte Went durch besondere Versuche fest, bei welchen das Mycel mit Kieselgur verrieben und dann mit Wasser extrahiert wurde.

Die Menge der dargebotenen Nahrung (Maltose, Raffinose oder Dextrin) beeinflußt in sehr auffallender Weise die Bildung des betreffenden Enzyms, und es ließ sich innerhalb gewisser Grenzen eine ungefähre Proportionalität zwischen der Menge des Nährstoffes und der Enzymmenge feststellen. Höhere Konzentrationen des ersteren bedingen jedoch eine merkliche Hemmung der Maltaseproduktion, so daß bei einem gewissen Gehalt der Lösung an Nährstoff (und zwar beim Dextrin etwa 10 Proz., bei der Maltose 5—10 Proz., bei der Raffinose etwa 10 Proz.) die Maximalmenge des Enzyms gebildet wird (Went).

Invertase wird von dem Pilze bei sehr verschiedenen Ernährungsbedingungen gebildet, am reichlichsten in Saccharoselösungen, ferner auch mit Glykose, während bei Raffinose als C-Quelle kaum merkliche Mengen des Enzyms produziert wurden. Im Gegensatze zu Maltase lieferte *Monilia sitophila* Invertase auch bei Ernährung mit Nicht-Kohlehydraten (Glyzerin, Essigsäure, Milchsäure, Aepfelsäure). Dasselbe gilt bezüglich der Amylase (Diastase), die nicht nur bei Vorhandensein von Stärke erzeugt wird, sondern auch in Nährlösungen, welche neben 0,5 Proz. KNO_3 oder $(NH_4)NO_3$ als N-Quelle, 5 Proz. Glyzerin oder Kaliummalat, Acetat oder Na-Laktat als C-Quelle enthielten. Es erscheint besonders bemerkenswert, daß der Pilz auch bei Glyzerinnahrung die Stärke bis zu Glukose abbaut, ohne daß, wie schon erwähnt, unter gleichen Umständen Maltase gebildet würde. Nach der Auffassung Duclauxs sollte in allen Fällen, wo bei der hydrolytischen Spaltung der Stärke Glukose entsteht, zunächst Maltose erzeugt werden (durch Amylase), die dann ihrerseits erst durch Maltase in Glukose übergeführt wird. Dies gilt nach den Versuchen von Went nicht für *Monilia sitophila*, denn eine Glyzerinnährlösung, in welcher der Pilz gewachsen war, enthält nachweislich keine Maltase und läßt daher zugesetzte Maltose ganz unverändert. Man muß daher annehmen, „daß entweder ein Enzym die Stärke mit der Zwischenstufe Dextrin überführt in Glukose oder daß zwei Enzyme zusammenwirken in derselben Weise, wie Wijsman (251) für die Diastase annimmt. Das eine würde dann die Stärke in Dextrin überführen und vielleicht identisch sein mit der Dextrinase Wijsmans, das andere Dextrin zu Glukose hydrolysieren.

Die angeführten Tatsachen über die Beeinflussung der Bildung kohlehydratspaltender Enzyme durch wechselnde Ernährung lassen klar erkennen, daß sowohl verschiedene Pilzarten, sowie auch die von einer und derselben Art produzierten Enzyme sich äußerst verschieden verhalten, und daß sich aus den zurzeit bekannten Erfahrungen nicht wohl ein allgemein gültiges Gesetz ableiten läßt.

Dies gilt in gleicher Weise auch für die proteolytischen Enzyme. Zwar darf man, gestützt auf zahlreiche Beobachtungen, behaupten, daß Bakterien ihre proteolytischen Enzyme im allgemeinen am besten auf eiweißhaltigen Nährböden bilden, doch sind auch hier Ausnahmen bekannt geworden.

In einer Nährlösung, welche

Ammonsalz	0,5—1,0 g
H_2KPO_4	0,5 „
$Ca_3(PO_4)_2$	0,05 „
$MgSO_4$	0,5 „
Glyzerin (oder Rohrzucker)	50,0 „
Wasser	1000 „

enthielt, bilden nach Fermi *Bac. prodigiosus* und *pyocyaneus* eine Protease, wenn Glyzerin als C-Quelle zu Gebote steht. Der letztere tut dies auch, wenn an Stelle des Glyzerins Mannit tritt. Trat an die Stelle des Ammonsalzes als N-Quelle Asparagin, Acetamid oder Propylamin, so ergab nur *Bac. pyocyaneus* eine spurweise Produktion von proteolytischem Enzym. Das von vielen Bakterien erzeugte Gelatine verflüssigende Enzym wird auf Bouillon in geringerem Maße gebildet, als auf Nährgelatine. (Fermi, 82.)

Fuhrmann (89) weist darauf hin, daß auch schon die Kultur unter „lebensfremden“ Bedingungen die Proteasebildung seitens der Bakterien sehr wesentlich herabsetzen oder gänzlich unterdrücken kann.

„In jedem bakteriologischem Institut empfindet man es als große Unannehmlichkeit, daß länger fortgezüchtete Choleravibrionen allmählich die Gelatineverflüssigung vollständig einstellen und deshalb in ihrem Wachstum auf Gelatineplatten viel von ihrem typischen Aussehen verlieren. Es gelingt erst durch Schaffung besonderer Wachstumsbedingungen und mitunter sehr schwierig, sie wieder zur Gelatinelösung anzuregen. Das gleiche gilt vom *Bac. anthracis,* der in frisch herangezüchteten Kulturen sehr kräftig die Gelatine verflüssigt. Allmählich vermindert sich diese Eigenschaft und kann erst durch Ueberimpfungen in kurzen Zeitintervallen und Zucht bei 37° C wiedergewonnen werden. Es soll übrigens bei *Bac. fluorescens liquefaciens* vorgekommen sein, daß er die Bildung der Protease dauernd verlor und sich in nichts mehr vom *Bac. fluorescens non liquefaciens* unterschied“ (Fuhrmann). Auch Behrens hat gefunden, daß *Bac. lupuliperda* allmählich das Vermögen verliert, Gelatine zu verflüssigen. Nach Cohn (51) sollen verschiedene Stämme von *Micrococcus*-Arten (aus Milch) vorkommen, die sich unter anderem durch ihre mehr oder weniger große Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen, unterscheiden. Durch wiederholtes Abimpfen von den stärker verflüssigenden Kolonien ließen sich Zuchten mit gesteigertem Vermögen zur Verflüssigung erhalten. Beijerinck fand, daß in künstlicher Zucht *Bac. viridis* die Fähigkeit, Gelatine zu verflüssigen, verliert, während umgekehrt gewisse Vibrionen sie dadurch erlangen.

In sehr auffallendem Grade ist die Bildung von Bakterienproteasen abhängig vom Vorhandensein gewisser Kohlehydrate, und insbesondere wirken manche Zuckerarten deutlich hemmend. „Milchzucker setzt die Erzeugung von Proteasen nur in geringem Grade herab, während Glukose in größeren Dosen dieselbe vollständig unterdrücken kann, trotz üppigen Wachstums der betreffenden Bakterien-Art. Im allgemeinen sind der Produktion der Proteasen alle Kohlehydrate mehr oder weniger hinderlich.“ (Fuhrmann.) Daß es sich hierbei nicht um eine Behinderung der Enzymwirkung (etwa durch gebildete Säuren), sondern um eine solche der Enzymbildung handelt, geht überzeugend aus dem Umstande hervor, daß bei Kulturen, die mit Dextrose angelegt wurden, nach-

trägliches Neutralisieren oder fortdauernde Bindung der gebildeten Säuren durch ein kohlensaures Salz keine Wirkung hatte und die Leimlösung dennoch ausblieb. (AUERBACH, 10.) Ein Beispiel für strenge Abhängigkeit der Enzymbildung von dem Vorhandensein der Substanzen, die es zu spalten gilt, liefert nach den Untersuchungen von WENT *Monilia sitophila.* Die Enzyme, welche Eiweißstoffe über Peptone hinaus aufspalten (Peptasen), so daß schließlich auch NH_3 entsteht, werden fast ausschließlich erzeugt, wenn gelöste Proteïnsubstanzen in der Nährlösung vorhanden sind, sonst nicht oder kaum. Daß sich dies nicht immer so verhält, zeigen Versuche von MALFITANO (153) und von BUTKEWITSCH (45).

Der erstere prüfte Kulturen von *Aspergillus niger*, die auf RAULINscher Lösung gezogen waren, im Anfange der Sporenbildung, und es gelang ihm stets, die Anwesenheit eines gelatineverflüssigenden Enzyms nachzuweisen. BUTKEWITSCH züchtete denselben Pilz, sowie *Penicillium glaucum* in Nährlösungen, welche einmal Pepton, im anderen Falle weinsaures Ammon als N-Quelle enthielten (weinsaures Ammoniak 1 Proz., Zucker 3 Proz., Salze 0,2 Proz. oder Pepton 1—4 Proz.). Die Kulturflüssigkeiten wurden nach einigen Tagen von den Mycelen abfiltriert und unter Anwendung von mit Gelatine gefüllten Kapillarröhrchen auf die Anwesenheit eines dieselbe verflüssigenden Enzyms geprüft. Desgleichen wurden die Mycele daraufhin untersucht. Es ergab sich, daß eine Enzymabscheidung nur in den Fällen stattgefunden hatte, wo Pepton im Nährsubstrat vorhanden war, nicht aber bei alleiniger Anwesenheit von weinsaurem Ammoniak. BUTKEWITSCH spricht selbst die Vermutung aus, daß seine Methode nicht genügend empfindlich war für den Nachweis sehr geringer Enzymmengen. Jedenfalls darf es als sicher gelten, daß das proteolytische Enzym, dessen Wirkung in der Auflösung von Gelatine besteht, von den genannten Schimmelpilzen bei der Entwicklung auf „Pepton“ energischer ausgeschieden wird, als beim Wachstum auf weinsaurem Ammoniak. Analoge Beobachtungen über den Einfluß der Zusammensetzung der Nährlösung auf die Ausscheidung von Kasease durch *Aspergillus glaucus* und *Penicillium glaucum* werden auch von DUCLAUX mitgeteilt. Auf Medien, welche milchsauren Kalk und Mineralsalze mit Ammonsalzen als N-Quelle enthielten, schieden die erwähnten Pilze weder Lipase noch Kasease aus, dagegen war die Gegenwart des einen wie auch des anderen Enzymes beim Kultivieren derselben Pilze auf Milch deutlich erkennbar (BUTKEWITSCH).

BUTKEWITSCH hat sich, wie schon erwähnt, nicht darauf beschränkt, die Kulturflüssigkeiten auf ihren Gehalt an Exoenzym zu prüfen, sondern auch die Mycele der Pilze untersucht, und dabei stellte sich ein wesentlich anderes Resultat heraus, indem dieselben nicht nur in den Kulturen mit Pepton, sondern auch in jenen mit weinsaurem Ammoniak ein gelatinelösendes Enzym (Endoenzym) enthielten. Doch ließ sich zeigen, daß „die Extrakte der auf Pepton kultivierten Pilze auf die Gelatine energischer einwirken, als die Extrakte der auf weinsaurem Ammoniak gewachsenen. Ferner vermindert die Kombinierung des letzteren mit Pepton den relativen Enzymgehalt des Pilzes im Vergleich mit den auf Pepton allein gezogenen Kulturen.“ Ueberhaupt steht der relative Gehalt der Mycele an proteolytischem Enzym im umgekehrten Verhältnis zu der Entwicklungsstärke des Pilzes oder, wenn man die Gleichheit aller Entwicklungsbedingungen in den einzelnen Kulturen mit Ausnahme der N-Bezugsquellen in Betracht zieht, zu dem Grade der Aneignungsleichtigkeit (Assimilierbarkeit) der in der Nährlösung enthaltenen N-Form. Die Anwesenheit solcher Verbindungen, welche dem Pilz leicht assimilierbaren Stickstoff darbieten, verzögert die Bildung des Enzymes in den Mycelen ebenso, wie leicht anzueignende Kohlehydrate (Zucker) die Bildung von Diastase in lebendigen Zellen

hemmen. „Die dargelegten Versuche über den Einfluß des Peptons auf die Bildung und Ausscheidung eines gelatineverflüssigenden Enzymes durch Schimmelpilze führen zu der Schlußfolgerung, daß die Entwicklung des Pilzes auf Pepton, im Vergleich mit der Entwicklung desselben auf weinsaurem Ammoniak nicht nur von einer reichlicheren Ausscheidung dieses Enzymes in die Kulturflüssigkeit, sondern auch von einer reichlicheren Bildung desselben im Pilze selbst begleitet ist" (Butkewitsch).

Sehr interessante Beispiele der Abhängigkeit der Enzymbildung und -absonderung von der dargebotenen Nahrung liefern auch die carnivoren Pflanzen, und Darwin konnte sich speziell bei *Drosera* überzeugen, daß das wirksame proteolytische Enzym nicht eher abgesondert wird, als bis die Drüsen des Blattes durch die Absorption einer äußerst geringen Quantität N-haltiger Substanz gereizt werden.

Zusammenfassend darf man daher wohl sagen, daß bei Pflanzen viele Enzyme dem Gesetze der teleologischen Mechanik entsprechend nur dann gebildet werden, wenn sie nötig sind, daß aber in einer nicht geringen Zahl von Fällen deren Bildung so fest bestimmt ist, daß sie auch überflüssigerweise entstehen. Aber selbst da, wo das Bedürfnis, d. h. der Mangel an Stoffen, die ohne Enzyme verwertbar sind, ihre Bildung auslöst, müssen stets je nach der Art verschiedene, positiv wirkende Stoffe, vielfach Eiweißkörper, vorhanden sein, welche die Bildung ermöglichen (W. Benecke, 19).

F. Zusammenfassung.

Die in den letzten Kapiteln mitgeteilten Tatsachen liefern eine überreiche Fülle von Beweisen dafür, daß, von den Bakterien angefangen, bis zu den höchstentwickelten Phanerogamen hinauf Enzymen bei der Assimilation organischer Substanzen die wichtigste Rolle zukommt, zunächst in dem Sinne, daß sie Spaltungen vermitteln, welche sie überhaupt erst assimilationsfähig machten. Sie sind es, welche die Gesamtheit jener Vorgänge vermitteln, die man gewöhnlich unter der Bezeichnung der „chemischen Verdauung" zusammenfaßt, welche demgemäß keineswegs nur den Tieren, sondern in nicht minder allgemeiner Verbreitung auch den Pflanzen eigentümlich ist, wenn man den Begriff so weit faßt, wie es auf Grund von Untersuchungen über die Verdauung einzelliger (tierischer und pflanzlicher) Organismen, sowie gewisser ganz gleichartiger Vorgänge in Zellen, die im Gewebsverbande leben, unbedingt erforderlich erscheint. Man darf wohl sagen, daß kaum auf einem anderen Gebiete der Physiologie die cellularphysiologische Forschung so glänzende Resultate aufzuweisen hat, wie gerade auf dem der Pflanzenverdauung. In geradezu schematischer Klarheit tritt uns hier schon bei den Bakterien und den niederen Pilzformen die fundamentale Tatsache entgegen, daß es Enzyme gibt, welche außerhalb der Zellkörper (extracellular) wirken (Ektoenzyme), wie auch solche, deren Wirksamkeit nur intraplasmatisch (intracellular) zur Geltung kommt (Endoenzyme). Da häufig sowohl die zu zersetzenden Substanzen, wie auch die entstehenden Spaltungsprodukte im einen wie im anderen Falle die größte Uebereinstimmung zeigen oder wohl auch völlig identisch sind, und da auch der Zweck der enzymatischen Spaltung

beidemal der gleiche ist oder doch sein kann, so erscheint es völlig willkürlich, nur die durch nach außen abgeschiedene Enzyme bewirkten chemischen Veränderungen organischer Nährstoffe als „Verdauung“ zu bezeichnen, wie es vielfach geschehen ist, sondern es ist durchaus konsequent, von einer extracellularen und einer intracellularen Verdauung zu sprechen.

Indem die erstere ausschließlich darauf hinzielt, organische, an sich nicht resorbierbare, meist feste Nährstoffe löslich und damit assimilationsfähig zu machen, dient sie in erster Linie dem Baustoffwechsel und tritt naturgemäß bei den höheren (grünen) Pflanzen, welche ihre Nahrung aus der Luft (CO_2) und in Form gelöster anorganischer Nährsalze aus dem Wasser des Bodens aufnehmen, sehr in dem Hintergrund, spielt dagegen bei den ganz vorwiegend auf organische Nahrung angewiesenen chlorophyllfreien Pilzen und Bakterien, sowie bei allen Tieren die allerwichtigste Rolle. So sehr hatte man sich gewöhnt, diese Vorgänge als eine ausschließliche Eigentümlichkeit tierischer Organismen zu betrachten, daß es allgemeine Verwunderung erregte, als man die durch Ektoenzyme vermittelten typischen Verdauungsvorgänge der sogenannten insektenoder fleischfressenden Pflanzen kennen lernte. Auch macht sich noch immer eine gewisse Scheu bemerkbar, die mannigfachen extracellular verlaufenden enzymatischen Zersetzungen organischer Substanzen (Stärke, Cellulose, verholzte Membranen, Chitin, Eiweißkörper, Gelatine etc.), welche durch Pilze und Bakterien bewirkt werden, als richtige Verdauungsvorgänge zu charakterisieren, obschon an der prinzipiellen Gleichartigkeit dieser und irgendwelcher anderer durch Ektoenzyme vermittelter chemischer Umsetzungen nicht der geringste Zweifel bestehen kann.

Während die extracellulare Verdauung in erster Linie der Aufnahme von Nahrungsstoffen gilt, ist die Bedeutung intracellularer Verdauungsprozesse in anderer Richtung zu suchen. Einmal handelt es sich dabei um die Ermöglichung einer Verschiebung und Wanderung örtlich aufgehäuften organischen Nährmaterials innerhalb eines vielzelligen Pflanzen- (resp. Tier-)Körpers (Verflüssigung und Transport von Reservefett und Reserveeiweiß bei der Keimung von Samen, Wanderung der Stärke und anderer organischer Stoffe aus den Blättern im Herbst u. a.), andererseits aber um die Spaltung und Umsetzung von Bestandteilen der lebendigen Substanz selbst zum Zwecke der Gewinnung von Betriebsenergie. Die Endoenzyme stehen zum großen Teil im Dienste des Betriebsstoffwechsels.

Hier ist der Punkt, wo sich unzweifelhafte Verdauungsvorgänge mit jenen ebenfalls durch Enzyme vermittelten Vorgängen begegnen, die als „Gärungserscheinungen“ zusammengefaßt werden, und die in keiner Weise scharf davon zu trennen sind.

Das klassische Beispiel liefert die intraplasmatische Spaltung gewisser Zuckerarten in Alkohol und CO_2 durch Hefezellen und gewisse Schimmelpilze, ein energieliefernder Prozeß, der ja auch bei höheren Pflanzen und in tierischen Zellen eine große Rolle zu spielen scheint. Als ein begleitender Vorgang, der sicher der N-Assimilation dient und wohl auch durch ein oder

mehrere Enzyme verursacht wird, darf die Fuselölbildung (Entstehung von Alkoholen aus Aminosäuren) genannt werden. Auch bei der durch Bakterien vermittelten Eiweißfäulnis (Proteïngärung) tritt die Interferenz energieliefernder und rein assimilatorischer Prozesse deutlich genug zutage.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß speziell den Gärungsenzymen, abgesehen von ihrer energetischen und assimilatorischen Bedeutung, auch noch in rein biologischer Hinsicht eine wichtige Rolle zukommt, indem sie ihren Erzeugern wesentliche Vorteile im „Kampfe ums Dasein" verleihen. So darf es für die Enzyme der Alkohol- und Milchsäuregärung ebenso wie für die Oxydase der Essigsäurebakterien als sicher gelten, daß sie den betreffenden Organismen wesentliche Vorteile gegen Mitbewerber bieten, indem diese gegen die schädliche Wirkung des Gärproduktes weit empfindlicher sind, als die Gärungserreger selbst.

Sehen wir zunächst von den Gärungsenzymen ab und fassen wir nur die eigentlichen extra- oder intracellular wirkenden Verdauungsenzyme ins Auge, so erstreckt sich ihre Wirkung bei den Pflanzen auf Repräsentanten aller 3 Hauptgruppen organischer Nährstoffe, die Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette, und man unterscheidet demgemäß proteolytische, amylolytische, saccharifizierende und lipolytische Ekto- und Endoenzyme.

Verhältnismäßig am weitesten vorgeschritten sind unsere Kenntnisse über die Enzyme der Kohlehydrate, welche naturgemäß in zwei Gruppen zerfallen, die Diastasen, deren Wirkung sich auf die kolloïden Polysaccharide erstreckt (Amylase, Cellulasen, Inulinase, Pektinase) und die (Di- resp. Trisaccharide) spaltenden Enzyme (Maltase, Invertase, Trehalase, Laktase).

Entsprechend der außerordentlich großen Bedeutung, welche Stärke und Cellulose in ihren mannigfachen Modifikationen für den Aufbau und überhaupt im Leben der Pflanzen besitzen, finden sich Diastasen in weitester Verbreitung zumeist in der Bedeutung typischer, extracellular wirkender Verdauungsenzyme. So ist es von einer ganzen Reihe Bakterien bekannt, daß sie amylolytische Enzyme ausscheiden, welche Stärke zu Dextrin und Zucker abbauen. Einzelne Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß es sich bei den Amylasen der Bakterien (vielleicht auch allgemein) eigentlich um zwei verschiedene Enzyme handelt (Zweienzymtheorie), von denen das eine (die eigentliche Amylase) Stärke nur in Dextrin überführt, während das andere (Dextrinase) dieses in Zucker verwandelt. In technischer Hinsicht spielt die Fähigkeit gewisser Schimmelpilze, Stärke zu verzuckern, eine wichtige Rolle, da darauf die Herstellung gewisser gegorener Getränke in Japan und China beruht. Dabei fällt jenen Pilzen die gleiche Funktion zu, welche bei der Bierbereitung der Malzdiastase zukommt. Es ist von Interesse, zu sehen, wie von ostasiatischen Völkern seit Jahrhunderten ganz bestimmte Pilze ohne irgend nähere Kenntnis derselben und ihrer Wirkungen dauernd kultiviert und gewerblich benützt werden. In vielen Fällen läßt sich auf das Vorhandensein von Amylasen bei Schimmelpilzen zurzeit nur aus den Korrosionen schließen, welche Stärkekörner unter ihrer Einwirkung erleiden, manchmal sogar ohne direkte Berührung mit den Pilzfäden.

Auch von einzelnen Hefe-Arten ist es bekannt, daß sie Stärke und besonders Dextrin durch extracelluläre Enzyme anzugreifen vermögen. Viel allgemeiner verbreitet finden sich aber bei Hefezellen intracellulare Verdauungsprozesse, bei welchen stärkeähnliche Polysaccharide (Glykogen) gespalten werden, um der sich anschließenden Alkoholgärung als Material zu dienen, besonders wenn gärfähiger Zucker in dem Nährmedium fehlt oder sonst ungünstige Vegetationsbedingungen gegeben sind (Selbstgärung der Hefe). Daß es sich dabei aber wirklich um ein diastatisches Endoenzym (eine „Glykogenase") handelt, ergibt sich besonders klar aus der gleichartigen Wirkung des Hefepreßsaftes.

Eine außerordentlich wichtige Rolle spielen intracellulare Verdauungsprozesse bei der Lösung und dem Transport der Reservestärke (und in manchen Fällen auch anderer sie ersetzender Polysaccharide, wie Inulin) bei der Keimung sehr vieler Samen, sowie beim Auswachsen stärkehaltiger Knollen und Rhizome. Es ist hierbei von besonderem Interesse, daß die Diastase (Amylase) bei der Samenkeimung teils in Zellen des Endosperms selbst entsteht und hier intracellular zur Wirkung kommt, teils aber von gewissen Zellen des Embryo (Schildchenepithel) gebildet und ausgeschieden (sezerniert) wird, so daß intra- und extracellulare Verdauung in diesem Falle gleichzeitig nebeneinander hergehen. Um eine ausschließlich intracellulare, sicher auch enzymatische Stärkespaltung handelt es sich in allen den Fällen, wo es darauf ankommt, die bei grünen Pflanzen unter dem Einfluß des Lichtes in den Chlorophyllkörpern gebildete Stärke mobil und der Assimilation zugänglich zu machen.

Wenn daraufhin mehrfach der Versuch gemacht worden ist, die in diesem Falle wirksame Diastase als „Translokationsdiastase" von der bei der Keimung wirkenden „Sekretionsdiastase" zu unterscheiden, so kann dies wohl kaum als gerechtfertigt gelten, wohl aber erscheint die schon oben angedeutete Frage beachtenswert, ob es sich bei der Diastase um ein einheitliches Enzym oder um ein Enzymgemenge handelt, für welche letztere Meinung noch neuerdings wieder Fränkel und Hamburg (88) eingetreten sind, indem sie stärkeverflüssigende und stärkeverzuckernde Diastasen unterscheiden wollen. Sicherlich verschieden von den Amylasen sind die mit ihnen vielfach gleichzeitig und am gleichen Orte wirkenden „Cellulasen" (Cytasen), denen die Aufgabe zufällt, die Membranen der stärkeführenden Zellen des Endosperms zu zerstören, indem sie Cellulose hydrolytisch spalten. In anderen Fällen fehlt die Stärke, und es tritt Cellulose (Hemicellulosen) direkt als Reservematerial auf, indem sich mächtige Verdickungsschichten in den Zellen des Endosperms bilden, welche dann bei der Keimung allmählich gelöst und assimiliert werden (Palmen und andere Pflanzen).

In weitester Verbreitung finden sich extracellular wirkende celluloselösende Enzyme (Cytasen) auch bei Pilzen und Bakterien, namentlich bei parasitisch auf höheren Pflanzen lebenden Formen, wo durch sie das Eindringen der Pilzfäden ins Innere der Zellen ermöglicht wird. Selbst verholzte Zellwände sind vor derartigen Angriffen nicht gesichert.

Aber auch im tierischen Leben spielen, wie wir jetzt wissen,

pflanzliche Diastasen eine sehr wichtige Rolle, indem einerseits die Amylasen der ruhenden stärkehaltigen Samen die Verzuckerung des Amylums im Magen der Pflanzenfresser wesentlich mitbedingen, während andererseits verschiedene Bakterienarten die gehörige Auswertung pflanzlicher Nahrungsmittel durch von ihnen ausgeschiedene celluloselösende Enzyme überhaupt erst ermöglichen (Cellulosegärung bei Pflanzenfressern).

Hinsichtlich der Produkte der hydrolytischen Spaltung von Polysacchariden durch Diastasen ist zu erwähnen, daß es sich bei Stärke (und Glykogen) wohl ausschließlich um die Entstehung von Dextrinen und Zucker (Maltose) handelt, und in ähnlicher Weise scheint sich auch die Spaltung der Reservecellulosen (Hemicellulosen) zu gestalten. Demgegenüber charakterisieren sich die durch Bakterien vermittelten Umsetzungen echter Cellulosen (Glukosecellulose) als typische Gärungsvorgänge, indem dieselben zu einer tiefgreifenden Aufspaltung führen, bei welcher neben wechselnden Mengen organischer Säuren und CO_2, hauptsächlich CH_4 oder H gebildet werden.

Namentlich an die Samenamylasen (Malzdiastase) knüpfen sich eine ganze Reihe von Versuchen, die eigentlich wirksame Substanz als chemisches Individuum zu fassen, die aber leider bis jetzt zu keinem ganz befriedigenden Ergebnis geführt haben. Ist es doch nicht einmal gelungen, mit Sicherheit festzustellen, ob es sich, wie man zumeist anzunehmen geneigt war, um einen eiweißartigen Stoff handelt oder nicht. Nach den Untersuchungen von Fränkel und Hamburg geben möglichst reine Enzymlösungen von Eiweißreaktionen nur spurweise Millonsche Reaktion, dagegen deutlich die Reaktion von Molisch, sowie schwache Pentosenreaktion. HCl, H_2SO_4 und H_3PO_4 bewirkten schwache Trübung der Lösungen, ebenso essigsaures Blei und basisches Bleiacetat. Durch Tonfilter geht Diastase hindurch, ferner scheint, wenn auch nur in geringem Grade, Diffusionsfähigkeit zu bestehen.

Als beinahe stete Begleiter amylolytischer Enzyme findet sich Maltase, durch welche der bei der Stärkezersetzung gebildete Doppelzucker Maltose in je 2 Mol. Glukose gespalten wird und Invertase, welche auf Saccharose wirkt. Mit Sicherheit ist Maltase im Malzextrakt nachgewiesen, und ebenso enthalten fast alle Hefen Maltase als Endoenzym, welches sich aus frischen Zellen nicht ohne weiteres durch Wasserextraktion gewinnen läßt. Bei den Milchzuckerhefen tritt an Stelle der Maltase ein milchzuckerspaltendes Enzym, die Laktase, während Saccharomyces Marxianus nur Invertase enthält. Die letztere findet sich auch bei manchen Schimmelpilzen (*Aspergillus oryzae*). Auch die Hefen-Invertase ist ein Endoenzym, welches allerdings viel leichter in Lösung geht als die Maltase, dagegen ist es bei *Monilia candida* sehr fest an die Zellen gebunden. Die weite Verbreitung des Rohrzuckers, dessen Assimilation Spaltung voraussetzt, läßt es begreiflich erscheinen, daß auch von höheren Pflanzen vielfach Invertase erzeugt wird. So ist sie nicht nur im Malzextrakt, sondern auch in Blättern und Wurzeln (Zuckerrübe), sowie in Pollenkörnern nachgewiesen worden. Saccharifizierende Enzyme von viel beschränkterem Vorkommen im Pflanzenreich sind die Laktase, welche Milchzucker in d-Glukose

und d-Galaktose spaltet, sowie Trehalase und Melibiase. Außer bei einem Schimmelpilz (*Eurotiopsis Gayoni*) ist Laktase bis jetzt, soviel ich sehen konnte, nur bei bestimmten Hefearten gefunden worden, ebenso die Melibiase (in untergärigen Bierhefen), während die Trehalase auch in anderen Pilzen und im Grünmalz vorkommt.

Nächst den Kohlehydraten, sind es Eiweißkörper, deren enzymatische Spaltung für den pflanzlichen Stoffwechsel von großer Bedeutung ist. In der Lösung und hydrolytischen Zersetzung des in Samen und allen rasch wachsenden jugendlichen Pflanzenteilen reichlich enthaltenen Eiweißes tritt uns ein Prozeß entgegen, welcher ohne Zweifel den intracellularen Verdauungsvorgängen zuzurechnen ist. Man hat die betreffenden Enzyme, die sich schon in ruhenden Samen finden und wahrscheinlich auch bei der Auswertung derselben seitens pflanzenfressender Tiere eine wichtige Rolle spielen, isoliert und auf ihre Wirksamkeit geprüft, die im allgemeinen mit der anderer proteolytischer Enzyme übereinstimmt. Immer werden neben Albumosen und Peptonen reichlich Aminosäuren gebildet.

Als intracellularer Verdauungsvorgang muß auch die Lösung und Assimilation der endotrophen Mykorrhizen bei gewissen Phanerogamen bezeichnet werden, bei der es sich freilich nicht um die enzymatische Aufschließung der Eiweißstoffe der Pilzfäden handelt, sondern primär um die wohl auch durch Endoenzyme vermittelte Lösung ihrer Zellmembranen.

Erst verhältnismäßig spät ist man auf eine Reihe sehr interessanter und wichtiger Vorgänge aufmerksam geworden, welche gemeinsam dadurch charakterisiert sind, daß dabei Eiweißkörper, die zum Bestande der lebenden Substanz einer Zelle gehören, innerhalb derselben gespalten werden. Freilich war längst bekannt, daß bei Tieren Zelleiweiß (Körpereiweiß) unter Umständen (im Hunger) der Zerstörung anheimfällt, so daß es zu stetig wachsender Verminderung des Eiweißbestandes kommt. Auch kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß schon unter ganz normalen Verhältnissen das Leben in jedem Falle mit einem beständigen Zerfall von Eiweiß notwendig und unvermeidlich verknüpft ist, der nur durch gleichzeitige Assimilationsprozesse fortwährend kompensiert wird. Ferner weiß man, daß unter Umständen Wanderungen organisierter Eiweißstoffe von einem Organe zum anderen in großartigstem Maßstabe stattfinden. (Entwicklung der Eierstöcke auf Kosten von Muskeln bei wandernden Lachsen.)

In allen diesen Fällen war aber sozusagen der Mechanismus dieses Geschehens völlig unbekannt, und man begnügte sich mit der einfachen Feststellung der Tatsachen. Daß es sich auch hierbei in erster Linie um intracellulare, durch Enzyme vermittelte, Verdauungs-(Selbstverdauungs-)Prozesse handelt, ist erst neuerdings klar geworden, und es knüpft sich diese Erkenntnis an das Studium der sogenannten „Autodigestion“ der Hefe. Wie Kohlehydrate (Glykogen), so zerfallen auch Eiweißstoffe und Nukleïnkörper der Hefezellen unter Bildung von Aminosäuren (Leucin, Tyrosin) und Xanthinkörpern (Purinbasen) nicht nur während des Lebens, sondern auch nach dem Tode unter streng aseptischen Bedingungen, sowie in dem nach Buchners Vorschrift hergestellten Preßsaft. Dabei sind wahr-

scheinlich mehrere Endoenzyme (Endotryptase, Arginase, Erepsin?) beteiligt, und obschon Pfeffer die Meinung vertritt, „daß die lebende Zelle nicht nach den Reaktionen beurteilt werden darf, welche mit dem Tode und in den ausgepreßten Säften eintreten“, so glaube ich doch, daß man im gegebenen Falle ganz unbedenklich aus dem Chemismus des Preßsaftes auf den der lebenden Substanz selbst zurückschließen darf, ohne freilich so weit zu gehen, wie Palladin, welcher bei der Acetondauerhefe „nicht nur einen mit Eiweißzerfall verknüpften Hungerzustand, sondern auch Ernährung mit verschiedenen organischen Stoffen“ annimmt. Analoge Wirkungen sind auch von Bakterien bekannt geworden, indem sich die Preßsäfte in mehreren Fällen proteolytisch wirksam zeigten.

Proteolytische Exoenzyme scheinen Hefezellen ganz zu fehlen, und es sind dieselben daher auch nicht imstande, genuine Eiweißkörper auszuwerten. Dagegen finden sie sich in weiter Verbreitung bei Bakterien und höheren Pilzen (Schimmel). Für diese ist die weitere Aufspaltung von Aminosäuren unter Freiwerden von Ammoniak besonders charakteristisch, und scheint es sich dabei wieder um besondere Enzyme (Desamidasen) zu handeln. Auch in Extrakten von Hutpilzen konnten Proteasen in vielen Fällen nachgewiesen werden, und es dürfte hier ihr Vorhandensein mit dem oft außerordentlich raschen Wachstum derselben in Zusammenhang stehen.

Die größte Bedeutung kommt aber wohl den Exo-Proteasen der Bakterien, speziell der Fäulnisbakterien zu.

Fällt ihnen doch die Aufgabe zu, den N toter, pflanzlicher und tierischer Eiweißkörper in eine Form überzuführen, die ihn entweder in einfacherer organischer Bindung (als Aminosäuren) oder, wie in der Mehrzahl der Fälle, als anorganischen N von neuem in den Kreislauf der Stoffe bringt. Aehnlich den Tieren, nur noch eingreifender fungieren zahlreiche Bakterienarten als Zerstörer organischer N-haltiger, hauptsächlich eiweißartiger Stoffe. Doch werden verschiedene Eiweißstoffe sehr verschieden rasch angegriffen. „Das native Eiweiß leistet dabei den größten Widerstand, und es ist, wie es scheint, lebendes Eiweiß überhaupt absolut widerstandsfähig. In denaturiertem und koaguliertem Zustand sind die Eiweißstoffe viel leichter spaltbar. Eingehende Untersuchungen über die Wirkungsweise von Bakterienproteasen auf die verschiedenen Eiweißstoffe unter Ausschluß der lebenden Zellen sind leider nicht angestellt.“ (Fuhrmann.) Wie auch sonst, scheinen als primäre Spaltungsprodukte Albumosen und Peptone zu entstehen, und sind es in vielen Fällen nur diese, die als Produkte bakterieller Exoenzyme mit Sicherheit nachgewiesen werden konnten, so daß es zunächst noch zweifelhaft bleibt, wieviel von den weitgehenden Spaltungsprozessen, die wir in faulenden Substanzen konstatieren können, auf Rechnung von proteolytischen Enzymen zu setzen ist, bezw. wieviel an die Wirkung anderweitiger Enzyme gebunden oder direkt mit dem Lebens- und Wachstumsprozeß der organisierten Zelle verknüpft ist. Durch Emmerling und Reiser (79), sowie Tissier und Martelly (232) wurde allerdings der Nachweis erbracht, daß das proteolytische Enzym von *Bac. fluorescens liquefac.* imstande ist, Arginin, Tyrosin, Leucin und Asparaginsäure, neben Pepton, zu bilden, und man darf vielleicht mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß eine

ähnlich tiefgreifende Eiweißspaltung auch von anderen proteïnzersetzenden Bakterien durch Exoenzyme bewirkt wird; indessen kann dies bisher nicht als erwiesen gelten und ist insbesondere die Frage noch unentschieden, inwieweit hierbei Exo- und Endoenzyme beteiligt sind.

Die Produkte, die durch die faulige Gärung aus Eiweißstoffen entstehen, sind sehr mannigfacher Art: CO_2, H, H_2S, CH_4; niedere Fettsäuren (Buttersäure, Valeriansäure), Phenole (Parakresol); ferner eine Reihe N-haltiger Körper: NH_3, Ammonkarbonat, Ammonsulfid, Aminbasen (Propylamin, Trimethylamin), Aminosäuren (Leucin, Glykokoll, Glutaminsäure, Asparaginsäure); N-haltige Substanzen der aromatischen Reihe (Tyrosin, Indol, Skatol) usw.

Es kann selbstverständlich gar nicht die Rede davon sein, alle diese Körper als Produkte eines einzigen Enzyms oder auch nur einer einzigen Bakterienart anzusehen, vielmehr haben wir uns vorzustellen, daß an dem ganzen Prozeß, den wir als Eiweißfäulnis bezeichnen, nicht nur zahlreiche verschiedene Enzyme, und zwar sowohl Exo- wie Endoenzyme, sondern auch verschiedene Bakterienarten gleichzeitig oder nacheinander zusammenwirken. Da, wie bei Hefezellen, die Aufnahme genuiner Eiweißkörper voraussichtlich auch bei Bakterien unmöglich sein dürfte, so liegt es nahe, sich vorzustellen, daß proteolytische Exoenzyme zu dem Zwecke ausgeschieden werden, die Proteïne zunächst in eine resorptionsfähige Form überzuführen, worauf dann deren weitere tiefer greifende Spaltung Endoenzymen zufallen würde, wie etwa die Hefezellen an sich unvergärbare Zucker (Disaccharide) zunächst invertieren und dann erst durch besondere Endoenzyme (Zymase) in Alkohol und CO_2 spalten. Leider sind wir über die eventuellen Endoenzyme der Bakterien noch sehr wenig unterrichtet.

Unter diesen Umständen ist es zurzeit kaum möglich, sich ein ganz klares Bild von den chemischen Vorgängen bei der Fäulnis zu machen, und nur ganz im allgemeinen kann man den Gang der sukzessiven Veränderungen der fäulnisfähigen Stoffe feststellen. Das Primäre dürfte wohl immer die Ueberführung der Proteïne in resorptionsfähige Albumosen und Peptone durch ausgeschiedene Enzyme (extracellulare Verdauung) sein, woran sich immer eine weitere hydrolytische Aufspaltung zu Aminosäuren anschließt, die entweder auch schon extracellular oder erst intracellular erfolgt. Erst dann beginnen diejenigen Prozesse, welche die Fäulnis als solche charakterisieren und an einigen jener hydrolytischen Spaltungsprodukte sich abspielen. Es sind in der Hauptsache drei Reihen typischer Reaktionen nachzuweisen:

1) Reduktionsprozesse, wobei die Aminogruppe durch H ersetzt wird: auf diese Weise entstehen die Phenyl-, Oxyphenyl- und Indolpropionsäure aus Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan; Bernsteinsäure und Glutarsäure aus Asparagin und Glutaminsäure.

2) Oxydativer Abbau von Monaminosäuren, zu der um ein C-Atom ärmere Säuren ohne Aminogruppe: Entstehung von Phenyl-, Oxyphenyl- und Indolessigsäure aus den 3 aromatischen Alaninen, sowie von Isovaleriansäure aus Leucin.

3) Abspaltung von CO_2: Bildung von Phenyläthylamin aus Phenylalanin, von Putrescin und Cadaverin aus Ornithin und Lysin,

vielleicht auch von Amylamin aus Leucin und Methylamin aus Glykokoll.

Von besonderer Bedeutung ist die Tatsache, daß bei der Fäulnis, und zwar auch der anaëroben, Reduktions- und Oxydationsprozesse nebeneinander herlaufen, wobei die letzteren wohl als Folgeerscheinungen der ersteren aufzufassen sein dürften. Leider fehlen gerade über etwaige Beziehungen besonderer Enzyme zu diesen Vorgängen bisher noch alle Erfahrungen, und ist es insbesondere noch nicht geglückt, die so sehr charakteristische Bildung von Indol und Skatol auf enzymatische Wirkungen zurückzuführen. Nur das eine scheint sicher zu sein, daß sich verschiedene Fäulnisorganismen hinsichtlich der von ihnen gelieferten Produkte nicht ganz gleichartig verhalten. So bilden unter den von Tissier und Martelly studierten anaëroben Bakterien der Fleischfäulnis einzelne Indol, andere (vermutlich) nur Indolpropionsäure. Bienstock und Wallach (20) fanden, daß bei Fäulnis durch den *Bac. putrificus* allein H_2S, NH_3, Peptone, Aminbasen, Valerian- und Buttersäure, Leucin, Paraoxyphenylpropionsäure, aber kein Indol und Skatol gebildet wird, das Indol aber entsteht, wenn Mischinfektion mit gewissen Aëroben stattfindet. So vermißten schon Nencki (168), Kerry (129) und Zoja (253) Indol und Skatol in Reinkulturen anaërober Fäulnispilze, und auch Bienstock sah sie nie bei reiner *Putrificus*-Fäulnis auftreten, wohl aber in Mischkulturen mit einigen anderen Arten, darunter *Finkler-Prior*, *Proteus*, *Bac. butyricus*, ferner, aber in geringerem Maße, *Bact. coli.* Bienstock vermutet, daß diese Aërobier zwar allein keine Eiweißfäulnis auslösen, wohl aber die durch den *Bac. putrificus* gebildeten Spaltprodukte weiterhin verändern können. Aus peptonisiertem Eiweiß kann ja, wie den Bakteriologen seit lange aus der Indolreaktion bekannt ist, und wie aus reinem Material Bienstock in seiner letzten Arbeit (20) und neuerdings Pfaundler (178) wieder gezeigt hat, durch *Bact. coli* Indol gebildet werden, und zwar ohne sonstige Zeichen der Fäulnis. In einem gewissen Widerspruch zu diesem Befunde stehen die Angaben von Seelig (224), welcher fand, daß *Bact. coli* auf peptonhaltigen Nährböden neben Indol auch Phenol, Merkaptan und H_2S bildet, Körper, die Bienstock nur bei echter Fäulnis fand. Was vor allem fehlt, sind ausgedehntere Versuche mit Reinkulturen und möglichst mit reinen chemisch charakterisierten Eiweißstoffen. Zurzeit stellt sich noch immer der Fäulnisprozeß als eine von kaum zu übersehenden Einzelbedingungen abhängige Folge von Umsetzungen dar, welche durch verschiedene und in verschiedenster Weise wirksame Spaltpilzarten hervorgerufen werden.

In allen bisher besprochenen Fällen von Fermentwirkungen hat es sich stets um Zersetzung und Aufspaltung organischer mehr oder weniger komplizierter Moleküle gehandelt, und es ist dementsprechend der Begriff „Enzym“ bisher mit der Vorstellung einer Spaltung so innig verbunden gewesen, daß man die Bedeutung dieser noch immer so rätselhaften Körper für die Assimilation und den Wiederaufbau der lebendigen Substanz stets nur darin gesucht hat, daß sie die der Ernährung dienenden Stoffe für ihre Aufnahme vorbereiten, indem sie feste Nahrungsbestandteile lösen oder lösliche in einfachere Bausteine zerlegen und so den nachfolgenden synthetischen Prozessen vorarbeiten. Diese letzteren hat man immer als an

die lebendige Substanz selbst geknüpft angesehen, und der Gedanke, daß es sich auch hier um die Wirkung von Enzymen oder gar derselben Stoffe handeln könnte, welche jene Spaltungen bewirken, lag gänzlich fern. Wenn in keimenden Samen oder durch Bakterien Stärke oder Glykogen in Zucker, wenn Fette in Glyzerin und Fettsäuren und Eiweißstoffe in Aminosäuren gespalten werden, um später wieder zu Polysacchariden, Fetten und Eiweißkörpern umgewandelt zu werden, so wurde jene Spaltung unbestritten als das Werk von Enzymen anerkannt, die sich anschließenden, das eigentliche Wesen der Assimilation ausmachenden Resynthesen aber galten nach wie vor als spezifische Leistungen des lebendigen Protoplasmas.

Die Fortschritte der physikalischen Chemie haben hier eine sehr wesentliche Aenderung unserer Auffassung herbeigeführt, und zurzeit kann es nicht bezweifelt werden, daß es auch enzymatisch bewirkte Synthesen gibt. „Es ist in den letzten Jahren wirklich geglückt, zu zeigen, daß entsprechend den Forderungen der Theorie der Katalysatoren, wie im Organismus, so auch im Reagensglase unter der Einwirkung von Enzymen Resynthesen als Kehrseiten von Hydrolysen in einigen Fällen sich vollziehen.“ (Höber.)

1898 versuchte es zuerst Croft-Hill, experimentell die Frage zu lösen, ob Hydrolyse durch Enzyme ein umkehrbarer Prozeß sei. Er wählte einen sehr einfachen Fall zymolytischer Wirkung, nämlich die durch Hefemaltase bewirkte Spaltung der Maltose. Diese wird durch die Anwesenheit von Glukose gehemmt und ist infolgedessen eine unvollständige. Wird eine konzentrierte Glukoselösung mit dem Enzym behandelt, so nimmt die optische Aktivität in gleichem Maße zu, wie das Reduktionsvermögen sich vermindert; die Größen dieser Aenderungen stehen zueinander in einem Verhältnis, welches der Annahme entspricht, daß Glukose verschwindet und Maltose gebildet wird. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß der hierbei synthetisch gebildete Zucker nicht wirklich Maltose ist, sondern ein isomerer Körper, die Isomaltose, welche von Maltase überhaupt nicht angegriffen wird. Wie kompliziert auf diesem nur eben erst erschlossenen Gebiet die Verhältnisse in Wirklichkeit liegen, lassen am besten neuere Untersuchungen von Armstrong erkennen, aus denen sich ergibt, daß bei den Fermentsynthesen in der Regel gerade diejenigen Körper nicht entstehen, auf welche das betreffende Enzym spaltend einwirkt. Dies gilt nicht nur für den eben erwähnten Fall der Entstehung von Isomaltose aus Glukose, unter Vermittelung von Maltase, sondern auch für die synthetische Bildung von Maltose aus Traubenzucker durch Emulsin, welches im direkten Gegensatz zu Maltase nur Isomaltose, nicht aber Maltose hydrolytisch zu spalten vermag. Ganz entsprechend bildet eine aus dem Kefirpilz isolierte Laktase aus Glukose und Galaktose nicht Laktose, sondern Isolaktose, auf welche die Laktase nicht spaltend wirkt. Es sind noch eine ganze Anzahl von Fällen bekannt geworden, wo es sich teils sicher, teils mit Wahrscheinlichkeit um Fermentsynthesen handelt, und sei nur noch der Umkehrbarkeit der Lipasewirkung gedacht. Kastle und Loewenhardt und später Hanriot untersuchten die Reaktion: Buttersäure-Aethylester = Buttersäure + Aethylalkohol und konnten

feststellen, daß diese Reaktion nicht nur im Sinne der Fettspaltung, sondern auch der Fettsynthese durch die aus einem Pankreasauszug gewonnene Lipase bewirkt wurde. BODENSTEIN und DIETZ haben diese Untersuchungen einer eingehenden Nachprüfung unterzogen und fanden die früheren Resultate bestätigt. Es liegen auch sonst noch mehrfach Behauptungen über fermentative Synthesen vor, doch kann hier nicht näher auf diesen Gegenstand eingegangen werden, und muß bezüglich weiterer Details auf die übersichtliche Darstellung in HÖBERS Physikal. Chemie, 2. Aufl., und in ABDERHALDENS Lehrb. d. Physiol. Chem. verwiesen werden.

Trotz aller Lückenhaftigkeit der bisher auf diesem neuen Forschungsgebiet vorliegenden Beobachtungen muß man HÖBER doch wohl beistimmen, wenn er darin ein unschätzbares Erfahrungsmaterial erblickt, „unschätzbar deshalb, weil an das alte Dogma von dem innigen Konnex zwischen den organischen Synthesen und dem intakten Lebensprozeß wirksam Bresche gelegt ist, weil wir die Mittel, mit denen die Organismen ihre Synthesen vollziehen, nunmehr, wenigstens zum Teil, für weitere Studien in Händen haben, und weil uns jetzt die organischen Synthesen weniger rätselhaft erscheinen, als sie bis vor kurzem erscheinen mußten, wo doch alle künstlichen Synthesen nur zustande gebracht werden durch Anwendung von Kräften und Agenzien, die im Lebensprozeß niemals eine Rolle spielen können: hoher Druck, hohe Temperatur, starke galvanische Ströme, konzentrierte Mineralsäuren, freies Chlor etc. — alles Faktoren, welche das Leben jeder Zelle augenblicklich vernichten" (HÖBER).

Sollte es sich, was wohl zu erhoffen ist, allgemeiner herausstellen, daß Enzyme nicht nur Spaltungen, sondern auch Synthesen vermitteln, so wäre hiermit ein außerordentlich bedeutungsvoller Schritt zum Verständnis der Lebenserscheinungen getan, und das Rätsel des Lebens wäre in Wahrheit der Lösung nahe.

Literatur.

Bauenzyme (p. 156—264).

1. **Abderhalden** *und* **Dammhahn,** *Ueber den Gehalt ungekeimter und gekeimter Samen verschiedener Pflanzen an peptolytischen Fermenten. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 57 (1908), p. 332.*
2. — *und* **Emerling,** *Abbau von Gliadin durch den Bacillus mesentericus vulgatus. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 51 (1907), p. 394.*
3. — *und* **Koelker, A. H.,** *Weiterer Beitrag zur Kenntnis des Verlaufes der fermentativen Polypeptidspaltung. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 55 (1907), p. 416.*
4. — *und* **Pringsheim, H.,** *Studien über die Spezifizität der peptolytischen Fermente bei verschiedenen Pilzen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 59 (1909).*
5. — *und* **Rilliet,** *Ueber die Spaltung einiger Polypeptide durch den Preßsaft von Psalliota campestris. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 55 (1908), p. 395.*
6. — *und* **Schittenhelm, A.,** *Die Wirkung der proteolytischen Fermente keimender Samen des Weizens und der Lupinen auf Polypeptide. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 49 (1906), p. 26.*
7. — *und* **Yutaka Teruuchi,** *Vergleichende Untersuchungen über einige proteolytische Fermente pflanzlicher Herkunft. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 49 (1906), p. 21.*
8. **Aron, H.,** *und* **Klempin, P.,** *Studien über die proteolytischen Enzyme in einigen pflanzlichen Nahrungsmitteln. Biochem. Ztschr., Bd. 9 (1908), p. 163.*
9. **Atkinson,** *The chemistry of Saké-crewing, Tokio 1881.*

10. **Auerbach,** *Ueber die Ursache der Hemmung der Gelatineverflüssigung durch Bakterien durch Zuckerzusatz. Arch. f. Hyg., Bd. 31 (1897).*
11. **Bamberger, M.,** *und* **Landsiedl, A.,** *Monatshefte f. Chemie, Bd. 24 (1903), p. 218; Bd. 26 (1905).*
12. **Baranetzky, J.,** *Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen, Leipzig 1878.*
13. **de Bary,** *Ueber einige Sklerotinien etc. Bot. Ztg., Bd. 49 (1886), p. 415.*
14. **Baswitz, J.,** *Ztschr. f. Spiritusindustrie, 1878/79. (Ref. in Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 11 u. 12.*
15. **Baswitz, M.,** *Zur Kenntnis der Diastase. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 11, p. 1443.*
16. **Beijerinck,** *Ueber Nachweis und Verbreitung der „Glukose", das Enzym der Maltose. Bakteriol. Ctbl. (2), Bd. 1 (1895), p. 221.*
17. — *Bot. Ztg., 1890, p. 729.*
18. **Benecke, W.,** *Ueber Bacillus chitinovorus etc. Bot. Ztg., 1905.*
19. — *Lafars Handbuch, Bd. 1.*
20 **Bienstock, E.,** *Ueber die Aetiologie der Eiweißfäulnis, I und II. Arch. f. Hyg., Bd. 36 und 39.*
21. **Binz, A.,** *Zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner. Flora, 1892, Erg.-Bd., p. 59.*
22. **Bokorny, Th.,** *Ueber Aggregation. Pringsh. Jahrb., Bd. 20 (1889).*
23. — *Enthalten die keimenden Samen peptonisierende oder andere proteolytische Enzyme? Pflüg. Arch., Bd. 90 (1902).*
24. **Bourquelot, E.,** *Sur l'identité de la diastase. Compt. rend. Soc. Biol., 1885.*
25. — *Sur quelques points relatifs à l'action de la saliva sur le grain d'amidon. Compt. rend., T. 104, p. 71.*
26. — *Sur la composition du grain d'amidon. Compt. rend., T. 104, p. 177.*
27. — *Sur les charactères de l'affaiblissement éprouvé par la diastase sons l'action de la chaleur. Compt. rend., T. 104, p. 576.*
28. — *Les ferments solubles de l'Aspergillus niger. Bull. de la Soc. mycol. de France, T. 9 (1893).*
29. — *Les ferments solubles, Paris 1896.*
30. — *et* **Herissey,** *Recherches sur la présence d'un ferment soluble protéohydrolytique dans les champignons. Compt. rend., T. 127 (1898).*
31. **Brasse, L.,** *Sur la présence de l'amylase dans les feuilles. Compt. rend., T. 99, p. 878.*
32. **Brown, H. T.,** *und* **Escombe, F.,** *Ueber die Entleerung des Endosperms von Hordeum vulgare während der Keimung. Proceed. of the R. Soc., Vol. 63 (1898).*
33. — *und* **Heron, J.,** *Beitrag zur Geschichte der Stärke. Liebigs Ann. d. Chem., Bd. 199, p. 251.*
34. — *and* **Miller,** *Journ. of Chem. Soc., Vol. 75 (1899).*
35. — *and* **Morris, G. H.,** *Researches of the germination of some of the Gramineae. Journ. of the Chem. Soc., 1890.*
36. — — *Contribution of the chemistry and physiology of foliage leaves. Journ. of the Chem. Soc., Vol. 63 (1893), p. 604.*
37. **Bruschi, Diana,** *Untersuchungen über Lebenstätigkeit und Verdauung des Sameneiweißes der Gräser. Atti della R. Accad. dei Lincei, (5) Vol. 15 (1906).*
38. — *Verdauungs- und Sekretionstätigkeit im Sameneiweiß von Ricinus. Atti della R. Accad. dei Lincei, (5) Vol. 15 (1906).*
39. **Buchner, E.,** *und* **Hoffmann,** *Einige Versuche mit Hefepreßsaft. Biochem. Ztschr., Bd. 4 (1907), p. 215.*
40. — *und* **Klatte, F.,** *Ueber die Eigenschaften des Hefepreßsaftes und die Zymasebildung in der Hefe. Biochem. Ztschr., Bd. 9 (1907), p. 415.*
41. **Buller, A. H. R.,** *Die Enzyme des Polyporus squamosus. Annals of Botany, Vol. 20 (1906).*
42. **Bülow, K.,** *Ueber die dextrinartigen Abbauprodukte der Stärke. Pflügers Archiv, Bd. 62, p. 131.*
43. **Büsgen,** *Aspergillus oryzae. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 3 (1895).*
44. **Butkewitsch, W.,** *Ueber das Vorkommen eines proteolytischen Enzyms in gekeimten Samen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 32 (1901), p. 1.*
45. — *Umwandlung der Eiweißstoffe durch die niederen Pilze etc. Pringsheims Jahrb., Bd. 38 (1903).*
46. — *Zur Frage über die Umwandlung der Stärke in der Pflanze etc. Biochem. Ztschr., Bd. 10 (1908), p. 314.*
47. **Carrière,** *Sur l'existence d'un ferment soluble dans les cultures de Bacillus de Koch. Compt. rend. Soc. Biol., T. 53 (1901).*

48. **Castoro, N.**, *Ueber das Vorkommen von Ammoniak in Keimpflanzen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 50 (1906/07), p. 525.*
49. **Clautrian, G.**, *Etude chimique du glykogène chez les champignons et les levures. Extrait des Mémoires couronnées et autres Mémoires publiées par l'Acad. Royale de Belgique, T. 53 (1895). Ref.: Ctbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 2 (1896), p. 429.*
50. — *La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. cour. et autres Mém. publ. par l'Acad. Roy. Belgique, 1900.*
51. **Cohn**, *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 1 (1870).*
52. — *Ueber Schimmelpilze als Gärungserreger. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur, Bd. 61 (1883), p. 226.*
53. **Connstein, H.**, *Ueber fermentative Fettspaltung. Ergebn. d. Physiol. Asher-Spiro, Bd. 3 (1904), H. 1.*
54. **Cremer**, *Ueber Glykogenbildung im Hefepreßsaft. Ber. d. Dtsch. chem. Ges., Bd. 32 (1899), p. 2062.*
55. **Cuisinier, L.**, *Die Glykose und die Verzuckerung des Stärkemehls. Ref. Chem. Ctbl., 1886, p. 614.*
56. — *Scheiblers neue Zeitschrift für Rübenzuckerindustrie, Bd. 16 (1886), p. 30.*
57. **Czapek**, *Biochemie der Pflanzen, Bd. 1 und 2, Jena (G. Fischer) 1905.*
57a. **Darwin, Ch.**, *Insektenfressende Pflanzen, deutsch von Carus. Stuttgart 1876.*
58. **Deleano, N. T.**, *Zur Kenntnis der Disassimilation bei den Pflanzen. Biochem. Ztschr., Bd. 17 (1909), p. 225.*
59. **Delezenne** e **Mouton**, *Compt. rend., T. 136 (1903), p. 633. — Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903).*
60. **Detmer, W.**, *Ueber den Einfluß der Reaktion Amylum sowie Diastase enthaltender Flüssigkeiten auf den Verlauf des fermentativen Prozesses. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 7 (1883), p. 1.*
61. — *Pflanzenphysiologische Untersuchungen über Fermentbildung und fermentative Prozesse, Jena 1884. — Bot. Ztg., 1883, No. 37.*
62. — *Landw. Jahrb., Bd. 10.*
63. — *Physiol.-chemische Untersuchungen über die Keimung ölhaltiger Samen, Leipzig 1875.*
64. **Dodel**, *Flora, 1892, p. 277.*
65. **Dubois, R.**, *Ueber das angebliche Verdauungsvermögen der Flüssigkeit in den Kannen der Nepenthes. Compt. rend., T. 111, 1890, p. 315. Ref. Naturwissensch. Rundschau, Bd. 5 (1890), p. 103.*
66. **Dubrunfaut**, *Ueber die Umwandlung des Stärkemehles in Zucker mittels des Malzes etc. Dinglers polytechn. Journ., Bd. 187 (1847), p. 491.*
67. — *Mémoire sur une matière azotée du malt etc. Compt. rend., T. 66, p. 274.*
68. — *Mémoire sur la sacharification des fécules, Paris 1882, p. 140.*
69. **Dumas**, *Sur les ferments appartenants au groupe de la diastase. Compt. rend., T. 75, p. 295.*
70. **Dusquenel** und **Krauch**, *Landw. Versuchsstationen, Bd. 23 (1879), p. 77.*
71. **Effront, J.**, *Sur les conditions chimiques de l'action de diastase. Compt. rend. T. 115 (1892), p. 1324.*
71a. — *Action de la levure de bière sur les acides amidés. Compt. rend. Paris, Vol. 146 (1808), p. 779.*
72. **Eijkman, C.**, *Ueber Enzyme bei Bakterien und Schimmelpilzen. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 29 (1901), und Bd. 35 (1904).*
73. **Eisenberg, E.**, *Beitr. z. Kenntnis d. Entstehung diastatischer Enzyme in höheren Pflanzen. Flora, Bd. 97 (1907).*
74. **Elfert, Th.**, *Ueber die Auflösungsweise der sekundären Zellmembranen der Samen bei ihrer Keimung. Bibl. Bot., Bd. 6 (1894).*
75. **Ellenberger**, *Ueber die Beeinflussung der Verdauung und die Ausnutzung der vegetabilischen Nahrungsmittel durch die in den Pflanzen vorkommenden Enzyme. Skandinav. Arch. f. Physiol., Bd. 18 (1907), p. 306.*
76. — und **Hofmeister**, *Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. 14.*
77. **Emmerling, E.**, *Die Zersetzung von Fibrin durch Streptokokken. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 34 (1897).*
78. — *Die Zersetzung N-freier organischer Substanzen durch Bakterien, Braunschweig 1902.*
79. — und **Reiser, O.**, *Zur Kenntnis eiweißspaltender Bakterien. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 35 (1902).*

80. **Errera,** *L'épiplasma des Ascomycètes et le glycogène des végéteaux. Thèse, Bruxelles 1882. — Sur le glycogène chez les Mucorinées. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg., 3. Ser., T. 8 (1884). — Sur l'existence du glycogène dans la levure de bière. Compt. rend., T. 101 (1885), p. 253. — Les reserves hydrocarbonées des Champignons. Ibid., p. 391. — Ueber den Nachweis der Glykose bei Pilzen. Bot. Ztg., 1886, p. 316.*
81. — *Glycogène et Paraglycogène chez les végétaux. Recueil de l'Institut botanique, T. 1 (1905). — Dessins relatives au Glycogène et au Paraglycogène. Ibid., 1905. — Bibliographie du Glycogène et du Paraglycogène. Ibid., 1905.*
82. **Fermi, Cl.,** *Weitere Untersuchungen über die tryptischen Enzyme der Mikroorganismen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 5 (1891), p. 481.*
83. — *Arch. f. Hyg., Bd. 10 (1890), und Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 12 (1892).*
84. — *und* **Buscaglioni,** *Die proteolytischen Enzyme im Pflanzenreich. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 5 (1899), p. 24.*
85. — *und* **Montesano,** *Die von den Mikroben bedingte Inversion des Rohrzuckers. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895), p. 482.*
86. — *und* **Pernossi, L.,** *Ueber die Enzyme. Ztschr. f. Hyg., Bd. 18 (1894), p. 83.*
87. **Fernbach,** *Sur l'invertase ou sucrase de la levure. Ann. Inst. Pasteur, T. 4 (1890), p. 641.*
88. **Fränkel, S.,** *und* **Hamburg, M.,** *Ueber Diastase, I. Hofmeisters Beitr., Bd. 8 (1906), p. 389.*
89. **Fuhrmann,** *Vorlesungen über Bakterienenzyme, Jena (G. Fischer) 1907.*
90. **v. Fürth, O.,** *Ueber das Verhalten des Fettes bei der Keimung ölhaltiger Samen. Hofmeisters Beiträge, Bd. 4 (1904), p. 430.*
91. **Gardiner, J.,** *On the phenomena accompanying stimulation of the glandcells in the tentacles of Drosera. Proceed. Roy. Soc., 1885.*
92. **Géduld, R.,** *Ein neues Enzym, die Glukose. Wochenschr. f. Brauwesen, Bd. 8.*
93. **Gies, W.,** *Journ. New York Bot. Garden, Vol. 4 (1903).*
93a. **Goebel, K.,** *Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Teil. Marburg 1893 [gesamte Literatur über fleischverdauende Pflanzen bis 1890].*
94. **v. Gorup** *und* **Will, E.,** *Fortgesetzte Beobachtungen über peptonbildende Fermente im Pflanzenreich. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 9 (1876), p. 673.*
95. **Gottheil,** *Botanische Beschreibung einiger Bodenbakterien. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 7 (1901), p. 431, 449, 481, 531.*
96. **Green, R.,** *The influence of light on diastase. Beihefte z. Bot. Ctbl., Bd. 5, H. 1, p. 22.*
97. — *und* **Jackson, H.,** *Weitere Beobachtungen über die Keimung von Ricinus communis. Proceed. of R. Soc. (B), Vol. 77 (1906).*
98. **Green-Windisch,** *Die Enzyme, Berlin 1901.*
99. **Grimmer, W.,** *Zur Kenntnis der Wirkung der proteolytischen Enzyme der Nahrungsmittel. Biochem. Ztschr., Bd. 4 (1907), p. 80.*
100. **Grüss, J.,** *Ueber das Eindringen von Substanzen, besonders der Diastase, in das Stärkekorn. Beitr. z. wiss. Bot., Stuttgart 1895.*
101. — *Die mikroskopische Untersuchung des gekeimten Gerstenkorns. Wochenschr. f. Brauerei, 1896, No. 28, p. 730.*
102. — *Beitrag zur Physiologie der Keimung. Landw. Jahrb., Bd. 25 (1896), p. 385.*
103. — *Die Diastase im Pflanzenkörper. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 13, p. 2. — Naturwiss. Rundschau, Bd. 10, No. 22, p. 273.*
104. — *Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanze. Pringsheims Jahrb., Bd. 24, p. 379.*
105. — *Ueber die Lösung und Bildung der aus Hemicellulose bestehenden Zellwände etc. Bibl. Bot., Bd. 7 (1897) und Studien über Reservecellulose. Bot. Ctbl., Bd. 70 (1897), p. 242.*
106. — *Ueber Lösung von Cellulose durch Enzyme. Wochenschr. f. Brauerei, 1895, p. 1257.*
107. — *Ueber die Einwirkung der Diastasefermente auf Reservecellulosen. Bot. Ctbl., Bd. 60, p. 162.*
108. **Haberlandt, G.,** *Die Kleberschicht des Grasendosperms als diastaseausscheidendes Drüsengewebe. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 8.*
109. **Hahn, M.,** *Das proteolytische Enzym des Hefepreßsaftes. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 31 (1898).*
110. — *und* **Geret, L.,** *Weitere Mitteilungen über die im Hefepreßsaft enthaltenen proteolytischen Enzyme. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 31 (1898), p. 202.*
111. — — *Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 31 (1898), p. 2335.*
112. — — *Ueber das Hefe-Endotrypsin. Ztschr. f. Biol., Bd. 22 (1900).*
113. **Hansen, A.,** *Die Verflüssigung der Gelatine durch Schimmelpilze. Flora, Bd. 47 (1889).*

114. **Hansteen, B.**, *Flora, Erg.-Bd. (1894), p. 418.*
114a. **Hartig, R.**, *Die Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878; Der echte Hausschwamm. Berlin 1885.*
115. **Heinricher, J.**, *Cohns Beitr. z. Biol., Bd. 7 (1895), p. 361.*
116. **Hellriegel**, *Beitrag zur Keimungsgeschichte der ölgebenden Samen. Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 64 (1855).*
117. **Hirschfeld, E.**, *Ueber die chemische Natur der vegetabilischen Diastase. Pflügers Archiv, Bd. 39 (1886), p. 499.*
118. **Hjort, J. A.**, *Neue eiweißverdauende Enzyme. Ctbl. f. Physiol., Bd. 10 (1896), p. 192.*
119. **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber die Gärung der Cellulose mit Bildung von Methan und Kohlensäure. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 10 (1886), p. 201.*
120. — *Ueber Unterschiede im chemischen Bau und in der Verdauung höherer und niederer Tiere. Pflügers Arch., Bd. 14 (1877), p. 396.*
121. **Hüfner, G.**, *Zur Lehre von den katalytischen Wirkungen. Journ. f. prakt. Chem., (2), Bd. 10, p. 148 u. 387.*
122. — *Untersuchungen über ungeformte Fermente und ihre Wirkungen. Journ. f. prakt. Chemie, (2) Bd. 5, p. 372.*
123. **Huie, L.**, *Changes in the Cell-Organs of Drosera produced by feeding whit egg-albumin. Quarterly Journ. of micr. Sc., 1897. — Cytological Changes produced in Drosera. Ibid., 1899.*
124. **van Iterson, E.**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 11 (1904).*
125. **Iwanoff, Leonid**, *Ueber fermentative Zersetzung der Thymusnukleinsäure etc. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 31.*
126. **Jensen**, *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 8 (1902).*
127. **Katz, J.**, *Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze. Pringsh. Jahrb., Bd. 31 (1898).*
128. **Kellner, O., Mori, C.,** *und* **Nagaoka, M.**, *Beitrag zur Kenntnis der invertierenden Fermente. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 14 (1890), p. 297.*
129. **Kerry**, *Ueber die Zersetzung des Eiweißes durch anaërobe Pilze. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., 1889.*
130. **Kiesel, A.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Veränderungen, welche die N-haltigen Bestandteile grüner Pflanzen infolge von Lichtabschluß erleiden. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 49 (1906), p. 72.*
131. — *Ueber fermentative Ammoniakabspaltung in höheren Pflanzen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 60 (1909), p. 453.*
132. — *Autolytische Argininzersetzung in Pflanzen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 60 (1909), p. 460.*
133. **Kiliani, H.**, *Ueber Maltose. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 28. p. 34.*
134. **Kirchhoff**, *Ueber die Zuckerbildung beim Malzen des Getreides. Schweiggers Journ., 1815, p. 389.*
135. **Klemm, P.**, *Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. Flora, 1892.*
136. **Klempin, P.**, *Studien über das amylolytische Ferment im Hafer. Biochem. Ztschr., Bd. 10 (1908), p. 204.*
137. **Kohl, F. G.**, *Die Hefepilze. Leipzig, Quelle und Meyer, 1908.*
138. **Korschelt**, *Ueber Sakè. Mitteil. d. Dtsch. Ges. f. Natur- u. Völkerkunde Ostasiens, 1876, Heft 16, p. 240. — Dinglers Polytechn. Journ., Bd. 230 (1878), p. 330.*
139. **Krabbe, G.**, *Untersuchungen über das Diastaseferment. Pringsh. Jahrb., Bd. 21 (1890), p. 4.*
140. **Krauch, C.**, *Beitrag zur Kenntnis der ungeformten Fermente im Pflanzenreich. Landw. Versuchsstat., Bd. 33.*
141. — *Beitrag zur Kenntnis der Enzyme der Pflanzen. Dissert. Erlangen, 1878.*
142. **Krause, P.**, *Ueber durch Pressung gewonnenen Zellsaft des Bac. pyocyaneus etc. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 31 (1902), p. 674.*
143. **Kutscher, Fr.**, *Chemische Untersuchungen über die Selbstgärung der Hefe. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 32 (1901), p. 59.*
144. — *und* **Lehmann**, *Die Endprodukte der Pankreas- und Hefeselbstverdauung, I und II. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 159.*
145. **Lang, S.**, *Ueber Desamidierung im Tierkörper. Hofmeisters Beiträge, Bd. 5, 1904, p. 321.*
146. **Laurent, E.**, *Ueber Physiologie der Hefen. Ann. de la soc. belg. de microsc., Bd. 14 (1890).*
147. **Lindet, L.**, *Observations sur la sacharification par la diastase. Compt. rend., T. 108, p. 453.*

148. **Lintner, C. J.,** *Studien über Diastase. Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 144 (1886/87). N. F. Bd. 34 u. 36, p. 378 u. 481.*
149. — *Ueber das Vorkommen von Isomaltose im Tiere und in der Würze. Ztschr. f. d. ges. Brauwesen, 1891, p. 281.*
149a. — *Ueber Isomaltose. Ztschr. f. d. ges. Brauwesen, 1892, p. 6.*
149b. — *Ueber die Entstehung von Dextrose aus der Stärke durch fermentative Processe. Ztschr. f. d. ges. Brauwesen, 1901, p. 123.*
150. — *und* **Düll, G.,** *Ueber den Abbau der Stärke unter dem Einfluß der Diastasewirkung. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Bd. 26 (1893), p. 2533; Bd. 28, p. 1522.*
151. — *und* **Eckhardt,** *Studien über Diastase. Ztschr. f. Brauwesen, Bd. 12, p. 389. — Journ. f. prakt. Chemie, Bd. 41, p. 91.*
152. **Loew, O.,** *Ueber die chemische Natur der ungeformten Fermente. Pflügers Arch., Bd. 27, p. 203.*
152a. — *Einige Bemerkungen über Enzyme. Ztschr. f. prakt. Chemie, Bd. 37, p. 101. — Notiz über die Natur der ungeformten Fermente. Pflügers Arch., Bd. 36, p. 170.*
153. **Malfitano, A.,** *La proteolyse chez l'Aspergillus niger. Ann. l'Inst. Pasteur, Bd. 14 (1900), p. 60.*
154. **Manabu-Miyoshi,** *Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Pringsh. Jahrb., Bd. 28 (1895), p. 227.*
155. **Marcano,** *Fermentation de la fécule. Compt. rend., T. 95 (1882).*
156. **Marchal, E.,** *The production of ammonia in the soil by microbes. Agricult. Sc., Vol. 8 (1894). Ref. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895).*
157. **Marckwort, E.,** *und* **Hüfner, G.,** *Ueber ungeformte Fermente und ihre Wirkungen. Ztschr. f. prakt. Chemie, (2) Bd. 11.*
158. **Matzuschita,** *Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 28 (1900).*
159. **Mesnard, E.,** *Recherches sur la localisation des huiles grasses dans la germination des graines. Compt. rend., T. 116 (1893), p. 111.*
160. **Meyer, A.,** *Die Lehre von den chemischen Fermenten oder Enzymen, Heidelberg 1882.*
160a. — *Untersuchungen über Stärkekörner, Jena (G. Fischer) 1895.*
161. **Michaelis** *und* **Rona,** *Eine Methode zur Entfernung von Kolloiden aus ihren Lösungen. Biochem. Ztschr., Bd. 2 (1907).*
162. **Michniewicz, A. R.,** *Die Lösungsweise der Reservestoffe in den Zellwänden der Samen bei der Keimung. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. I, Bd. 112 (1903).*
163. **Mulder,** *Chemie des Bieres, 1858.*
164. **Müller-Thurgau, H.,** *Zur Kenntnis der Wirkung der Diastase und des Invertins in pflanzenphysiologischer Hinsicht. Thieles Landw. Jahrb., Bd. 14, p. 795.*
165. — *Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Ebenda, Bd. 11, p. 767.*
166. **v. Musculus,** *Remarques sur la transformation de la matière amylacée en glucose et en dextrine. Ann. de phys. et chim. (3), T. 60, p. 203.*
166a. — *und* **Gruber,** *Einwirkung verdünnter H_2SO_4 auf Stärke. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 2 (1878), p. 182, 188, 403.*
167. **Naegeli, C.,** *Die Stärkekörner, 1858.*
168. **Nencki,** *Ueber die Zersetzung der Gelatine und des Eiweißes bei der Fäulnis mit Pankreas, Bern 1876.*
169. **Neumann,** *Verfahren zur Darstellung der Nukleïnsäuren a und b etc. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1898, p. 374, und 1899, Suppl., p. 552.*
170. **Neumeister,** *Ueber das Vorkommen und die Bedeutung eines eiweißlösenden Enzyms in jugendlichen Pflanzen. Ztschr. f. Biol., Bd. 30, N. F. Bd. 12 (1894), p. 447.*
171. **Newcombe, F. C.,** *Celluloseenzyme. Bot. Ctbl., Bd. 73 (1898), p. 105.*
172. **Omeliansky, W.,** *Die Zersetzung der Baustoffe der Zellwände der Pflanzen. Lafars Handb., Bd. 3.*
173. **Osborne, Th. B.,** *Die chemische Natur der Diastase. Chem. Ctbl., Bd. 2 (1895), No. 11, p. 571.*
174. — *and* **Campbell, G. F.,** *The chemical nature of diastase. Journ. of the Americ. Chem. Soc., Vol. 18 (1896).*
175. **Pawlow, J.,** *Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, 1903.*
176. **Payen** *et* **Persoz,** *Mémoire sur la diastase etc. Ann. d. Chim. et de Physiol., T. 53, 73, 74 (1833).*
176a. **Pelouze, E.,** *Memoire sur la saponification des huiles sous l'influence des matières, qui les accompagnent dans les grains. Ann. de chim. et phys. (3), Bd. 45, p. 319.*
177. **Peters,** *Zur Keimungsgeschichte des Kürbissamens. Landw. Versuchsstat., Bd. 3 (1861).*

178. **Pfaundler,** *Verhalten des Bact. coli zu gewissen N-haltigen Substanzen. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 31.*
179. **Pfeffer,** *Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1893.*
179a. **Pfeffer,** *Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882 und Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1890.*
180. **Plenge, H.,** *Ueber die α-nukleinsaures Natron lösende Wirkung einiger Mikroorganismen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 190.*
181. **Pond, R. H.,** *Die Unfähigkeit des Dattelendosperms zur Selbstverdauung. Ann. of Botany, Vol. 20 (1906), p. 61.*
182. **Popoff, L.,** *Ueber die Sumpfgasgärung. Pflügers Arch., Bd. 10 (1875), p. 113.*
183. **Pringsheim, H.,** *Ueber Pilzdesamidase. Biochem. Ztschr., Bd. 12 (1908), p. 15.*
184. **Prinsen-Geerlings, H. C.,** *Eine technisch angewandte Zuckerbildung aus Reis durch Pilze. Chemikerztg., 19. Jahr., 1895, No. 75, p. 1681; No. 80, p. 1895.*
185. **Pugliese, Angelo,** *Ueber den Einfluß der Erwärmung auf diastatische Fermente. Pflügers Arch., Bd. 69 (1898), p. 115.*
186. **Puriewitsch, K.,** *Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Pringsh. Jahrb., Bd. 31 (1898).*
187. **Radlkofer,** *Ueber Kristalle proteinartiger Körper, 1859.*
188. **Rees** *und* **Will,** *Einige Bemerkungen über fleischessende Pflanzen. Sitz.-ber. d. Physik.-med. Soz. zu Erlangen, 1875.*
189. **Reinitzer, Fr.,** *Ueber das zellwandlösende Enzym der Gerste. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 23 (1897), p. 175.*
190. **Reinke** *und* **Berthold,** *Zersetzung der Kartoffel durch Pilze, Berlin 1879.*
191. **Reiss, R.,** *Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsprozesse bei der Keimung der Samen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 7 (1889), p. 322.*
192. **Roberts, E.,** *Proceed. Roy. Soc., Vol. 32 (1881).*
193. **Rothenbach,** *Bakteriol. Ctbl. (2), Bd. 2 (1896).*
194. **Rubner, M.,** *Ueber Spaltung und Zersetzung von Fetten und Fettsäuren im Boden etc. Arch. f. Hyg., Bd. 38 (1900), p. 67.*
194a. — *Grundlagen einer Theorie des Wachstums der Zelle nach Ernährungsversuchen an Hefe. Sitz.-ber. d. Berliner Akad., Bd. 6 (1909), p. 164.*
195. **Ruge, E.,** *Bakteriol. Ctbl. (2), Bd. 18 (1907).*
196. **Rumbold,** *Beitrag zur Kenntnis der Biologie holzzerstörender Pilze. Naturwiss. Ztschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, Bd. 6 (1908) p. 81.*
197. **Sachs, J.,** *Ueber das Auftreten von Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen. Bot. Ztg., 1859, No. 20 u. 21.*
197a. — *Ueber den Keimungsprozeß der Dattel. Bot. Zeitg., 1862.*
198. **Salkowsky,** *Virchows Arch., Bd. 120, 1888. — Praktikum der physiol. u. pathol. Chemie, 1907.*
199. — *Ueber Autodigestion der Organe. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 17 (1890), Suppl., p. 77.*
200. — *Ueber das eiweißlösende Ferment der Fäulnisbakterien. Ztschr. f. Biol., Bd. 25. N. F. Bd. 7 (1888), p. 92.*
201. — *Ueber Zuckerbildung und andere Fermentationen in der Hefe. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 13 (1889); Bd. 54 (1908), p. 398.*
202. **Sanguinetti, J.,** *Contribution à l'étude de l'Amylomyces Rouxii de la levure chinoise et des moisissures ferments de l'amidon. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 11, No. 3. — Bakteriol. Ctbl., Bd. 3 (1897), p. 430.*
203. **Savarè, M.,** *Zur Kenntnis der Fermente der Placenta. Hofmeisters Beitr., Bd. 9 (1907), p. 141.*
205. **Schacht, H.,** *Ueber Pilzfäden im Innern der Stärkekörner und der Zelle. Monatsbericht d. Berl. Akad., 1854; ferner Pringsh. Jahrb., Bd. 3, p. 445.*
206. **Schellenberg, H. C.,** *Untersuchungen über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemicellulosen. Flora, Bd. 98 (1908), p. 257.*
207. **Scheunert, A.,** *und* **Grimmer, W.,** *Zur Kenntnis der in den Nahrungsmitteln enthaltenen Enzyme und ihrer Mitwirkung bei der Verdauung. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 48 (1903), p. 27.*
208. **Schiewek, O.,** *Ueber Saké und die bei seiner Bereitung wirksamen Pilze. Beilage z. Jahresber. d. evangel. Realschule. I, Ostern 1897, Bd. 18, p. 4, Breslau 1897 und Bakteriol. Ctbl., Bd. 3 (1897), p. 431.*
209. **Schittenhelm, A.,** *und* **Schröter, F.,** *Ueber die Spaltung der Hefenukleinsäure durch Bakterien. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 39 (1903), p. 203.*
210. **Schmeilowitsch, E.,** *Biochem. Ctbl., 1903, Ref. 467.*
211. **Schonten,** *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 18 (1907).*

212. **Schreiber,** *Fettzersetzung durch Mikroorganismen. Arch. f. Hyg., Bd. 41 (1902), p. 328.*
213. **Schulze, E.,** *Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 24, p. 18, Bd. 30, p. 241, Bd. 38, p. 199, Bd. 41. p. 455, Bd. 43, p. 211, Bd. 47, p. 507.*
214. — *Ueber die Zellwandbestandteile der Kotyledonen von Lupinus und ihr Verhalten bei der Keimung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 16, p. 66.*
215. — *Ueber den Abbau und den Aufbau organischer N-Verbindungen in den Pflanzen. Landw. Jahrb., Bd. 35, 1906. (Gute Uebersicht des Stoffes.)*
216. — *Neue Beiträge zur Kenntnis der Zusammensetzung und des Stoffwechsels in Keimpflanzen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 47, p. 507.*
217. — *und* **Steiger,** *Landw. Versuchsstat., Bd. 36 (1889), p. 391.*
218. **Schütz, E.,** *Eine Methode zur Bestimmung der relativen Pepsinmenge. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 9 (1885).*
219. — *und* **Huppert, H.,** *Ueber einige quantitative Verhältnisse bei der Pepsinverdauung. Pflüg. Arch., Bd. 80 (1900), p. 470.*
220. **Schütz, J.,** *Zur Kenntnis der quantitativen Pepsinwirkung. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 30 (1900), p. 577.*
221. **Schützenberger,** *Gärungserscheinungen. Internat. wiss. Bibl. Brockhaus, 1876.*
222. **Schwarzer, A.,** *Ueber die Umwandlung der Stärke durch Malzdiastase. Dinglers Polytechn. Journ, Bd. 198, p. 321.*
223. **Schwarzer, E.,** *Journ. f. prakt. Chemie, N. F. Bd. 1 (1870).*
224. **Seelig, E.,** *Virchows Arch., Bd. 146.*
224a. **van Senus,** *Koch, Jahresber. 1890, p. 136.*
225. **Shibata, K.,** *Ueber das Vorkommen von Amide spaltenden Enzymen bei Pilzen. Hofmeisters Beitr., Bd. 5 (1904).*
226. **Shiga, K.,** *Ueber einige Hefefermente. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 42 (1904), p. 502.*
226a. **Sommaruga,** *Ueber Stoffwechselprodukte von Mikroorganismen. Ztschr. f. Hyg., Bd. 18 (1890).*
227. **Soxhlet,** *Ztschr. d. Vereins f. Rübenzuckerindustrie d. Dtsch. Reiches, Bd. 31 (1881), p. 656.*
227a. **Sullivan, O.,** *Journ. of Chem. Soc., (2), Vol. 10 (1872).*
228. **Tappeiner,** *Untersuchungen über die Gärung der Cellulose etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 20, N. F. Bd. 2 (1884); Bd. 24, N. F. Bd. 6 (1888), p. 52.*
229. **Taylor, A. E.,** *Ueber Eiweißspaltung durch Bakterien. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 36 (1902), p. 487.*
230. **van Tieghem,** *Recherches physiol. sur la germination. Ann. de Sc. nat., (5) T. 17 (1873).*
231. **Tischutkin,** *Die Rolle der Bakterien bei der Veränderung der Eiweißstoffe auf den Blättern von Pinguicola. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 7, p. 346.*
232. **Tissier, H.,** et **Martelly,** *Recherches sur la putréfaction de la viande de boucherie. Ann. Inst. Pasteur, T. 16 (1902).*
233. **Vandevelde, A. J. J.,** *Ueber die Anwendung von Antiseptiken bei Untersuchungen über Enzyme. Biochem. Ztschr., Bd. 3 (1907), p. 315.*
234. **Vines, S. H.,** *Die Proteasen der Pflanzen. Ann. of Bot., Vol. 18 (1904); Vol. 12 (1906); Vol. 23 (1908).*
235. — *Ann. of Bot., Vol. 12 (1898). Ref. Naturwiss. Rundschau, Bd. 24 (1899).*
236. — *Das proteolytische Enzym von Nepenthes. Ann. of Bot., Vol. 11 (1897), p. 563. Ref. Naturwiss. Rundschau, Bd. 13 (1898), p. 229.*
237. **de Vries,** *Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera. Bot. Ztg., 1881.*
238. **Ward, J.,** *On a lily-disease. Ann. of Bot., 1888, p. 317.*
239. **Wehmer, C.,** *Chem. Ztg., Bd. 19 (1895), p. 2088.*
240. — *Aspergillus Wentii, eine neue technische Pilzart Javas. Bakteriol. Ctbl. (2), Bd. 2 (1896), p. 140.*
241. — *Aspergillus Oryzae, der Pilz der japanischen Sakébrauerei. Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 1 (1895), p. 150 ff. und p. 565.*
242. **Weiss, Fr.,** *Ueber das proteolytische und ein eiweißkoagulierendes Enzym keimender Gerste. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 31 (1901), p. 79.*
243. **Went, F. C.,** *Ueber den Einfluß der Nahrung auf die Enzymbildung. Pringsh. Jahrb., Bd. 36 (1901).*
244. **Went** und **Prinsen Geerlings,** *Beobachtungen über die Hefearten und zuckerbildenden Pilze der Arakfabrikation. Verhandl. d. koningl. Akad. van Westensch. te Amsterdam, II, Ser. 2, No. 2, Amsterdam 1895.*
245. **Wigand, A.,** *Das Protoplasma als Fermentorganismus. Forsch. a. d. bot. Garten in Marburg, Heft 3.*

246. **Windisch** *und* **Schellhorn,** *Ueber das eiweißspaltende Enzym der gekeimten Gerste. Wochenschr. f. Brauerei, Bd. 17 (1900).*
247. **Winterstein, E.,** *Ueber das Verhalten der Cellulose gegen verschiedene Säuren und Alkalien. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 17 (1893), p. 391.*
248. **Wohlgemuth, J.,** *Ueber eine neue Methode zur quantitativen Bestimmung des diastatischen Fermentes. Biochem. Ztschr., Bd. 9 (1908), p. 1.*
249. **Wortmann, J.,** *Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 6 (1882), p. 287.*
249a. — *Ueber den Nachweis, das Vorkommen und die Bedeutung des diastatischen Enzyms in den Pflanzen. Bot. Zeitg., Bd. 48 (1890), p. 581, 597, 617, 633, 657.*
250. **Wroblewsky, A.,** *Ueber die chemische Beschaffenheit der Diastase etc. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 24 (1898), p. 173.*
251. **Wijsman,** *De Diastase beschouwd als mengsel van Maltase en Dextrinase, Amsterdam 1889.*
252. **Zalesky, W.,** *Ueber die Rolle der Enzyme bei der Umwandlung organischer P-Verbindungen in keimenden Samen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 24 (1906).*
253. **Zoja, L.,** *Untersuchungen über die Zersetzung des Elastins durch anaërobe Mikroorganismen. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 23 (1897), p. 236.*

Zweiter Teil.

Die Ernährung der Einzelligen (Protozoa).

I. Die Nahrungsaufnahme.

Indem wir uns nun der Ernährung der Tiere zuwenden, finden wir schon auf der niedersten Stufe der Ausprägung tierischen Lebens, bei den Protozoen, ungleich kompliziertere Verhältnisse vor als bei den Pflanzen. Es liegt dies in erster Linie in dem Umstande begründet, daß, wenn wir vielleicht von den Myxomyceten, deren pflanzlicher Charakter wohl sehr zweifelhaft ist, absehen, die bei weitem größte Zahl der hierhergehörigen Organismen auf die Zufuhr geformter Nahrung angewiesen ist. Dies hat vor allem zur Folge, daß der Modus der Aufnahme schon bei den einzelligen Tieren sich oft sehr kompliziert gestaltet, wofür insbesondere die ciliaten Infusorien eine Fülle interessanter Beispiele liefern. In direktem Gegensatz dazu sehen wir alle einzelligen Pflanzen durchaus angewiesen auf Nahrungsstoffe in flüssigem, d. h. gelöstem Zustande, wie es ja schon durch das Vorhandensein einer den Plasmakörper meist allseitig umhüllenden Membran bedingt wird. Aehnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den Protozoen nur in der Gruppe der endoparasitisch in anderen Tieren lebenden Sporozoen (Gregarinen), deren Zellleib von einer ektoplasmatischen Membran lückenlos umhüllt wird und die daher, ähnlich wie Pflanzenzellen, auf die Aufnahme gelöster Nahrungsstoffe angewiesen sind.

A. Rhizopoda (Amoebina, Mycetozoa, Heliozoa, Radiolaria, Foraminifera).

a) Wird gelöste Nahrung aufgenommen?

In bezug auf die Natur der Nahrung scheinen die Amöben und Foraminiferen hauptsächlich einzellige Pflanzen (Diatomeen, Protokokken u. a.), zum Teil aber auch Detritus, sowie Teile mehrzelliger Pflanzen (Algen) aufzunehmen, während die Heliozoen kleine, lebhaft bewegliche Tiere (Infusorien u. a.) bevorzugen. In Radiolarien hat Haeckel (73) die mannigfachsten Nahrungskörper, teils ganze einzellige Tiere oder Pflänzchen, teils Bruchstücke von solchen beobachtet. Besonders häufig fanden sich Diatomeen und Infusorien, speziell die an der Oberfläche des Meeres häufigen Tintinnoïden. Von der Aufnahme der letzteren in das extra-

kapsuläre Plasma überzeugte sich Cienkowsky (32) und konnte feststellen, daß dieselben tatsächlich verdaut und assimiliert werden, indem er das gelbe Pigment der Tintinnoïden das umgebende Radiolarienplasma gelb färben sah.

Demgegenüber vertrat K. Brandt (15) die Ansicht, daß die Sphärozoen keine feste Nahrung aufnehmen, sondern sich auf Kosten der parasitischen, sogenannten gelben Zellen ernähren. Auch für die Rhizopoden der Tiefsee wurde in Anbetracht der Schwierigkeit, die hier der Erwerbung geformter Nahrung entgegensteht, die Ansicht geäußert, daß dieselben wohl überhaupt nicht mit fester, sondern mit flüssiger Nahrung ihr Leben fristen. Speziell hat Wyville Thomson (176) sich die Existenz flüssiger Nahrung in jenen Tiefseegründen etwa in der Art vorgestellt, daß durch das beständige Absterben großer Mengen mariner Organismen und die allmähliche Zerstörung und Lösung derselben das Meerwasser stets eine zur Ernährung dieser Formen hinreichende Quantität gelöster organischer Substanzen enthält, ja, wie er sich ausdrückt, gewissermaßen eine sehr verdünnte Lösung von Protoplasma darstelle.

Es sind diese Anschauungen darum von grossem Interesse, weil in allerneuester Zeit wieder A. Pütter (142—144) auf die Bedeutung gelöster organischer Substanzen des Meerwassers für die Ernährung tierischer Organismen großes Gewicht gelegt hat. Er ist der Meinung, „daß die Algen der Lichtzone bei weitem nicht ausreichen, um auch nur einen geringen Teil des Nahrungsbedarfes der Tiere ihres Lebensbezirkes durch ihre Leibessubstanz direkt oder indirekt, auf dem Umwege über pflanzenfressende Tiere, zu decken". „Will man aber wirklich annehmen, daß ständig eine erhebliche Menge absterbender Organismen in die Tiefe sinkt, so ist es weiter sehr unwahrscheinlich, daß diese Leichen überhaupt in sehr erhebliche Tiefen, (3000—6000 m), kommen, denn bei der äußerst geringen Sinkgeschwindigkeit mikroskopischer Wesen würden sie zu dem Wege recht lange brauchen, und bei dem hohen Bakteriengehalt des Meerwassers — ca. 1000 Keime pro 1 ccm — würde die absinkende Leiche längst von Spaltpilzen (und Sproßpilzen) überwuchert und gelöst sein, so daß höchstens die Reste, die für die Planktonbakterien unzugänglich wären, in die Tiefe gelangen könnten." Dagegen hält er alle diese Schwierigkeiten für beseitigt, wenn „der bei weitem größte Teil des Nahrungsbedarfes der Tiere (der Tiefsee) durch Aufnahme gelöster Stoffe gedeckt wird." „Die gelösten C-Verbindungen, die im Oberflächenwasser nachgewiesen werden können, werden mit größter Wahrscheinlichkeit in annähernd gleicher Menge auch in der Tiefsee vorhanden sein, wohin sie durch Diffusion und Strömungen bei unbegrenzt zur Verfügung stehenden Zeiträumen mit Notwendigkeit gelangen müssen, und dort wie hier eine ungeheuer ergiebige Quelle der Nahrung bilden" (Pütter).

Demgegenüber scheinen mir aber die Einwände, welche Bütschli (19) schon vor langer Zeit gegen Thomson gemacht hat, sehr berechtigt zu sein, indem er es für unwahrscheinlich hält, daß bezüglich der Ernährungsverhältnisse so tiefgreifende Verschiedenheiten zwischen naheverwandten Formen existieren, zumal, wie schon Möbius hervorhob, geformte Zerfallsmassen abgestorbener Tiere und Pflanzen der seichteren Küstenregionen wohl sicher auch allmählich nach der Tiefe geführt werden; „andererseits existiert ja auch in jenen Tiefen-

regionen noch tierisches Leben höherer Ausbildungsstufe, von dessen Zerfallsprodukten wohl die Ernährung jener Tiefseerhizopoden vor sich gehen kann, ohne daß wir auf jene Ausflucht der flüssigen, gelösten Nahrungsstoffe zu rekurrieren nötig hätten.“ Auch beweist ja das Vorkommen zahlreicher hochorganisierter Tiere (Fische) in den größten Tiefen, daß an geformter tierischer und pflanzlicher Nahrung hier kein Mangel sein kann. Auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—99 ist die Zahl der flottierenden Organismen in der kalten Region bis zu 2000 m Tiefe eine ziemlich beträchtliche, nimmt aber dann nach dem Grunde zu rasch ab. Doch wurden in einem Schließnetzzuge, der die Region von 5000 bis 4400 m durchfischte (59. Breitengrad), noch 4 Gattungen lebender Copepoden mit zahlreichen, lebhaft sich bewegenden Larven derselben, ein lebender Ostrakode und mehrere Radiolarien mit wohlerhaltenem Inhalt gefunden. Daneben fanden sich zahlreiche leere oder mit zersetztem Inhalt erfüllte Schalen von Globigerinen, Radiolarien und Flügelschnecken, und es darf behauptet werden, daß azoïsche Wasserschichten zwischen Oberfläche und Meeresgrund nicht existieren (Ztschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin, Bd. 34 [1899]).

Die Ansichten Pütters würden, wenn sie sich als richtig erweisen sollten, eine vollständige Umwälzung aller unserer Anschauungen über tierische Ernährung bedeuten und es erscheint daher wohl angezeigt, sie vorläufig mit der erforderlichen Skepsis zu betrachten, um so mehr als das Tatsachenmaterial, auf welches sie begründet werden, keineswegs so sicher fundiert ist, wie es in solchem Falle unbedingt gefordert werden muß. Pütter glaubt erweisen zu können, daß die Menge schwebender Organismen (Plankton) im Mittelmeer viel zu gering ist, um den Nahrungsbedarf der Tiere zu decken, und daß daher noch andere sehr bedeutende Nahrungsquellen vorhanden sein müssen, die er in gelösten organischen Verbindungen des Seewassers erblickt, aus denen die Meerestiere im Gegensatze zu den Landtieren und in Analogie mit den Endoparasiten ihre Hauptnahrung beziehen sollen. Das Meer würde Pütters Auffassung zufolge für wirbellose Tiere, ja sogar für Wirbeltiere (Fische) eine Nährlösung darstellen, aus der sie die darin vorhandenen organischen Nährstoffe so aufnehmen, wie es die Gewebszellen und die Parasiten aus den Körperflüssigkeiten und wie es die Pflanzen aus dem Bodenwasser, oder im Falle sie frei schwimmen, aus dem umgebenden Wasser tun. In letzter Instanz wären nach Pütter die Planktonalgen die eigentliche Nahrungsquelle der Tiere, indem in deren Stoffwechsel „in großer Menge lösliche Kohlenstoffverbindungen gebildet und an das Meerwasser abgegeben werden, vielleicht nachdem ein erheblicher Teil schon durch die den Algen anhaftenden Bakterien Veränderungen erfahren hat“. „Von den gelösten C-Verbindungen, sowie zum sehr geringen Teil von den Leibern der Planktonalgen lebt die ganze Masse der Meerestiere, d. h. sie baut einerseits ihre gesamte Körpersubstanz aus diesen Stoffen auf und verwendet sie außerdem als Nahrung im Betriebsstoffwechsel, und diese letztere Verwendung stellt vieltausendmal höhere Anforderungen an die Stoffzufuhr als der Baustoffwechsel“ (Pütter).

Pütter stützt sich bei seinen Betrachtungen in erster Linie auf das angebliche große Mißverhältnis zwischen dem Nahrungsbedürfnis der Meerestiere und der im Plankton ihnen faktisch gebotenen Nahrungsmenge. Unter Zugrundelegung von Planktonbestimmungen, die H. Lohmann (110) im Jahre 1900 bei Syrakus ausführte, berechnet Pütter, daß in 1000 Litern in Form von Plankton nur 4 mg C und 0,4 mg N vorhanden gewesen sind.

Dem Volumen nach gestaltet sich die Zusammensetzung des Planktons für 1000 Liter im gegebenen Falle, wie folgt:

Protophyten	17,00 cmm
Protozoen	1,13 „
Bakterien	0,8 „
Metazoen	34,7 „
Summe	53,63 cmm

Lohmann (110) selbst hat in einer Kritik der Pütterschen Arbeiten ausdrücklich betont, daß „die Menge des Planktons entschieden erheblich größer ist, als Pütter annimmt". Der durchschnittliche Planktongehalt ist nach Lohmann wahrscheinlich mehrmals, in Zeiten besonderen Reichtums wohl 15mal höher. Demungeachtet würde aber selbst eine noch größere Planktonmenge nicht genügen, um das C-Bedürfnis der Meerestiere zu befriedigen, wenn sich wirklich die von Pütter hierüber gemachten Angaben bestätigen sollten. Er findet, daß ein Exemplar von *Suberites domuncula* von 60 g Lebendgewicht in einer Stunde 0,92 mg C umsetzt. Es müßte also in der gleichen Zeit von diesem festsitzenden Schwamm eine Wassermasse ausgefischt werden, deren Gehalt an Planktonorganismen diese C-Menge repräsentiert, d. h. 242 Liter. Der Schwamm müßte somit die Fähigkeit haben, in einer Stunde an Wasser das rund 40 000-fache des eigenen Volumens durch sein Kanalsystem zu treiben, was gänzlich ausgeschlossen erscheint. Er kann bestenfalls das 5-fache seines Volumens (also 300 ccm) bewältigen und würde demnach, auch wenn diese Wassermenge restlos ausgefischt würde, nur ein kleiner Bruchteil der zur Ernährung pro Stunde erforderlichen C-Menge in Gestalt von geformter Nahrung erhalten.

„Aehnlich liegen nach Pütters Berechnungen die Verhältnisse bei *Cucumaria grubei* und einer Reihe anderer mariner Evertebraten und Protozoen. Er findet stets, daß das Plankton der für die betreffenden Tiere ausfischbaren Wassermenge bei weitem nicht ausreicht, um ihren C-Bedarf zu decken. *Collozoum* müßte das 94 000-fache, *Rhizostoma* das 850-fache, *Carinarina* das 790-fache, *Cestus* das 320-fache, *Pterotrachea* das 980-fache, *Tethys* das 1500-fache, *Ciona* das 2000-fache, *Salpa pinnata* das 1000-fache und *Salpa tilesii* das 170-fache des eigenen Volumens stündlich abfischen können, um aus den erbeuteten Planktonorganismen den C-Bedarf decken zu können." (M. Wolff, Referat über Pütters Untersuchungen im Biol. Ctbl., Bd. 24 [1909].)

Pütter sieht sich also auf Grund seiner Stoffwechseluntersuchungen zu der Annahme gezwungen, daß den Meerestieren neben den Planktonorganismen noch andere Nahrungsquellen zur Verfügung stehen, und erblickt diese in den schon erwähnten gelösten C-Verbindungen, welche er in überraschend großer Menge im Seewasser nachweisen zu können glaubte. Im Oberflächenwasser des Golfes von Neapel fand er pro Liter 65 mg C (und 0,56 mg N), während das Plankton, das im Meerwasser lebte, nur 0,004 mg C und 0,0004 mg N enthielt. Mithin war das Wasser etwa 16000mal reicher an C und 1400mal reicher an N in dieser Form als das Plankton, und wenn man die in anorganischer Form enthaltene C- und N-Menge noch hinzunimmt (1 Liter 92 mg C und 0,74 mg N), stellt sich das Verhältnis sogar auf das 25 000-fache resp. 1850-fache des Planktons (Lohmann). Nun ist aber Henze (78) bei einer Nachprüfung von Pütters Analysen zu dem Resultat gekommen, „daß diese hohen Werte in einem Fehler der Pütterschen Untersuchung begründet sind, und im Meerwasser der Neapler Bucht in Wirklichkeit nur so geringe Mengen organisch gebundenen Kohlenstoffes vorkommen, daß dieselben völlig in die Fehlergrenzen der Versuche fallen und daher nicht als Beweis für irgendwelche Schlußfolgerungen dienen können" (Lohmann l. c.). Unter Anerkennung dieser Tatsache hat dann Pütter die Resultate von Untersuchungen Natterers seinen Rechnungen zu Grunde gelegt. „Sie geben immer noch eine C-Menge von 7—9 mg im Liter Seewasser, die dann also doch noch immer gewaltig den Planktonkohlenstoff — um das 1700—2250-fache — übertrifft."

Es ist selbstverständlich ganz unmöglich, ohne eigene Untersuchungen über den Wert oder Unwert der Grundlagen, auf welche PÜTTER das ganze große Gebäude seiner Schlußfolgerungen errichtet, ein Urteil zu fällen. Eines aber scheint wohl sicher, daß es erneuter und mit strengster Kritik ausgeführter Untersuchungen bedarf, um diese Grundlagen zu schaffen. Es darf und muß verlangt werden, daß so weittragende Schlüsse auf völlig unangreifbaren Prämissen ruhen, und dies scheint mir bis jetzt keineswegs der Fall zu sein. Es muß verlangt werden, daß die Analysen des Seewassers nach sorgfältigster Filtration vorgenommen werden und daß auch dem Umstande Rechnung getragen wird, daß, wie bekannt, viele der zarteren Planktonorganismen schon beim Auffangen mit Netzen oder beim Zentrifugieren zerfließen und so ihre Leibessubstanz dem Wasser untrennbar beimischen. Auch hat LOHMANN mit Recht betont, daß neben den Planktonorganismen noch ein zweiter ungelöster Bestandteil des Meerwassers in Betracht kommt, nämlich der Detritus (110, p. 27), den PÜTTER kaum berücksichtigt und der sich im Meere stets in großer Menge findet. Es will mir aber scheinen, daß, ganz abgesehen von der Unsicherheit der experimentellen Daten, auch allgemein biologische Erwägungen zu den stärksten Bedenken Anlaß geben. Ueberall sehen wir bei Tieren, von den niedersten Einzelligen angefangen, Einrichtungen für die Aufnahme geformter fester Nahrungsstoffe und deren weitere Umwandlung in resorptionsfähiges Material (Verdauung) entwickelt und es muß doch wohl das lebhafteste Befremden erregen, wenn PÜTTER die Ansicht vertritt, daß der Darmkanal in vielen Fällen für die Nahrungsaufnahme keine oder nur eine unwesentliche Rolle spielt, während die Kiemen hauptsächlich der Absorption gelöster Nährstoffe dienen sollen.

Nun ist es ja richtig, daß alle im Gewebsverbande der Tiere und Pflanzen lebenden Zellen sich so gut wie ausschließlich auf Kosten der in der umspülenden Flüssigkeit (Körperflüssigkeit, Lymphe) enthaltenen gelösten anorganischen und organischen Stoffe ernähren und da das Gleiche auch für die saprophytisch lebenden Einzelligen gilt, so läßt sich prinzipiell die Möglichkeit einer derartigen Lebensweise auch für andere frei im Wasser lebende einzellige Tiere oder sogar einfacher gebaute Metazoen nicht wohl in Abrede stellen. Das Meer würde für diese Wesen, wie sich PÜTTER ausdrückt, gewissermaßen „die Lymphe sein, von der sie leben“. Indessen steht und fällt jede derartige Vorstellung damit, ob es, wenn auch nur in einem einzigen Falle, möglich ist, etwas Derartiges wirklich nachzuweisen und einen derartigen Beweis hat meines Erachtens PÜTTER bis jetzt nicht einwandfrei erbracht. Wenn er bei Besprechung dieser Verhältnisse an die parasitisch lebenden Sporozoen (Gregarinen). Amöben und Ciliaten erinnert, die sich von den Körperflüssigkeiten ihrer Wirte ernähren, so gilt von ihnen das gleiche, wie von allen Gewebszellen, sie leben in einer verhältnismäßig konzentrierten „Nährlösung“, der gegenüber der Gehalt des Meer- und Süßwassers an gelösten organischen Substanzen wohl als verschwindend gelten darf.

Aehnliche Anschauungen wie PÜTTER hat bezüglich der Ernährung der Spongien, ja sogar einer kleinen Medusenform schon viel früher auch MEREJKOWSKY (116) geäußert.

b) Abhängigkeit der Amöben von Bakterien.

Mit Rücksicht auf die eben erörterte Frage, ob einzellige, amöboïd bewegliche, nicht parasitische Organismen tierischen Charakters durch Aufnahme gelöster organischer Substanzen allein ernährt werden können, erscheinen gewisse neuere Versuche über Reinkultur von Amöben auf künstlichen Nährböden von großem Interesse. Es mag gleich hier bemerkt sein, daß es bis jetzt nicht geglückt ist, Amöben bakterienfrei zu züchten und daß es sich immer nur um mit Bakterien verunreinigte Speciesreinkulturen handelt. Sieht man ab von einigen älteren, nicht einwandfreien Versuchen, so waren es wohl zuerst Kruse und Pasquale (101), welchen es gelang, die im Stroh enthaltenen Amöben zu züchten, indem sie zerkleinertes, mit Wasser übergossenes Stroh in den Brutofen stellten. In der Folge verwandten sie auch Strohinfus verschiedener Konzentration von verschiedenen Strohsorten und verschiedener Reaktion, auch fügten sie Bouillon oder Serum zu der Strohabkochung. Ferner kamen Infuse von Pferde- und Kuhmist, sowie einfaches Fluß-(Nil)-Wasser allein oder unter Zusatz von Nährstoffen, wie Bouillon, Serum, Blut etc. zur Verwendung. Celli und Fiocca (27) machten dann zuerst den Versuch, Amöben (*A. guttula, oblonga, coli, spinosa, diaphana, vermicularis* und *arborescens*) auf festem Substrate (alkalinisierte Kartoffel, alkalinisiertes Gelee aus *Fucus crispus* [5 Proz.]) zu züchten, betonten aber schon die Unmöglichkeit, Bakterien ganz auszuschließen, und gelangten zu der Ansicht, daß zwischen Amöben und Bakterien eine „sehr intime Symbiose“ bestehen müsse.

Auf Kieselsäure- oder Agarplatten, welche zur Kultur von Nitritbakterien vorbereitet und mit Bodenproben beimpft waren, stellen sich, wie Bejerinck (6) fand, neben jenen Nitritorganismen fast regelmäßig besondere sporenbildende Erdamöben (*A. nitrophila*) ein, deren Häufigkeit ganz offenkundig von den gleichzeitig sich entwickelnden Bakterienkolonien bedingt wird, indem die Amöben sich von den Bakterien ernähren und nur sehr wenig weit kriechen, sobald ihnen die Nahrung fehlt, dagegen bei direkter Aussaat der Erdbakterien sich ziemlich schnell von Kolonie zu Kolonie bewegen, um bald die ganze Platte zu besiedeln.

Noch interessanter ist das Verhalten einer zweiten Amöbenart, welche Beijerinck aus von Wespen angenagten Trauben, die spontan in Gärung geraten waren, neben *Saccharomyces apiculatus* und Essigbakterien zunächst auf Malzgelatineplatten züchtete (*Amoeba zymophila*). „Schon aus den ersten Impfstrichen des von den Trauben herrührenden Rohmaterials krochen an bestimmten Stellen die Amöben in Scharen hervor und erzeugten stellenweise einen schleierartigen Belag auf der Platte.“ Bei mehrfach wiederholter Ueberimpfung gelang es, „Reinkulturen“ von Amöben + *Saccharomyces apiculatus* oder auch Amöben + Essigbakterien zu erhalten. Alle Bemühungen, Kulturböden zu finden, welche Amöbenwachstum ohne die Gegenwart von Bakterien oder Hefezellen ermöglichen sollten, blieben vergeblich, so daß die Amöben sich zweifellos nur durch Aufnahme fester organischer Nahrungskörper erhalten können. „Die im Schleier vorkommenden Amöben sterben unvermeidlich, auf welchem Kulturboden sie sich auch vorfinden, sofern sie nicht neue Hefe- oder Bakterienkolonien infizieren und zur Nahrung verwenden können.“ Auch Schardinger (153), welcher eine Amöbe aus menschlichen diarrhoischen Stühlen (*A. coli*) auf Heuaufgußagar zu züchten versuchte, gelang es nicht, bakterienfreie Kolonien zu erhalten. Frosch (55) züchtete eine aus Gartenerde erhaltene Amöbenart mit nicht sporenbildenden Bakterien zusammen, so lange bis die Amöben sich encystiert hatten. Ein Mittel, diese Cysten lebensfähig

zu erhalten und gleichzeitig die Bakterien abzutöten, fand FROSCH in 20-proz. Natronlauge, wenn dieselbe 3 Tage auf die Mischkulturen wirkte. Wurden dann die Amöbencysten auf einem geeigneten festen oder flüssigen Nährboden ausgesät, so entwickelten sie sich ausnahmslos nur dann, wenn zugleich lebende Kolonien einer gewissen, von FISCH reingezüchteten Bakterienform in dem Kultursubstrat vorhanden waren. Die Versuche von FISCH wurden später von ZAUBITZER (187) mit gleichem Erfolg wiederholt. Das Vorhandensein lebender Bakterien war für die Entwicklung und Vermehrung der Amöben absolut unerläßlich. Obschon in der Regel verschiedene Bakterienspecies sich gleich gut zur Ernährung der Amöben eignen, so scheint es doch auch solche zu geben, welche direkt schädlich wirken und dürfte die Ursache wohl in giftigen bakteriellen Stoffwechselprodukten zu suchen sein. J. TSUJITANI (178) gebrauchte den Kunstgriff, *Amoeba lobosa* mit einer Reinzucht einer wenig widerstandsfähigen Bakterienart (Cholerabacillen) vereint zu züchten. Die Amöben nähren sich dann von diesen Bakterien und werden im encystierten Zustande im Exsikkator über H_2SO_4 getrocknet. Dabei sterben die Cholerabacillen ab, während die lebensfähigen Cysten zurückbleiben. Wurden solche bakterienfreie Amöbencysten auf Gelatine- oder Agarnährböden ausgesät, so entwickeln sie sich zwar zu ihrer vegetativen Form, aber es erfolgt keine Weitervermehrung. Wenn man jedoch einige lebende Bakterien hinzufügt, so sieht man bald üppige Vermehrung der Amöben, und selbst mit abgestorbenen Bacillen lassen sie sich, wenn auch weniger gut, kultiviren. Solche „Doppelreinkulturen" von Amöben mit Bakterien sind dann auch noch von MOUTON (126) sowie von MUSGRAVE u. CLEGY (128), LÉSAGE (105) und TISCHUTKIN (177) gemacht worden. ZAUBITZER (187), welcher eine Anzahl bis dahin zur Amöbenzüchtung nicht benutzter Nährböden verwendete, stellte namentlich den Prozentgehalt derselben an Eiweißkörpern fest, bei welchem sich die Amöbenentwicklung (*A. limax*) am kräftigsten entfaltete, konnte aber auch nur die Unmöglichkeit nachweisen, Amöben in Reinkultur zu züchten. MOUTON, auf dessen Beobachtungen über die Verdauung der Amöben ich später zurückkomme, züchtete eine aus Gartenerde gewonnene Amöbenart auf Gelatine zusammen mit *Bact. coli*, wie auch mit anderen Bakterienarten. Sein ingeniöses Verfahren, solche „cultures pures mixtes" zu erhalten, kann hier nicht näher besprochen werden.

Eine absolute Reinkultur glaubte NADSON (129) mit Myxamöben (von *Dictyostelium mucoroïdes*) erzielt zu haben. Doch stellte sich auch bei diesen Versuchen heraus, daß bestimmte Bakterien das Wachstum des *Dictyostelium* außerordentlich fördern. Als gewöhnlicher Begleiter dieser Myxamöben trat der *Bac. fluorescens liquefaciens* auf und NADSON glaubte daher, daß es sich hier um eine Art von Symbiose handelte.

Neuere Versuche mit diesem merkwürdigen, zu den Acrasieen gehörigen, auf Pferde- und Kaninchenmist wachsenden Organismus von G. POTTS (138) haben gezeigt, daß es sich auch in diesem Falle nicht um eine wirkliche absolute Reinkultur gehandelt haben konnte, indem für das Gedeihen des *Dictyostelium* Bakterien unbedingt erforderlich sind. Die Sporen dieser in vieler Hinsicht sehr interessanten Myxomycetenform liefern bei ihrer Keimung direkt Amöben, welche wachsen und sich durch Teilung vermehren, solange die Ernährungsbedingungen günstig sind. Später bilden dieselben durch Aneinanderlagerung ein Pseudoplasmodium, bleiben aber stets deutlich voneinander gesondert, ohne jemals wie bei echten Plasmodien zu einer einheitlichen Plasmamasse zu verschmelzen. Daher fehlt auch die sonst so charakteristische Strömung des Plasmas. POTTS hält es für fraglich, ob in diesem der Fruchtbildung meist nur wenige Stunden vorangehenden Stadium Ernährung stattfindet. Jedenfalls sind es die freilebenden isolierten Amöben, bei welchen Ernährung und Wachstum am lebhaftesten erfolgt. POTTS konnte feststellen, daß dieselben in Gemeinschaft mit Bakterien leicht auf festen (Agar, Gelatine) oder flüssigen Medien gezüchtet werden können, denen als

Nährstoffe Auszüge aus Mist oder Bohnenstengeln oder am besten Maiskörnern beigefügt werden und auf deren Oberfläche die Sporen ausgesäet werden. Als organische N-Quellen fand Potts Legumin, Caseïn, Nukleïn, Leucin, Pepton brauchbar, doch kann der N auch aus $(NH_4)NO_3$ entnommen werden; als C-Quelle erwies sich außer Pepton und Leucin besonders eine der Glukosen oder Disaccharide (besonders Maltose) geeignet. In aus Mais hergestellten Nährmedien konnten die Eiweißsubstanzen und wahrscheinlich auch Spuren von amidähnlichen Substanzen als N-Quelle gelten, und Substanzen von dextrinähnlicher Natur, durch Hydrolyse aus Stärke gebildet, konnten C liefern. In Pferdemist gewähren Spuren von Harn- und Hippursäure-N nach Potts wahrscheinlich die nötigen Mengen dieses Elementes; die C-Quelle bieten vielleicht Pentosen. Die Versuche von Potts haben sicher ergeben, daß *Dictyostelium* auf künstlichen Medien von bekannter chemischer Zusammensetzung gerade so gut, ja noch besser gezüchtet werden kann, wie es in der Natur wächst. Die unerläßliche Voraussetzung bleibt aber immer die Anwesenheit von Bakterien. Es gelang in keiner Weise, eine bakterienfreie Reinkultur zu erhalten. Ohne Bakterien kann auch *Dictyostelium* trotz seines pflanzlichen Ernährungstypus nicht leben. Doch ist es nicht auf eine gewisse Species angewiesen. Es wurde mit Erfolg von Potts mit Reinkulturen von *Bac. fluorescens liquefaciens, Bac. subtilis; Bac. megatherium* und *Bact. fimbriatum* kombiniert, kann aber zweifellos noch mit vielen anderen Arten fortkommen. Die Abhängigkeit der *Dict.*-Amöben von den Bakterien läßt zunächst vermuten, daß diese Amöben Bakterien fressen. Dies ist aber trotz wiederholter Versuche nie beobachtet worden: man sah weder, daß die Amöben Bakterien verschlangen, noch fand man Bakterien in den Amöben. Bei anderen Myxomyceten, z. B. *Didymium*, ist, wie zuerst Lister (109) beobachtete, die tatsächliche Einführung von Bakterien leicht zu beobachten, und man kann dieselben in den Nahrungsvakuolen ohne weiteres sehen. Bei der kolossalen Anzahl der von *Dictyostelium* zerstörten Bakterien müßte man, wenn sie in den Amöben verdaut würden, unbedingt imstande sein, etwas von dem Prozesse wahrzunehmen. Potts kommt daher zu dem Resultat, daß die Bakterien außerhalb der Amöben durch nach außen abgeschiedene Enzyme verdaut und die löslichen Produkte dieser Verdauung resorbiert werden.

Ganz neuerdings hat auch wieder E. Vahlkampf (179) sehr eingehende Versuche über die Züchtung der Strohamöbe (*A. limax*) auf den verschiedensten festen und flüssigen Nährböden angestellt, ohne den Erfahrungen aller seiner Vorgänger etwas wesentlich Neues hinzufügen zu können. Das Vorhandensein von Bakterien (*Bac. subtilis* und *alvei*) erwies sich immer als unerläßlich für das Gedeihen der Amöben. Wenn die Amöbenentwicklung auf einigen Nährböden eine kräftigere ist als auf anderen, so liegt dies nur daran, daß jene den Bakterien geeignetere Nahrung bieten, nicht aber den Amöben. Es ist darum auch die Zusammensetzung der Nährmedien für die Amöbenzüchtung keineswegs so wichtig, wie vielfach angenommen wurde. Sie besitzen nur einen mittelbaren Einfluß durch die Ernährung der Bakterien auf die Amöbenentwicklung. Den Amöben muß die Möglichkeit einer reichlichen, aber nicht zu kräftigen Ernährung geboten sein, weil anderenfalls die Amöben auch nur schlechtes Wachstum und eine schwache Fortpflanzung zeigen (Vahlkampf). Ungeachtet dieser Abhängigkeit von Bakterien kann doch von einer „Symbiose“ nicht wohl gesprochen werden, indem mit diesem Begriff das Zusammenwirken zweier Organismen zu ihrem beiderseitigen Vorteil verbunden ist, während in diesem Falle doch nur die Amöben es sind, die von den Bakterien Nutzen ziehen.

Von besonderer Wichtigkeit ist nun auch die Tatsache, daß selbst endoparasitisch lebende Amöben sich niemals,

soweit bisher bekannt ist, ausschließlich von gelösten organischen Substanzen ernähren, sondern ausnahmslos auf die Einfuhr fester geformter Nahrung angewiesen sind, genau wie die freilebenden Formen.

Sowohl im Dickdarm des Menschen wie im Darme vieler Tiere ist das Vorkommen von Amöben nachgewiesen, deren Verhalten im übrigen ganz dem der freilebenden entspricht, die zum Teil als Krankheitserreger wirken, anderenfalls aber als unschuldige Kommensalen zu betrachten sind. „Nicht viel anders als viele der freilebenden Arten führen sie in dem flüssigen Darminhalt ein halb saprozoïsches Dasein, indem sie bei ihren ‚amöboïden‘ Bewegungen lebende und tote organische Materie, wie sie ja im Darminhalt im Ueberfluß vorhanden ist, mit den Pseudopodien umfließen . . . Eine rein parasitische Ernährung durch die Säfte ihrer Wirte ist nirgends nachgewiesen, stets erscheint ihr Körper in den Nahrungsvakuolen von allerhand Bestandteilen des Darmes ihrer Wirte erfüllt, nicht selten fressen sie sogar die anderen Darmparasiten mit Vorliebe auf“ (Doflein, 41).

Im speziellen sei erwähnt, daß *Entamoeba muris* aus dem Dünndarm und dem Blinddarm der Hausmaus sich vor allem von Bakterien, Flagellaten und anderen etwa an gleichem Orte vorhandenen Parasiten ernährt, aber auch abgelöste Epithelzellen verzehrt. Im Plasmakörper von *Entamoeba blattae* fand Grassi Stärkekörner, Sporen, Pilzmycelien und Bakterien, die aus dem Darminhalte der Schaben stammen, wo die Amöbe in Gesellschaft von Würmern, Infusorien und Flagellaten den erweiterten Anfangsteil des Enddarmes unmittelbar hinter der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße bewohnt. In *Entamoeba Kartulisi* (Doflein) fand Kartulisi, der Entdecker derselben, Blut und Eiterzellen eingeschlossen (Doflein, 41).

c) Die Aufnahme fester Nahrungskörper.

1. Amöben und Heliozoen.

In bezug auf die Nahrungsaufnahme der lobosen Amöben, zu welchen alle die bisher erwähnten Formen gehören, pflegt man seit lange und mit Recht von einem Umfließen des Amöbenplasmas um den Nahrungskörper herum zu sprechen. „Eine Amöbe, die wir im Wassertropfen unter dem Mikroskop beobachten, kriecht“, wie Verworn (181) in seiner Allgemeinen Physiologie sehr anschaulich schildert, „indem sie bald hierhin, bald dorthin die lebende Substanz ihres formlosen Plasmakörpers in breite, lappenförmige Ausläufer vorfließen läßt, auf der Glasplatte umher. Plötzlich wendet sie sich auf eine kleine, in der Nähe liegende Algenzelle zu und kriecht heran, bis sie dieselbe berührt. Alsdann beginnt ihr Protoplasma in Form der gewöhnlichen lappigen Pseudopodien von der Seite her um die Algenzelle herumzufließen, aber durch das herandrängende Plasma wird die Algenzelle fortgeschoben und die Amöbe muß von neuem einen Versuch machen, mit ihren Pseudopodien die Zelle zu umfließen. Nach mehreren fruchtlosen Versuchen gelingt es häufig der Amöbe, die Algenzelle in eine solche Lage zu bringen und durch ein feines, klebriges Sekret so festzuhalten, daß ihre Pseudopodien die Alge vollständig umgreifen können. Indem jetzt das Protoplasma immer weiter und weiter um die Algenzelle herumfließt, schließt es sie allmählich von allen Seiten her ein und die Alge befindet sich von einer

dünnen Wasserhülle, der sogenannten „Nahrungsvakuole" umgeben im Innern der Amöbe, die dann unbehindert weiterkriecht. Die Amöbe nimmt also die geformte Nahrung in sich auf, indem ihr Protoplasma den Nahrungskörper einfach umfließt. Allein nicht immer verläuft der Akt so glatt. Die Schwierigkeiten, welche entstehen, bis der Nahrungskörper, der fortwährend dem Druck des heranfließenden Protoplasmas nachgibt, so fixiert ist, daß ihn das Plasma von allen Seiten umfließen kann, sind häufig so groß, daß die Amöbe sich mit ihren auch nach anderen Seiten fortdauernd vorfließenden Pseudopodien nicht selten wieder von ihrem Opfer entfernt und von neuem erst wieder herankriechen muß, um sich desselben zu bemächtigen, wenn sie sich nicht zu weit von der Einwirkungssphäre des Nahrungskörpers entfernt hat." Uebrigens bedarf es dabei gar nicht immer der Mithilfe von Pseudopodien, sondern es kann, wie namentlich bei Plasmodien von Myxomyceten gezeigt wurde, die Aufnahme irgendwelcher unlöslicher Partikel erfolgen, indem einfach das vorfließende Plasmodium einen Körper erreicht und umfließt, oder indem ein solcher auf die Oberfläche desselben gebracht wird. Auch kann es geschehen, daß ein festes Teilchen zwischen sich nähernde Plasmodienstränge eingeklemmt und mit deren Verschmelzung in das Innere des Plasmodiums gedrängt wird. Dabei ist es charakteristisch, daß hier ebensowohl wie bei Amöben jede beliebige Stelle der Körperoberfläche zur Aufnahme befähigt erscheint und zwar ebensowohl bei verschwindend geringer, wie bei mächtiger Entwicklung einer hyalinen Hautschicht.

Bei der prinzipiellen Uebereinstimmung, welche zwischen freilebenden nackten Protoplasmakörpern und solchen besteht, die, von einer Cellulosemembran umschlossen, ganz analoge Bewegungsphänomene zeigen, wie jene, kann es nicht überraschen, auch bei letzteren gelegentlich der Aufnahme fester Körper aus dem Zellsaft zu begegnen, wenngleich dieser Vorgang ebensowenig, wie in vielen Fällen bei Plasmodien, als Nahrungsaufnahme zu deuten ist. Es handelt sich eben in beiden Fällen um eine rein physikalische Erscheinung, welche unter Umständen der Ernährung dienen kann, aber dies durchaus nicht in allen Fällen tun muß. „Vermöge der zähflüssigen Beschaffenheit gestattet das lebende Protoplasma umhüllter Zellen, ebenso wie das der Plasmodien Aufnahme und Ausgabe fester Partikel, und wenn beides seltener als in hautbekleideten Zellen vorkommt, so ist das auf den Mangel der anderweitigen dazu nötigen Bedingungen zu schieben" (Pfeffer, 136).

Kommt es im Zellsaft zur Bildung von geformten Niederschlägen, wie es z. B. bei den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis*, sowie den Zellen der Wurzelhaube von *Hydrocharis morsus ranae* bei Zusatz von Methylenblau (0,001—0,005 Proz.) oder bei den Epidermiszellen des Keimstengels von *Vicia Faba* nach Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd (3—5 Proz.) der Fall ist, so findet man bei normal fortdauernder Plasmaströmung nach einigen Stunden Zellen, in deren Plasma ein einzelnes oder ein Aggregat blauer resp. braunroter Körnchen eingebettet ist. Sie liegen dabei entweder im Plasma selbst oder im Innern einer Vakuole eingeschlossen, wie es ganz ebenso auch bei Plasmodien der Fall ist. Bei den letzteren läßt sich keinerlei Wahlvermögen hinsichtlich der Beschaffenheit der aufgenommenen Stoffe feststellen. „Das Plasmodium vermag, was de Bary noch zweifelhaft ließ, ebenso indifferente als auch zur Ernährung nutzbare ungelöste Fremdkörper aufzunehmen und unter anderem auch Oeltropfen sowie lebende Organismen zu verschlucken."

PFEFFER sah außer Pollenkörnern und Sporen auch *Pleurococcus*, Diatomeen, *Pandorina morum*, *Chlamydomonas pulvisculus* kleine Pflänzchen von *Oedogonium* und *Nostoc* usw. in lebendem Zustande in das Plasmodium von *Chondrioderma* aufgenommen werden.

Der Umstand, daß die heterogensten anorganischen und organischen Substanzen wahllos aufgenommen werden, macht es wenigstens für Myxomycetenplasmodien unwahrscheinlich, daß etwa spezifische Reizwirkungen an dem Akt der Aufnahme beteiligt sind. Der Erfolg hängt nach PFEFFER immer von mechanischen Pressungen ab, so daß „nicht etwa Benetzung und damit zusammenhängende Ausbreitung des Plasmodiums um den Fremdkörper den entscheidenden Faktor abgeben". PFEFFER (136) legt Gewicht darauf, daß Druckwirkungen, welche auf Aufnahme oder Ausgabe von Partikeln hinwirken, an die aktive Bewegungstätigkeit im Verein mit dem Widerstand des Fremdkörpers geknüpft sind. Selbstverständlich wird diese nur durch die plastische Beschaffenheit des Protoplasmas ermöglicht, welches sich immer sofort hinter dem eindringenden Körper zusammenschließt.

Ein in mehrfacher Hinsicht interessantes Beispiel dafür liefert auch die merkwürdige, von SCHAUDINN (154) genauer untersuchte Foraminiferen-Form *Trichosphaerium Sieboldi*, die oft massenweise in Seewasseraquarien auftritt und im Schlamm oder auf Algen vegetiert. Der kugelige Körper ist von einer Gallerthülle umgeben, welche allen Formänderungen folgt und an ihrer Oberfläche zahlreiche ra-

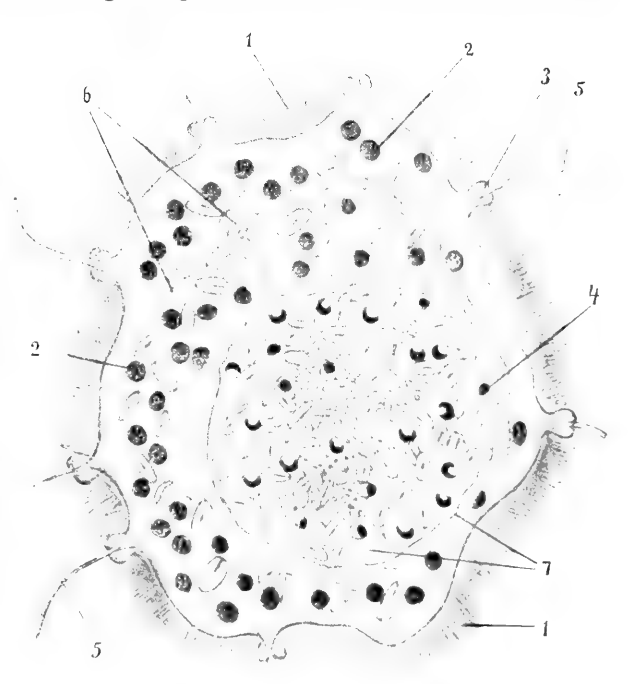


Fig. 10. *Trichosphaerium sieboldi* SCHN., nach SCHAUDINN (154). Schnitt durch einen Schizonten. Vergrößerung $^{560}/_{1}$. Das Tier hat einen anderen Schizonten derselben Art (7) gefressen, welcher bis auf die Hülle, die Kerne und die unverdaulichen Nahrungsreste verdaut ist. Daneben andere Nahrungseinschlüsse (Diatomeen). *1* Stäbchen der Hülle, *2* Kerne des verdauenden Trichosphaerium, *3* Pseudopodienöffnungen, *4* Kerne des gefressenen Trichosphaerium, *5* Pseudopodien, *6* aufgenommene Nahrung (Diatomeen).

diär gestellte Stäbchen trägt, die der Hauptmasse nach aus Magnesiumkarbonat bestehen. Diese weiche Hülle ist von persistierenden Oeffnungen zum Durchtritt der Pseudopodien durchbrochen. Es sind diese Oeffnungen bald einfache

kreisrunde Durchbrechungen der Gallerthülle, bald ist ihr Rand verdickt und stärker lichtbrechend. Der verdickte Rand kann zitzenförmig vorgezogen sein. Häufig ist der Mündungsrand ausgestülpt. Beim Zurücktreten der Pseudopodien werden die Oeffnungen verschlossen (Fig. 10). Die aus den engen Oeffnungen der Gallerthülle vortretenden Pseudopodien sind lang-fadenförmig, drehrund, absolut hyalin und endigen abgerundet. Sie sind nicht klebrig und dienen weder zur Lokomotion noch zur Nahrungsaufnahme. Die Oeffnungen wären auch viel zu eng, um als Eingangspforte für die Fremdkörper zu dienen, welche man im Innern des Weichkörpers findet. Die Pseudopodien führen fortwährend tastende und drehende Bewegungen aus, ähnlich denen, welche für die Axopodien von *Camptonema* früher geschildert wurden. Bei Berührung mit einem Fremdkörper werden sie langsam zurückgezogen. Die Bewegung, ein überaus langsames Vorfließen, geschieht durch Gestaltveränderung des Körpers wie bei Amöben. Auch die Nahrungsaufnahme erfolgt ganz ähnlich wie bei diesen. „Wenn der Organismus auf seinen Wanderungen auf einen Fremdkörper stößt, so bleibt der letztere zwischen den Stäbchen an der klebrigen Gallerte der Hüllschicht haften; langsam wälzt sich nun der Weichkörper weiter und drückt so, indem er wie eine zähe Teigkugel darüber fließt, den Fremdkörper durch die Gallerthülle hindurch in das Plasma hinein. Auf diese Weise kann das Tier selbst sehr große Objekte, wie lange Fadenalgen, sich einverleiben . . . Auf Siphoneenrasen findet man kaum ein Individuum, bei dem nicht ein oder zwei Algenfäden zur Hälfte aus dem Weichkörper noch herausragen; beobachtet man nun das Hineinziehen der Fäden, so kann man oft mehrere Stunden warten, bis sie ganz von der Außenwelt verschwunden sind. Bei dieser Langsamkeit ist es erklärlich, daß *Trichosphaerium* meist nur Pflanzen und festsitzende Tiere frißt. Bewegliche, wie Infusorien, Flagellaten, Copepoden usw., kann es nicht fangen. Doch verschmäht es dieselben nicht, wenn man sie ihm tot vorwirft“ (Schaudinn). So hat Schaudinn Trichosphärien ausschließlich mit zerquetschten Copepoden ernährt, wobei sie sehr gut gediehen. Im übrigen nehmen aber diese Rhizopoden auch die verschiedensten unverdaulichen Körper auf. „Man findet im Plasma die verschiedensten pflanzlichen Gebilde, Algenfäden, Diatomeen, Cyanophyceen usw. Ferner Ueberreste von Tieren, Copepodennauplien, Infusorien, Rhizopoden, daneben aber auch Sandkörnchen, Reste und Bruchstücke von Thalamophorengehäusen und allen möglichen undefinierbaren Detritus.“ Eine sehr bemerkenswerte Erscheinung, die man sonst bei Rhizopoden nicht findet, ist die Tatsache, daß ausgewachsene Trichosphärien nicht selten kleinere Individuen derselben Art verzehren (vergl. Fig. 10) und richtig verdauen.

Es darf als fraglich gelten, ob die Aufnahme fester Körper seitens der Myxomyceten wirklich immer nur dadurch erfolgt, daß sie, wie Pfeffer will, mechanisch in das Plasmodium hineingepreßt werden, entweder durch ihr Gewicht oder durch den Widerstand, den sie der Fortbewegung des Plasmas entgegensetzen. Denn tatsächlich werden ja wohl, wie Jensen bemerkt (85), viele feste Körper von diesen Protoplasten benetzt, „einerseits die Unterlagen, auf denen sie sich ausbreiten, und andererseits gibt Pfeffer selbst an, daß manche ungelöste Körper, welche von den Plasmodien verschluckt werden, vorher an diesen festhafteten“. Kleine (5—40 μ breite) Körper werden nach Čelakovsky (26) leichter aufgenommen, als größere (über 40 μ im Durchmesser). Auch langgezogene Objekte, wie Fadenalgen, verzweigte Mycelien werden selten vollständig in Plasmodien eingeschlossen. Stark gequollene Körper werden nach Pfeffer nur schwierig oder gar nicht aufgenommen und auch Čelakovsky sah, daß Stückchen einer Bakterienzoogloea nur selten in das Innere eines Plasmodiums eindrangen. Aehnlich verhielten sich gequollene Stärkekörner, die indes noch verhältnismäßig am leichtesten aufgenommen wurden, wenn die Wasserschicht, worin die Plasmodien sich befanden, möglichst dünn war. Bewegliche Organismen werden im allgemeinen nur schwierig aufgenommen (Pfeffer)

und zwar immer nur dann, wenn die Bewegungen zeitweise eingestellt oder gehemmt worden waren. Dauernd und kräftig bewegte Formen (Infusorien) gelangen dagegen nicht in das Innere der Plasmodien.

Auch für echte Amöben ist die Zähflüssigkeit die notwendige Vorbedingung für den Import geformter Nahrungsstoffe, doch legt RHUMBLER (147), dem wir eine eingehende Analyse der betreffenden Erscheinungen verdanken, im Gegensatz zu PFEFFER der Herabminderung der Oberflächenspannung am Orte der Berührung und daher auch der Oberflächenbeschaffenheit des betreffenden Körpers, für den Mechanismus des Eintretens entscheidende Bedeutung bei. „Kommt mit dem zähflüssigen Leib einer Amöbe ein fester Körper in Berührung, der zu den Substanzen der Oberflächenschicht der Amöbe eine größere Adhäsion besitzt als das umgebende Medium, so muß an der Berührungsstelle die Oberflächenspannung der Amöbe herabgemindert werden und ein Pseudopodium wird, sich dem Fremdkörper durch die Adhäsion dicht anschmiegend, nach dem letzteren vorfließen. Da bei der Anschmiegung immer neue Teile der Amöbenoberfläche mit dem Fremdkörper in Berührung gebracht werden, so muß unter fortgesetzter Herabminderung der Oberflächenspannung an den Berührungsstellen die Anschmiegung eine vollständige, allseitige werden, d. h. der Fremdkörper muß von der Amöbe vollständig umflossen werden, und zwar nicht nur von rechts und links, sondern von allen Seiten, auch von oben und unten her.“ (RHUMBLER.) Es ist ohne weiteres klar, daß auch hierbei die Schwere, namentlich wenn es sich um Aufnahme großer Fremdkörper handelt, die infolge ihres Gewichtes und ihrer Reibung auf der Unterlage nur schwer aus ihrer Lage gerückt werden können, eine wesentliche Rolle spielt.

Manche Amöben umfließen die Nahrungskörper außerordentlich rasch. Bei *A. geminata* geschieht dieses Vorwerfen der Pseudopodien nach RHUMBLER sogar ganz plötzlich. Dabei macht sich der Einfluß der Lage des Objektes zu dem vorfließenden Pseudopodium in augenfälliger Weise bemerkbar.

„In einem gegebenen Falle machte die Amöbe 3mal vergeblich den Versuch, eine Diatomee einzufangen (Fig. 11). Erst das 4. Mal gelang es ihr, nachdem die

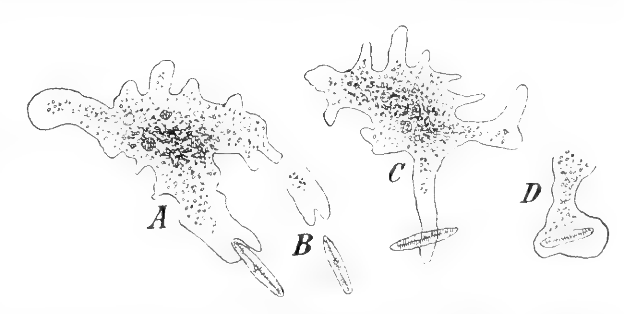


Fig. 11. *Amoeba geminata* während der Aufnahme einer Diatomee. *A* die Amöbe sucht die Diatomee von der Schmalseite aus zu erfassen, *B* die Diatomee entreißt sich dem Pseudopodium wieder, *C* das Pseudopodium fließt von der Breitseite her über die Diatomee, *D* vollständige Umfliessung (nach RHUMBLER).

Diatomee zufällig eine quer zur Richtung des vorfließenden Pseudopodiums gestellte Lagerung angenommen hatte, während sie vorher stets spitz, d. h. mit einem Ende der Amöbe zugekehrt gewesen war.“ „Die Breitseite bot offenbar eine größere Adhäsionsfläche dar und bewirkte dadurch eine beträchtlichere Herabminderung der Oberflächenspannung und hierdurch wieder ein schnelleres, erfolgreiches Vorfließen des Pseudopodiums.“

Im allgemeinen besteht zwischen den nahrungsaufnehmenden und den der Bewegung dienenden Pseudopodien keinerlei Unterschied. In manchen Fällen aber lehrt die Erfahrung, daß nur der bei der Bewegung nachgezogene Teil der Amöbe Nahrung aufnimmt oder wenigstens, daß die Nahrung hinterwärts von den vordringenden Pseudopodien aufgenommen wird, an dem vordringenden Ende der Pseudopodien aber nicht (M. Meissner, 115). Nach Rhumbler erscheint dies leicht verständlich, „weil an den angegebenen Orten die Umwandlung des Ektoplasmas in Entoplasma durch Versenken des ersteren in das letztere hinein vor sich geht, so daß die Nahrungskörper eine günstige Transportgelegenheit in das Innere der Amöbe an dieser Stelle vorfinden."

In anderen Fällen, namentlich bei Amöben mit gallertig-zähem Ektoplasma erfolgt das Umfließen der Nahrungskörper außerordentlich langsam, dafür ist aber die Aufnahme in ihren einzelnen Stadien um so besser erkennbar. So gebrauchte eine *A. verrucosa* zur Einschließung eines Zoogloeahäufchens von nur 25 μ Durchmesser 5 Minuten (Rhumbler). Das im gegebenen Falle durch sein starkes Lichtbrechungsvermögen leicht kenntliche Ektoplasma zieht sich bei der Umfließung des Nahrungskörpers von allen Seiten um denselben mantelförmig herum (Fig. 12). Einige Zeit bleibt diese glänzende Hülle dann noch um den bereits im Innern der Amöbe gelegenen Nahrungsballen sichtbar, um sich schließlich langsam im Endoplasma aufzulösen. Es ist klar, daß irgend lebhafter bewegliche Organismen (wie Flagellaten oder ciliate Infusorien) nur selten aufgenommen werden und es scheint, daß dabei eine klebrige und vielleicht lähmende Ausscheidung des Ektoplasmas eine wesentliche Rolle spielt. Rhumbler sah einmal *Amoeba verrucosa* ein kleines Infusor aufnehmen welches „wie an einem Fliegenstock auf dem klebrig gewordenen Ektoplasma hängen blieb und dabei in eine Lähmung fiel, aus der es erst erwachte, nachdem sich das Ektoplasma allseits um dasselbe herum geschlossen hatte, so daß das eingekerkerte Tier nicht mehr entschlüpfen konnte, obgleich es verzweifelte Anstrengungen dazu machte. Seine Cilien bewegten sich noch, als es schon zu zerfallen anfing". Aehnliches beobachtete Verworn (181) bei *Lieberkühnia Wagneri*, einem Süßwasser-Rhizopoden mit fadenförmigen, verzweigten Pseudopodien. In diesem Falle, wie überhaupt bei Thalamophoren sowie bei Heliozoen scheinen gerade im Gegensatz zu lobosen Amöben überhaupt nur lebendige, lebhaft sich bewegende Organismen als Nahrung aufgenommen zu werden. Schon M. Schultze (169) hatte beobachtet, daß kleine Organismen, z. B. Infusorien, welche gegen die Pseudopodien von Foraminiferen (*Gromia, Polystomella*) stießen, plötzlich bewegungslos, wie gelähmt, an denselben haften blieben. Offenbar üben die Organismen durch ihr Anschwimmen einen Reiz auf die berührten Pseudopodien aus, welche infolge dessen ein klebriges, vielleicht giftiges Sekret ausscheiden und ihre Opfer wie Leimruten festhalten. Der Reiz der Fluchtversuche

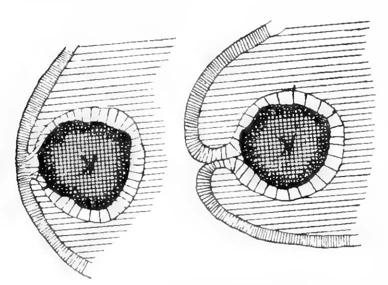


Fig. 12. Schema, welches die Einhüllung eines Fremdkörpers in einen Ektoplasmamantel während der Umfließung und die Verflüssigung dieses Mantels in dem wagrecht schraffierten Entoplasma veranschaulichen soll (nach Rhumbler).

läßt dann die Nahrungsorganismen nur um so fester kleben, bis sie endlich absterben und der Verdauung anheimfallen.

Es sind Fälle bekannt, wo sonst einzeln lebende Protistenformen, besonders Heliozoen, Vereinigungen bilden, durch welche sie in den Stand gesetzt werden, gelegentlich Beutetiere, die ihnen an Kraft und Schnelligkeit weit überlegen sind, einzufangen und zu überwältigen. So berichtet JOHNSON (88), wie Actinosphärien, welche mit Daphniden zusammen in einem Wasserglase lebten und durch fortgesetzte Teilung so klein geworden waren, daß sie allein nicht imstande waren, die einzig vorhandene Nahrung, Cladoceren der Gattung *Bosmina*, zu bewältigen, sich nur dadurch vor dem Hungertode bewahrten, daß sie sich durch Verschmelzung der Pseudopodien zu einer größeren Kolonie vereinigten und so einen der Wasserflöhe einkreisten. Die Verschmelzung geht dann immer weiter, der Kreis wird immer enger und endlich vereinigen sich auch die Zellleiber zu einer einzigen Plasmamasse, in deren Mitte der kleine Krebs unentrinnbar eingebettet liegt. Gemeinsam vollzieht sich dann die Verdauung und erst später trennen sich die Actinosphärien wieder. Im übrigen sah bereits EICHHORN auch selbst vereinzelte Actinosphärien sich an Daphniden heranwagen und beschreibt in drastischer Weise, wie in einem *Actinosphaerium* „wie in einer Mördergrube die Totengebeine von 2—3 Wasserflöhen liegen". Auch LEIDY (106) fand *Actinosphaerium* sehr gefräßig, und zwar soll die Nahrung aus einzelligen Algen, Zoosporen, Ciliaten, Flagellaten und Rotatorien bestehen. Eine solche Koloniebildung aus ursprünglich freien Individuen ist für *Actinophrys sol* seit lange bekannt. Hier sind es breite hyaline Plasmabrücken, durch welche die Tiere oft so innig miteinander verbunden sind, daß der ganze Verband, wie sich BÜTSCHLI ausdrückt, einem Haufen zusammengeballter Kletten gleicht. Man bemerkt innerhalb desselben vielfach große Nahrungskörper (BÜTSCHLI, 19, Taf. 14, Fig. 7b *N*), „die, wie es scheint, von den vereinigten Tieren aufgenommen werden". Schon LIEBERKÜHN (107) und MEISSNER (115) beobachteten die Nahrungsaufnahme bei einer solchen aus der Vereinigung zweier Individuen hervorgegangenen Gruppe und sahen hierbei von jedem derselben einen hyalinen Fortsatz sich entwickeln, welche beide zusammen den aufzunehmenden Nahrungskörper umhüllten und in die gemeinsame Körpersubstanz zurückzogen (Fig. 13). CIENKOWSKY hat dann zuerst die Vermutung geäußert, daß Koloniebildungen, wie die eben besprochenen, wohl wesentlich der Erleichterung der Ernährung, speziell der Nahrungsaufnahme dienen dürften. HERTWIG und LESSER, wie auch BÜTSCHLI haben sich dieser Meinung durchaus angeschlossen. Die Wiedertrennung solcher für Zeit verbundener *Actinophrys*-

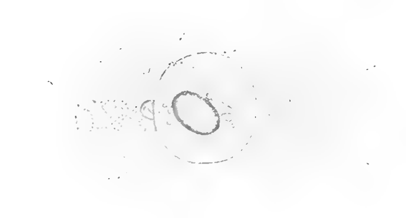


Fig. 13. *Actinophrys*. 2 verschmolzene Exemplare. In der gemeinsamen Vakuole liegt ein Stärkekorn neben anderen unverdaulichen Nahrungsresten (nach MEISSNER).

Individuen läßt sich sehr häufig beobachten, und zwar kann sich hierbei die Gruppe in Einzelindividuen auflösen oder im Falle sehr individuenreicher Verbände zunächst in Untergruppen.

Daß in manchen Fällen in dem durch die Bewegung verursachten mechanischen Berührungsreiz der wesentlichste Grund zur Aufnahme zu suchen ist, suchte Verworn direkt durch den Versuch zu zeigen. „Wurde ein indifferenter Körper, z. B. eine Faser von Fließpapier oder ein spitzes Härchen, welches mit den Pseudopodien eines *Actinosphaerium Eichhornii* in Berührung gebracht worden war, durch sanftes Blasen oder auch durch Stoßen mit einer Nadel in Bewegung gesetzt, so fand ganz derselbe Prozeß statt, als ob ein lebender Organismus die Pseudopodien berührte. Die Papierfaser wurde festgehalten, von dem sich zurückziehenden Protoplasma der Pseudopodien dem Körper zugeführt und so allmählich mit einem Teile in das Protoplasma hineingezogen. Dieselben Versuche gelangen auch an *Polystomella crispa.* Die Papierfaser wurde dabei nur so lange von den Pseudopodien dem Körper zugeführt, als sie in Bewegung erhalten wurde; wenn ein Stillstand eintrat, hörte alsbald auch das Zurückziehen auf und wurde erst wieder bei erneuter Bewegung fortgesetzt. So konnte willkürlich die Aufnahme veranlaßt und unterbrochen werden.“ (Verworn, 181.)

Im Gegensatz zu Verworn vertritt Jensen (85) die Ansicht, daß die Ursache für das Ergreifen und Festhalten eines beweglichen Infusoriums bei Foraminiferen nur zum geringen Teil unmittelbar in der mechanischen Reizung der Pseudopodien, vielmehr vorwiegend in der Verstärkung der Plasmaströmung nach der Gegend des bewegten Körpers gesucht werden muß, welche erst eine Folge des mechanischen Reizes ist.

Auch steht nach Jensen die Zentripetalbeförderung des Infusors nicht mehr in einem direkten Zusammenhang mit dem vorangegangenen mechanischen Reiz, sondern wird in Wirklichkeit durch den schon seit längerer Zeit unbewegten Körper des Infusors eingeleitet. Doch darf es wenigstens für die Heliozoën als sicher gelten, daß ein starker mechanischer Reiz durch kräftiges Anschwimmen der Beutetierchen für deren Aufnahme wesentlich notwendig ist. Denn Verworn konnte feststellen, daß dieselben Organismen, die in jenem Falle von den Heliozoen importiert wurden, ganz unbehelligt auf den Pseudopodien herumklettern, wenn sie sich langsam auf denselben niederlassen.

Die große Bedeutung, welche der klebrigen Beschaffenheit der Pseudopodienoberfläche unter Umständen zukommt, sowie ihre Abhängigkeit von mechanischen Reizen läßt sich mit besonderer Deutlichkeit bei dem Gehäusebau von Difflugien (*D. urceolata*) verfolgen. Wie schon Gruber (71) vermutete, nehmen die Difflugien das Baumaterial, welches aus großen und kleinen Sandkörnchen sowie spärlichen Diatomeenschalen gemischt besteht, in das Innere ihres Körpers auf. Verworn brachte nun Difflugien in Uhrschälchen, auf deren Boden fein pulverisiertes, gefärbtes Glas lag. Unter normalen Verhältnissen kriechen dann die Tiere ruhig zwischen den Glassplittern herum, ohne daß man je eine spontane Aufnahme derselben seitens der Pseudopodien bemerkt. „Die Szene ändert sich aber sofort, wenn man dem Uhrschälchen eine Erschütterung zufügt. Während die Pseudopodien langsam zurückgezogen werden, treten kleine hyaline Tröpfchen aus denselben hervor, fließen zusammen und bilden um einen sich deutlich abgrenzenden Achsenstrahl eine Außenmasse mit unregelmäßiger und klebriger Oberfläche. Letzterer Umstand ist nun für die Aufnahme des Gehäusebaumateriales von der größten Bedeutung. Es bleiben nämlich infolge der Klebrigkeit eine Anzahl von Glassplittern an den Pseudopodien kleben, die zum Teil beim Einziehen der Pseudopodien mit in das Innere des Plasmakörpers aufgenommen werden. Präpariert man von einer solchen *Difflugia* nach einiger Zeit das Gehäuse ab, so trifft man dann

im Endoplasma ein kleines Häufchen von Glassplittern, das sich mit der Zeit gesammelt hat, an.“ (VERWORN.)

Eine höchst eigentümliche Art der Nahrungsaufnahme hat SCHAUDINN (156) bei einer marinen Heliozoenform, *Camptonema nutans*, beobachtet. „Der Körper des mit bloßem Auge noch gerade als weißes Pünktchen erkennbaren Tieres besitzt kugelige Gestalt Fig. 14; von demselben gehen nach allen Seiten strahlenförmige, zugespitzte Pseudopodien aus, die gewöhnlich langsam im Kegelmantel nutierende Bewegungen ausführen, bei Berührung mit fremden Körpern aber sich plötzlich an der Berührungsstelle umbiegen oder umknicken.“ Gerät z. B. die Schwärmspore einer Alge in den Pseudopodienwald, so knicken alle berührten Pseudopodien sofort an der Berührungsstelle ein und legen sich um die Spore herum. Bei genauerer Untersuchung sieht man, daß die Pseudopodien nur bis zur Knickungsstelle den Achsenfaden deutlich erkennen lassen, während der distale umgeknickte Teil nur aus dem höckerigen hyalinen Hüllplasma zu bestehen scheint. „Kleine Orga-

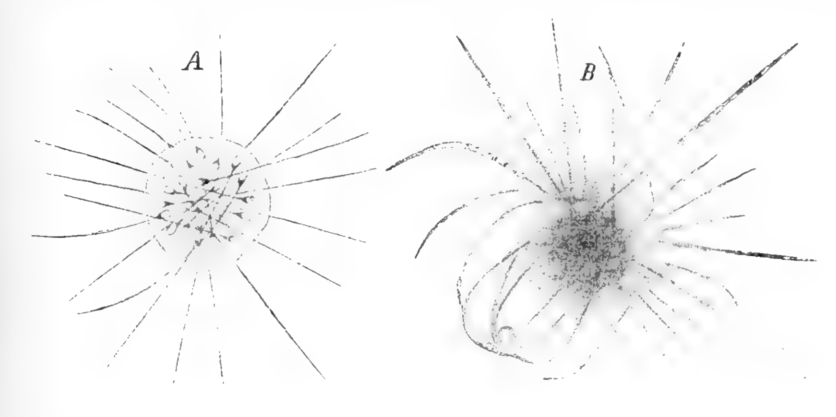


Fig. 14. *Camptonema nutans* SCHAUDINN. Durchmesser 0,12—0,18 mm, marin. *A* schematische Rekonstruktion des Tieres, um die Verteilung der Kerne und den Ansatz der Pseudopodien an ihnen zu zeigen. *B* das Tier nach dem Leben gezeichnet, hat eine einzellige Alge mit den Pseudopodien ergriffen. Nach SCHAUDINN (156).

nismen kommen selten wieder aus der Umarmung der offenbar sehr klebrigen Pseudopodien los; vielmehr werden sie ziemlich schnell von den letzteren, die hierbei ein ganz wirres Knäuel bilden, in den Weichkörper hineingezogen.“ Kommt es aber wirklich zu einer Befreiung, so richten sich die geknickten Pseudopodien nur sehr langsam wieder gerade.

Besondere Erwähnung verdient der Umstand, daß in diesem Falle ganz unverkennbar innige Beziehungen zwischen den zahlreichen Kernen und den Pseudopodien bestehen, indem jeder Achsenstrahl zu je einem Kern verläuft und sich auf demselben mit einer kappenförmigen Ausbreitung befestigt (Fig. 14 *A*).

Wenden wir uns nun wieder zu den lobosen Amöben zurück, so finden wir neben dem einfachen Umfließen der Nahrungskörper noch einen zweiten Modus der Aufnahme, nämlich den durch Einziehung. Dieser merkwürdige Vorgang läßt sich am besten an

Amoeba verrucosa bei Fütterung mit Oscillarienfäden studieren, und wir verdanken Rhumbler (147) eine vollständige physikalische Analyse desselben. Es werden oft Algenfäden aufgenommen, die bedeutend länger sind als der Körper der Amöbe, und dabei in eigentümlicher Weise im Innern des Plasmaleibes aufgeknäuelt. Rhumbler hat einen Algenfaden von 540 μ von einer bloß 90 μ großen Amöbe während stundenlanger Arbeit zu einem dichten Knäuel aufrollen sehen. Der Vorgang wird in der Regel dadurch eingeleitet, daß irgendeine zwischen den Enden des langen Fadens gelegene Stelle desselben von der Breitseite her umflossen wird, indem sich das Ektoplasma mantelartig um den Faden herumlegt, während die Enden der Amöbe sich in einander entgegengesetzter Richtung an dem Algenfaden pseudopodienartig vorstrecken (Fig. 15). Dann krümmt sich das eine oder andere Lobopodium zurück und verschmilzt schließlich mit der Hauptmasse des Körpers, wodurch der Oscillariafaden im Innern der Amöbe geknickt wird (Fig. 15 B). Oder die beiden Lobo-

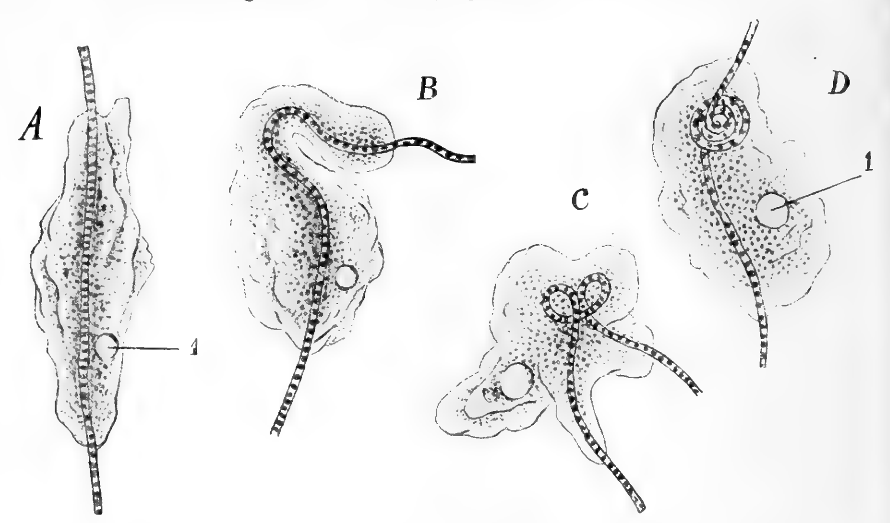


Fig. 15. *Amoeba verrucosa* mit dem Import und der Aufrollung von Oscillarienfäden beschäftigt. *A—C* Ein Exemplar in viertelstündigen Pausen gezeichnet. *D* Dasselbe Exemplar nach mehreren Stunden. Nach Rhumbler ganz unwesentlich verändert.

podien fließen einfach zurück, wodurch der Faden von zwei entgegengesetzten Seiten in das Innere der Amöbe hineingezogen wird und sich hier in eine Windung legen muß. Dann fließen abermals längs den aus der Amöbe herausstehenden Oscillarienenden fingerförmige Lobopodien vor, die sich wieder einbiegen oder zurückfließen, wodurch sich die im Amöbenkörper entstandene Krümmung des Algenfadens bis zu einer Oesenbildung und schließlich bis zur Entstehung eines unregelmäßigen Knäuels steigert (Fig. 15 C, D). Bisweilen beobachtet man bei dem Import keinerlei Formänderungen der Amöbe: der Faden dringt, wie aufgesogen, ohne besondere sichtbare Anstrengungen der Amöbe in deren Plasmakörper von zwei Enden herein. „Daß sich auch dann der Algenfaden im Innern in Schlingen zusammenlegen muß, ist selbstverständlich, weil ja das in den Amöbenkörper hineingezwungene Stück nicht auf der gegenüberliegenden Seite

der Amöbe wieder frei herausragt, sondern weil ganz im Gegenteil auch das andere Ende des Fadens auf die gleiche Art vom äußeren Medium aus in den Tierkörper hineingeschoben wird . . . Die Aufknäuelung des Algenfadens im Amöbeninnern geschieht offenbar immer dadurch, daß er von zwei entgegengesetzten Seiten aus von der Oberfläche der Pseudopodien in das Innere der Amöbe hineingetrieben wird, und zwar läßt sich in jedem Stadium und in jeder Lage der Amöbe feststellen, daß der Algenfaden unter allen Umständen schneller in die Amöbe von beiden Seiten her eindringt, als die langsame Bewegung der Pseudopodien vermuten lassen sollte" (Rhumbler).

„Wenn ein größeres Stück des Algenfadens bereits im Innern der Amöbe aufgerollt oder wenn der Faden in seiner ganzen Länge durch Aufrollung in das Amöbeninnere aufgenommen ist, dann zieht sich oft das Endoplasma von dem Algenknäuel zurück, und der Knäuel wird dabei in einen nach außen vorstehenden Bruchsack der Amöbe eingelagert, der durch starke Kontraktion den Knäuel auf einen minimalen Raum zusammendrückt, so daß er bei der weiteren Verdauung im Vergleich zur Länge der Alge einen nur äußerst geringen Raum einnimmt und so, daß der übrige Amöbenkörper zur weiteren Aufnahme neuer Algenfäden neuen Platz gewinnt" (Fig. 16).

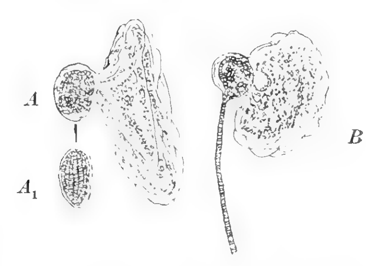


Fig. 16. *Amoeba verrucosa* mit dem Zusammendrücken aufgerollter Algenfäden beschäftigt. Bei *A* ist die Alge bereits ganz in den Amöbenkörper aufgenommen. A_1 der Algenknäuel von der Seite gesehen. Bei *B* hängt das eine Algenende noch aus der Amöbe heraus (nach Rhumbler).

Wenn viele Amöben dicht zusammenleben, geschieht es bisweilen, daß zwei oder mehrere Individuen denselben Algenfaden erfassen und dann durch ihre Aufwicklungsarbeit einander bis zur Berührung genähert werden. Es findet in solchen Fällen nach Rhumbler im Gegensatz zu der Heliozoe *Actinophrys*, bei der, wie schon erwähnt, unter ähnlichen Verhältnissen Verschmelzung eintritt, niemals etwas derartiges statt, sondern eine oder beide Amöben lassen den Algenfaden dann wieder frei. Dagegen sah Haeckel (74), wie zwei amöboïd gewordene Schwärmer von *Protomyxa aurantiaca*, welche eine *Navicula* an entgegengesetzten Enden erfaßt hatten und sich über dieselbe herüberzogen, bei der Begegnung in der Mitte in eine einzige Amöbe zusammenschmolzen. Nach beendeter Verdauung zog sich die vereinigte Plasmamasse von der entleerten Kieselschale zurück.

Analogien physikalisch-chemischer Natur. Alle diese anscheinend so überaus komplizierten Vorgänge spielen sich, wie Rhumbler (147) nachgewiesen hat, im Amöbenkörper ab, ohne daß andere Kräfte in Anspruch genommen werden, als einfache Oberflächenspannungs- und Adhäsionskräfte.

Auf die große Bedeutung der Benetzbarkeit eines Körpers von seiten des Plasmas für dessen Aufnahme ins Innere einer Amöbe haben schon ältere Beobachter hingewiesen (vergl. Berthold, 10). Doch hat erst Rhumbler in eingehendster Weise eine physikalische Theorie der Nahrungsaufnahme begründet. Es kann von vornherein nicht bezweifelt werden, daß allen Flüssigkeiten die Fähig-

keit zukommt, fremde Körper zu importieren, wenn nur die Adhäsion zwischen beiden genügend groß ist. „Da nun das Protoplasma eine Flüssigkeit ist, so muß es denselben Gesetzen unterworfen sein, d. h. auch das Protoplasma muß Fremdkörper in sich aufnehmen, zu denen es eine genügende Adhäsion besitzt. So wird es auch verständlich, daß, wie Cienkowsky und Pfeffer für Myxomyceten, Rhumbler für Amöben, Verworn für Difflugien, Actinosphaerium und gewisse marine Rhizopoden gezeigt haben, unter Umständen völlig indifferente Fremdkörper in das Protoplasma hineingelangen, ja, man würde eigentlich derartige Vorkommnisse viel häufiger zu beobachten erwarten können, als es tatsächlich der Fall ist.

Daß das Erfassen und Umfließen der Nahrung tatsächlich von den Adhäsionsverhältnissen abhängt, ergibt sich auch schon aus der von Rhumbler festgestellten Tatsache, daß eine Uebersättigung von Amöben überhaupt nicht stattfindet, und daß sie unter Umständen ganz nutzlose Fremdkörper, wie z. B. Karminpartikel, in derartigen Massen aufnehmen, daß schließlich kein Platz mehr für Nahrung übrig bleibt und die Tiere Hungers sterben.

Immerhin macht die oben beschriebene Aufrollung langer *Oscillaria*-Fäden im Innern eines Amöbenkörpers doch so sehr den Eindruck eines nicht rein mechanisch verursachten Vorganges, daß man fast enttäuscht die einfache Deutung liest, welche Rhumbler davon gegeben hat.

Er ging von Versuchen aus, bei welchen es sich darum handelte, die Bedingungen näher kennen zu lernen, unter denen es zu einem Import kleiner Fremdkörper (Holzsplitter, Stückchen von Glasfäden u. a.) in Flüssigkeiten von verschiedener Zähigkeit (Wasser, Glyzerin, Eiweiß, Gummi arabicum etc.) kommt. Bringt man einen kurzen Glasfaden mit dem einen Ende an die Mündung einer ganz mit Wasser gefüllten Glaskapillare, so wird er sofort mit großer Schnelligkeit, auch der Wirkung der Schwere entgegen, hereingezogen und kommt erst zur Ruhe, wenn sich die Wasseroberfläche über ihm geschlossen hat. Dieses Einziehen von Glasfäden gilt übrigens für jede Wasseroberfläche und ist keineswegs an die Einschließung des Wassers in eine Kapillarröhre gebunden. Zähe Flüssigkeiten ziehen die Glasfäden langsamer ein, als das leichtflüssige Wasser. Da nun das Protoplasma wohl immer noch viel zähflüssiger ist, als die zum Experiment verwendeten Flüssigkeiten, so ist klar, daß, wenn das Amöbenplasma seine geformte Nahrung auf dieselbe mechanische Weise aufnehmen soll, wie die Flüssigkeiten die Glasstäbchen aufnehmen, der Import noch sehr viel langsamer erfolgen muß, als bei irgendeinem der physikalischen Versuche. „Zwei Punkte sind bei dem Vergleich der Experimente mit den Amöben noch im Auge zu behalten: 1) daß die Aufnahme bei der Amöbe nicht aus der Luft heraus stattfindet und 2) daß die Oberfläche der Amöbe durch die Einwirkung des Wassers eine Verdichtung besitzt (Ektoplasma).“ Um diese Verhältnisse nachzuahmen, verwendete Rhumbler in Alkohol gelösten Mastixfirnis, der durch Verdunstung des Alkohols an der Luft sich sehr rasch mit einer verhältnismäßig zähen Oberflächenschicht umkleidet. Sorgt man dann dafür, daß diese letztere an der Einfuhrstelle selbst einer erneuten Verflüssigung verfällt, indem man den zu importierenden Glasfaden mit starkem Alkohol benetzt, so lassen sich Erscheinungen beobachten, welche die größte Aehnlichkeit mit der Nahrungsaufnahme der Amöben besitzen (Fig. 17), indem sich die Oberfläche des Mastixfirnisses dabei nicht in ihrem alten Niveau hält oder sich wenigstens nicht bloß darauf beschränkt, so weit aus der Röhre vorzufließen, als es die durch das Eindringen des Glasfadens bewirkte Verdrängung des Harzes bedingt,

sondern daß sie ziemlich rasch eine Strecke weit auf dem Glasstab pseudopodienartig vorfließt und dann die vorgeflossene Masse mit dem Stück des Glasstabes, das

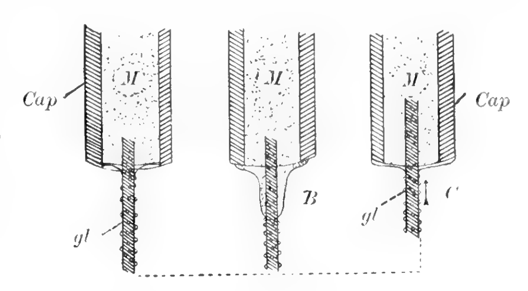


Fig. 17. In eine Capillare (*Cap*) eingeschlossener Mastixfirnis (*M*) zieht einen mit Alkohol benetzten Glasfaden (*gl*) in sich hinein. Bei *B* wölbt sich der Firnis auf dem Glasfaden pseudopodienartig vor. Bei *C* ist die Vorwölbung wieder zurückgetreten und hat den Glasfaden ein entsprechendes Stück in die Capillarröhre hineingeschoben (nach Rhumbler).

sie erfaßt hat, in die Kapillarröhre einzieht, um dann wieder ein Pseudopodium vorzustrecken und wieder einzuziehen, und dies so lange fortzusetzen, bis der Glasstab ganz in das Innere eingezogen ist, wenn nicht der Alkohol sich mittlerweile auf dem Glasstab verflüchtigt hat. Es bietet sich hier in überraschender Aehnlichkeit ein Bild, wie man es bei der Aufnahme einer Oscillarie durch *A. verrucosa* gelegentlich wahrnehmen kann.“ (Rhumbler.)

„Die Entstehung eines Importhügels bei der Einziehung von Fremdkörpern in Flüssigkeiten hinein, welche mit dem Vorfließen der Amöbenpseudopodien auf dem aufzunehmenden Nahrungskörper übereinstimmt, lehrt zunächst, daß die aufnehmende Flüssigkeit, wenn der Fremdkörper aus der Luft heraus aufgenommen wird, zu demselben eine größere Adhäsions- als Kohäsionskraft zwischen den einzelnen eigenen Molekülen besitzen muß. Wird aber der Fremdkörper nicht aus der Luft, sondern aus einer anderen Flüssigkeit aufgenommen, so wird diejenige Flüssigkeit die größere Adhäsion zu dem Fremdkörper haben, die den Importhügel bildet und den Import besorgt.“ (Rhumbler.) Eine strengere physikalische Ableitung der betreffenden Erscheinungen findet sich bei Rhumbler (147, p. 225 ff.).

Während in den bisher besprochenen Versuchen der Import kleiner, zylindrisch geformter Fremdkörper (Glasfäden) nur von dem einen Ende her erfolgte, handelt es sich bei der Aufrollung längerer *Oscillaria*-Fäden darum, daß die Amöbe den Algenfaden gleichzeitig von zwei Seiten aus in ihren Körper einzieht. Eine künstliche Nachahmung dieses Vorganges hat daher zur Voraussetzung, daß man biegsame, elastische Fäden benutzt, am besten aus einem Material, welches durch die Berührung mit der importierenden Flüssigkeit zugleich eine Herabminderung seiner elastischen Kraft erfährt. „Da nämlich die Algenfäden bei ihrer Aufnahme ihre erste Krümmung innerhalb des Amöbenkörpers erfahren und da die zur Biegung gelangende Strecke infolgedessen nur sehr klein ist, so daß die Angriffspunkte der einführenden und die Biegung besorgenden Oberflächenkräfte der Amöbe nahe beieinander liegen und da hiernach eine besonders große Kraft zur Einbiegung notwendig sein muß — denn ein kurzer elastischer Stab läßt sich schwerer einbiegen als ein langer“ — so schloß Rhumbler, „daß die elastische Widerstandskraft des Algenfadens im Innern der Amöbe während der Biegung sehr herabgemindert sein müsse.“ Es dürfte dies wohl die Folge der ersten Einwirkung der Verdauung sein.

Alle diese physikalischen Bedingungen konnte Rhumbler am besten verwirklichen, indem er feinste Schellackfäden von einem Chloroformtropfen unter Wasser aufnehmen ließ, wobei es dann zu einer tadellosen Aufrollung der aufgenommenen Teilstrecke der Fäden in dem Tropfen kam (Fig. 18). Der Schellackfaden wird mit seinem mittleren Teil in den Chloroformtropfen eingesenkt. Es dauert dann eine ziemlich lange Zeit, ehe die erste Krümmung des Fadens eintritt,

nach einigen Minuten erfolgt sie aber, und zwar ziemlich rasch, während der Krümmung sieht man den Faden an beiden Eintrittsstellen ziemlich rasch in den Tropfen

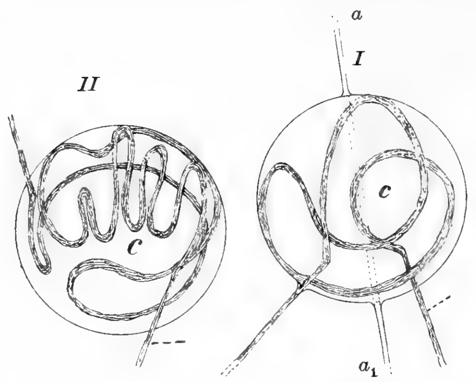


Fig. 18. Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen (c) nimmt einen Schellackfaden unter Aufrollung in sich auf. *I* früheres, *II* späteres Stadium, aa_1 die Lage, in welcher der Faden ursprünglich durch den Tropfen hineingelegt worden war (nach Rhumbler).

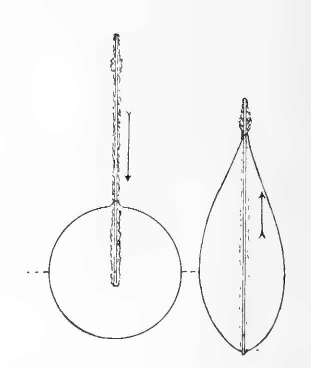


Fig. 19. Ein mit Schellack überzogener Glasfaden wird von einem Chloroformtropfen aufgenommen (nach Rhumbler).

einlaufen, dabei krümmt sich der Faden immer mehr und knäuelt sich in mehr oder weniger unregelmäßigen Touren innerhalb des Chloroformtropfens auf. „Die aus dem Tropfen hervorstehenden Fadenenden werden (genau wie bei den Amöben die herausragenden Enden der Algenfäden) während der Aufknäuelung nach allen Richtungen hin und hergewendet. An den Eintrittsstellen ist das Chloroform manchmal pseudopodienartig auf den Fadenenden langgeflossen. Ein Importhügel ist fast immer deutlich.“ (Rhumbler.) Auch die spindelförmige Streckung, welche man bei Amöben im Beginn der Aufnahme eines *Oscillaria*-Fadens sieht, und die sich leicht durch die anfängliche Straffheit des Fadens erklärt, läßt sich nachahmen, wenn man einen im Innern durch einen Glasfaden ausgesteiften Schellackfaden (ein lackiertes Glasstäbchen) von einem Chloroformtropfen aufnehmen läßt (Fig. 19).

Ein sehr auffallender Unterschied zwischen der von der Amöbe und der von dem Chloroformtropfen geleisteten Fadenaufrollung liegt in der Lockerheit des Knäuels im letzteren Falle, während die Amöbe den Faden stets sehr fest zusammenwickelt. Rhumbler erklärt dies dadurch, daß der *Oscillaria*-Faden eine Hülle von zähem Ektoplasma mit ins Innere einführt, welche sich dann im Verlaufe der Aufwicklung als „Einhüllungstropfen“ um den Faden herumlegt und denselben zu einem dichteren Knäuel zusammendrückt (Fig. 20).

Das sogenannte Wahlvermögen der Amöben. Die angeführten Beobachtungen und Experimente von Rhumbler sind von um so größerer Bedeutung, als sie geeignet erscheinen, einer Reihe von Spekulationen über „Seelenleben bei Protisten“ in das richtige Licht zu stellen, die speziell an die oft sehr eigenartige Nahrungsaufnahme anknüpfen. Insbesondere war es die in manchen Fällen ganz unverkennbar hervortretende Tatsache der Nahrungswahl, welche zu derartigen Betrachtungen Anlaß gab.

Schon 1865 teilte CIENKOWSKY (34) Beobachtungen über die Art und Weise mit, wie sich *Colpodella* und *Vampyrella*, zwei sehr einfache Rhizopodenformen, ihre Nahrung verschaffen, die aus lebenden Algenzellen besteht.

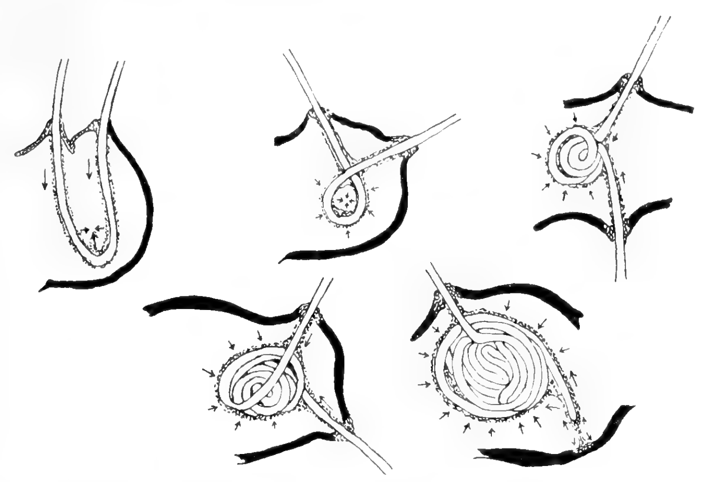


Fig. 20. Dichte Aufknäulung eines Algenfadens im Inneren einer Amöbe. Eine dünne Ektoplasmaschicht wird mit dem Faden ins Innere gezogen; sie drückt den Faden zu einem dichteren Knäuel zusammen. Die Pfeile deuten den von dem in die Tiefe gezogenen Einhülltropfen ausgeübten Druck auf den Algenfaden an. Schema nach wirklichen Schnitten (nach RHUMBLER).

„Obwohl", bemerkt der genannte Forscher, „die Zoosporen- und Amöbenzustände der Monaden nur nackte Protoplasmakörper vorstellen, so ist trotzdem ihr Verhalten bei Aufsuchen und Aufnahme der Nahrung so merkwürdig, daß man Handlungen bewußter Wesen vor sich zu sehen meint. So sticht die *Colpodella pugnax* die *Chlamydomonas* an, saugt das heraustretende Chlorophyll auf und läuft davon. Einen zweiten seltsamen Fall dieser Art bildet *Vampyrella spyrogyrae* (= *V. lateritia*). Die zu ihr gehörende Amöbe legt sich nämlich an gesunde Spyrogyren an, bohrt die Zellwand durch und verschlingt den langsam heraustretenden Primordialschlauch mit dem Chlorophyllbande zusammen (Fig. 21 A). Und nur an Spyrogyren scheint sie ihren Hunger stillen zu können."

Aehnlich geschieht auch die Ernährung der Nuclearien und verhält sich *N. delicatula* besonders interessant, indem sie die von den Vampyrellen schon heim-

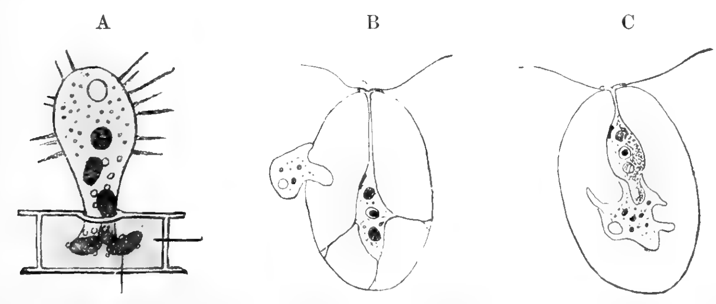


Fig. 21. A *Vampyrella*, eine Algenzelle aussaugend. B, C *Amoeba blochmanni*. B in Haematococcus Bütschlii eindringend, C den Leib desselben verschlingend (nach BLOCHMANN).

gesuchten Conferven noch nachträglich ausplündert. Sie streckt hierbei einen oder einige hyaline Protoplasmafortsätze tief in die Algenzellen hinein. Diese Fortsätze lösen sich an ihrem Ende in ein vielfach verzweigtes ausgedehntes Protoplasmageflecht auf, und dieses umfließt allmählich die noch vorhandenen Reste des Inhaltes der Algenzelle, welche durch Zurückziehung der Plasmafortsätze dem *Nuclearia*-Körper zugeführt werden. (Bütschli, 19, Bd. 1.)

Etwas anders verhalten sich *Vampyrella vorax* und *V. gomphonematis*. Die erstere ernährt sich ganz nach Rhizopodenart durch Umfließen und Aufnahme von Diatomeen, Desmidiaceen und Eugleneen, wogegen die letztere auf festsitzenden *Gomphonema*-Stöcken lebt, hier einzelne Zellen umfließt und sie derart ihrer assimilierbaren Substanzen beraubt. (Bütschli, l. c.)

Hierher gehört auch *Amoeba Blochmanni*, die oft in großen Mengen den Flagellaten *Haematococcus Bütschlii* befällt. „Diese Amöbe sucht zu ihrer Ernährung ein Individuum von *Haematococcus* auf, durchbricht an einer beliebigen Stelle die abstehende Hülle desselben (Fig. 21 B, C), wobei sie mehrere lappige Pseudopodien ausstreckt. Wenn sie eingedrungen ist, beginnt sie allmählich durch Umfließen den Plasmaleib des *Haematococcus* aufzufressen. Während sie Plasma und Chlorophyll verdaut, verfärbt sich dasselbe gelbrot. Das vorher hyaline Plasma der Amöbe füllt sich dadurch mit gelbroten Körnchen oder Tröpfchen. Wenn die Amöbe den *Haematococcus* leergefressen hat, verläßt sie die Hülle wieder" (Doflein, 41).

„Ohne uns hier in das dunkle Gebiet, wo der eigentliche Wille im Tierreiche anfängt und an welches Minimum der Organisation er gebunden ist, vertiefen zu können, müssen wir", sagt Cienkowsky (34), „zugeben, daß auch in dieser Hinsicht von der Pflanze zum Tier eine ununterbrochene Reihe steigender Erscheinungen sich vor dem Beobachter entfaltet." „Ob diese Handlungen als erste Anfänge einer Willensäußerung anzusehen oder vielmehr in dieselbe Kategorie von Erscheinungen, wie das Eindringen der Pollenschläuche, der Samenkörper in das Ei u. dergl. zu bringen sind, muß ich dahingestellt sein lassen."

Ganz neuerdings hat dann P. Jensen (85) interessante Beobachtungen über Nahrungsauswahl bei gewissen marinen Rhizopoden (Foraminiferen) mitgeteilt.

Hier sehen wir, wie auch bei den Heliozoen und Radiolarien, den Pseudopodienapparat viel schärfer vom zentralen Plasmakörper abgegrenzt, als bei den lobosen Amöben und er vermittelt daher auch in viel größerer Ausschließlichkeit den Nahrungsimport als bei diesen letzteren. Wie schon früher erwähnt wurde, geschieht bei jenen die Einführung fester Körper in der Weise, daß dieselben an den ausgestreckten Pseudopodien festhaften und dann mit diesen in den zentralen Plasmakörper eingezogen werden. „Während eine Amöbe mit ihrer ganzen Protoplasmamasse sich gegen den aufzunehmenden Körper hinbewegt und dann, in gleicher Richtung weiterkriechend, diesen mitschleppt, strömt bei einem Foraminifer nur das Protoplasma einiger Pseudopodien zuerst zentrifugal gegen den aufzunehmenden Körper hin und fließt hernach, nachdem es sich desselben bemächtigt, in umgekehrter Richtung wieder zu dem zentralen Plasmakörper zurück und der letztere kann während dieses Vorganges unverrückt an seinem Platze verharren." (Jensen.) Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß dieser Unterschied zwischen der Nahrungsaufnahme der echten Amöben und der durch Körnchenströmung auf den fadenförmigen Pseudopodien ausgezeichneten Rhizopoden, Heliozoen und Radiolarien wesentlich darauf beruht, daß bei jenen die Außenschicht des Plasmas (Ektoplasma) zäher, bei diesen dagegen dünnflüssig ist und an den Pseudopodien längs eines relativ festeren Achsenfadens hinfließt, wie es bei den Heliozoen direkt zu beobachten ist.

P. Jensen prüfte nun zunächst das Verhalten der Pseudopodien von *Orbitolites complanatus* und *fuscus*, *Rhizoplasma Kaiseri*, *Amphistegina Lessonii* und *Gromia oviformis* einmal gegen chemisch wirksame Stoffe, welche, wie Stärkekörnchen, Stückchen einer grünen Alge (Oedogoniacee), abgestorbene Plasmamassen von Foraminiferen, Reinpräparate von Nukleïn, Nukleïnsäure und Lecithin, zugleich als Nahrung dienen konnten und ferner gegen chemisch unwirksame Körper, wie feiner Quarzsand, Glaspulver und sehr dünne Glasstäbchen.

Bringt man Weizenstärke auf das gut entwickelte Pseudopodiennetz eines *Orbitolites complanatus*, so sieht man schon nach kurzer Zeit (2—10 Minuten), wie hier und dort die Stärkekörnchen, welche auf den Pseudopodien liegen, „eine kurze ruckartige Bewegung ausführen, die den Anschein erweckt, als ob der betreffende Abschnitt des Pseudopodiennetzes plötzlich stärker gespannt werde. Bald darauf werden dann einzelne Stärkekörner in der Richtung nach dem zentralen Plasmakörper langsam in Bewegung gesetzt und in kurzer Zeit erscheint die Mehrzahl der Körner perlschnurartig auf den Pseudopodien aufgereiht und wird von denselben in zentripetaler Richtung davongetragen.“ „So ist nach einigen Minuten die gesamte mit Pseudopodien in Berührung geratene Stärke in Bewegung gesetzt und strebt dem zentralen Plasmakörper zu, indem auf den beteiligten Pseudopodien das Protoplasma ausnahmslos zentripetal fließt. Dabei verkürzen sich die Fäden so lange, bis die ganze Stärkemasse am Schalenrand angekommen ist. Hier bleibt dieselbe liegen, da die meisten Körner nicht durch die kleinen Pylome in das Innere des Schalenraumes hindurchtreten können.“ Die weiteren Schicksale derselben werden uns später noch beschäftigen. Ganz ebenso verhielt sich Stärkekörnern gegenüber das reich verzweigte Pseudopodiennetz von *Rhizoplasma Kaiseri* sowie *Gromia oviformis*. Dagegen erwies sich bemerkenswerterweise *Amphistegina Lessonii* durchaus ablehnend, selbst wenn Stärke mit den kräftigsten Pseudopodiennetzen in Berührung gebracht wurde. „Die an den Plasmafäden zufällig hängen gebliebenen Körner werden von diesen wohl einmal eine Strecke weit in beliebiger Richtung zentrifugal ebenso wie zentripetal fortgetragen, stets aber in einiger Zeit wieder fallen gelassen. Im übrigen gleiten die vorwärtsstrebenden Pseudopodien unter und an den Amylumkörnern entlang, ohne sich im geringsten um sie zu bekümmern.“ (Jensen.)

So wie Stärke verschmäht *Amphistegina* auch Nukleïn, welches von den anderen untersuchten Foraminiferen immer, wenn auch etwas langsamer als Stärke, aufgenommen wurde.

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten der Pseudopodien gegen degenerierende (absterbende) Plasmamassen, welches P. Jensen besonders bei *Orbitolites* untersuchte. Bekanntlich verfällt kernlose Pseudopodiensubstanz nach der Abtrennung früher oder später, aber unter allen Umständen einem bis zum völligen Zerfall fortschreitenden Degenerationsprozeß. In einem ersten Stadium zeigt das Protoplasma noch Bewegungserscheinungen und Formänderungen und lebt noch zweifelsohne. Das darauffolgende Stadium ist dagegen durch den immer weiter gehenden Zerfall charakterisiert.

„Legt man einem normalen *Orbitolites* Pseudopodienmasse im ersten Degenerationsstadium vor, so zeigt sich in seinem Verhalten zu dieser ein beträchtlicher Unterschied, je nachdem die degenerierende Pseudopodienmasse ihm selbst, einem anderen Orbitolitenindividuum oder einer anderen Rhizopodenart entnommen ist.“ „In den beiden letzten Fällen findet, mit wenigen Ausnahmen, keine Aufnahme statt, indem solche Massen auf den normalen Pseudopodien eine heftige kontraktorische Erregung hervorrufen und so jeden Annäherungsversuch zurückweisen. Dagegen nimmt ein *Orbitolites* die ihm selbst entzogene kernlose Plasmamasse sehr begierig auf, wie Verworn (181) zuerst festgestellt hat. . . . . Ein solcher Aufnahmevorgang unterscheidet sich sehr erheblich von demjenigen der

Stärkekörner, Algen und anderer Körper, indem nämlich die bezeichneten Protoplasmamassen mehr oder minder intensiv durch eigene Bewegung ihre Einverleibung in den kernhaltigen Orbitolitenkörper unterstützen. Das Plasma ergießt sich kurz nach der Berührung in breiten Strömen auf die normalen Pseudopodien und gestaltet damit die Bewegung auf diesen zu einer ausschließlich zentripetalen. So fügt der *Orbitolites* sich die Leibessubstanz, deren man ihn beraubt hatte, innerhalb weniger Zeit wieder zu. Befinden sich die kernlosen Protoplasmamassen im zweiten Stadium der Degeneration (nach 24—48 Stunden), so bleibt es für ihre Aufnahme durch einen normalen *Orbitolites* gleichgültig, ob sie von ihm selbst, von einem anderen Individuum oder von einer anderen Foraminiferenart stammen. Die Einverleibung von solchem körnig zerfallenen Plasma, dessen einzelne Teile nicht mehr zu eigenen Bewegungen veranlaßt werden können, bietet einen der Aufnahme von Stärkekörnern ähnlichen Verlauf dar.“

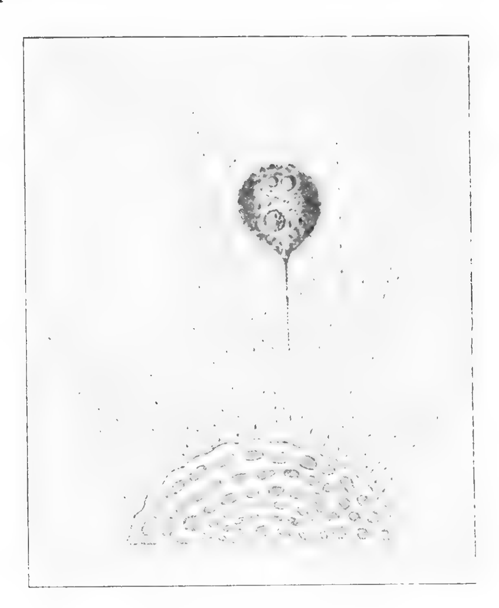


Fig. 22 A.

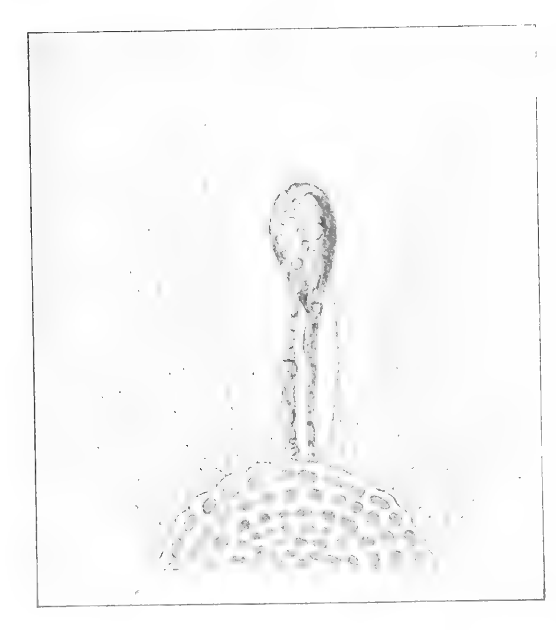


Fig. 22 B.

Fig. 22. *Orbitolites complanatus,* Aufnahme von kernlosem Protoplasma in einem späteren Stadium der Degeneration. A erster Beginn des Uebertrittes, B Höhepunkt des Aufnahmevorganges (nach Jensen).

„Dieselbe beginnt damit, daß nach der Berührung der degenerierten Massen durch die normalen Pseudopodien zunächst eine zeitlang ziemlich viel von der Substanz der letzteren in jene hineinfließt und sich dort verliert. Dann plötzlich sieht man an irgendeiner Stelle, wo ein Pseudopodium in die degenerierte Masse einmündet, diese sich vorbuchten (Fig. 22 A). In diesem Augenblick beginnt auf dem Pseudopodium die bis dahin zentrifugale Bewegung zentripetal zu werden, dasselbe wird dicker, und es gleiten auf ihm in zunehmendem Maße Kügelchen und Flöckchen aus dem degenerierten Klumpen zum zentralen Orbitolitenkörper hin.“

„Derselbe Vorgang kann sich auch noch an anderen Stellen zeigen, so daß dann die körnig zerfallene Masse durch mehrere dicke Stränge, auf denen die Substanz ausnahmslos zentripetal strömt, an das Orbitolitengehäuse gekettet erscheint (Fig. 22 B). Schon vor dem Höhepunkt des Aufnahmevorganges bemerkt man gewöhnlich in der Umgebung derjenigen Plasmafäden, welche an jenem Vorgang beteiligt sind, eine vermehrte und beschleunigte Pseudopodienbildung. Der ganze Einverleibungsprozeß kann mehr als eine Stunde in Anspruch nehmen . . . .“ (JENSEN.)

„Streut man, gleich den Stärkekörnern, feinzerriebenes Glas auf den Rand des Pseudopodiennetzes von *Orbitalites* aus, so tritt nichts von dem ein, was dem Erfolg der chemisch wirksamen Körper ähnlich wäre. Die Pseudopodien tragen wohl einmal die ihnen zufällig anhaftenden Glassplitter in ihrer augeblicklichen Strömungsrichtung mit sich fort, aber eine Zentripetalbewegung rufen die Glassplitter auf den berührten Pseudopodien niemals hervor, auch besteht bei den letzteren keine Neigung, die Partikel zu ergreifen und festzuhalten.“ Man könnte daran denken, daß es das größere Gewicht dieser Partikel ist, welches deren Weiterbeförderung hinderlich ist, indessen widerspricht dem nicht nur die Tatsache, daß Glas oder Sand wirklich oft eine Strecke weit mitgeführt werden, sondern auch der Umstand, daß bei Darbietung eines Gemisches von Glassplittern und Stärkekörnern diese unter Vermittelung jener zum Teil bis an den Schalenrand herangeschleppt werden, soferne sie nicht ausweichen können. Doch tritt es bei diesem Versuche sehr deutlich hervor, „daß die Glasteilchen sehr leicht von den Pseudopodien heruntergleiten, soferne sie nicht genügend durch die Stärkekörner gestützt werden; demnach scheint das Protoplasma, welches sich an etwas größeren Glasflächen (Gefäßwänden, Glasstäbchen) energisch festheftet, die kleinen Glassplitter nur wenig an sich fesseln zu können“ (JENSEN).

Wie bekannt, zeigen auch abgetrennte kernlose Massen des Foraminiferenplasmas noch eine längere Zeit die Fähigkeit, Pseudopodien zu bilden, und es bot daher großes Interesse dar, das Verhalten derartiger Teilstücke in ihrem Verhalten zu Nahrungskörpern (Stärke) zu studieren. Bei allen daraufhin gerichteten Versuchen JENSENS ergab sich nun die überraschende Tatsache, „daß die Pseudopodien meist schon wenige Minuten nach der Entfernung vom kernhaltigen Protoplasmakörper die Fähigkeit verlieren, durch Stärkekörner zur Einziehung gebracht zu werden“. Obschon demnach der erforderliche zentrale Fixationspunkt und eine von den normalen Verhältnissen gewiß nicht erheblich abweichende Kraft und Spannung der Pseudopodien vorhanden sind, findet in solchem Falle dennoch keine Einverleibung der Stärkekörner statt. „Es müssen demnach andere Faktoren sein, mit welchen die Plasmafäden sehr bald nach der Lostrennung vom kernhaltigen Plasmakörper die nicht sogleich mit der Verschmelzung wiederzugewinnende Fähigkeit einbüßen, die Stärkekörner zu ergreifen, festzuhalten und nach kurz dauernder Berührung sich von ihnen zur Einziehung nötigen zu lassen.“

Es läßt sich nun gar nicht leugnen, daß die besprochenen Versuche von JENSEN sowie die Beobachtungen von CIENKOWSKY auf den ersten Blick sehr zugunsten der Annahme eines ganz ausgesprochenen Wahlvermögens der Rhizopoden in bezug auf die Nahrungsaufnahme zu sprechen scheinen, indem sie zeigen, „daß die ungelösten Körper, an welchen sich die Pseudopodien auszubreiten und festzuhalten vermögen, in zwei Gruppen zerfallen, die sich wesentlich voneinander unterscheiden: in der einen finden wir Substanzen, wie Stärke, Nukleïn etc., welche, auch wenn sie ganz unbewegt daliegen, die Fähigkeit besitzen, die Pseudopodien kurze Zeit nach der Berührung zur Einziehung zu veranlassen, wobei diese Körper dauernd festgehalten und so an den zentralen Plasmakörper herangeschleppt werden; die anderen Körper, wie Glas- und Quarzkörnchen,

verursachen niemals von selbst eine Einziehung der Pseudopodien. Bezüglich der ersteren Körper ist noch hinzuzufügen, daß auch sie von Pseudopodien, die vom kernhaltigen Plasmakörper abgetrennt sind, selbst ganz kurze Zeit nach dieser Operation nicht mehr in der typischen Weise festgehalten und zentripetal fortgeführt werden."

Es kann nicht bezweifelt werden, daß die für dieses Verhalten maßgebenden Faktoren in der chemischen Wechselwirkung zwischen dem lebenden Plasma und den aufzunehmenden Körpern zu suchen sind, wenngleich ein näheres Verständnis derselben zur Zeit noch ganz fehlt. Wir werden später sehen, daß das Amylum vom Rhizopodenplasma verdaut, d. h. gelöst und chemisch verändert wird, eine Wirkung, welche wahrscheinlich schon im Augenblick der Berührung beginnt und wohl geeignet sein könnte, die Adhäsion zwischen dem Plasma und den Stärkekörnern zu verstärken, die ja tatsächlich immer größer zu sein scheint, als die zu Glas. Aehnliches ließe sich wohl auch für Plasmamassen in verschiedenen Stadien der Degeneration voraussetzen, doch fehlen vorläufig alle experimentellen Beweise, und es ist nicht viel gewonnen, wenn Jensen hier von einer „positiven Chemotaxis" spricht, die ja selbst wieder der Erklärung bedürftig erscheint. Daß übrigens chemotaktische Wirkungen bei der Nahrungsaufnahme mancher amöboid beweglicher Plasmagebilde (Myxomyceten, Leukocyten) in der Tat eine große Rolle spielen, wird später noch zu zeigen sein. Doch handelt es sich hier immer um Anlockung aus größerer Entfernung unter Vermittlung gelöster Substanzen.

Auf die sehr detaillierten theoretischen Betrachtungen, welche Jensen im Anschluß an seine Experimente über die Beziehungen zwischen Stoffwechselvorgängen und Pseudopodienbildung mitteilt, möchte ich an dieser Stelle nicht weiter eingehen und darf auf die eingehende Besprechung verweisen, welche ich an anderer Stelle (10a) veröffentlicht habe.

Im übrigen liegen schon bei (lobosen) Amöben die Dinge nicht immer so einfach, wie es auf Grund der Erfahrungen von Cienkowsky und Pfeffer an Myxomyceten-Plasmodien erwartet werden könnte. Daß auch hier vielfach noch unbekannte chemische Vorgänge und Veränderungen im lebenden Plasmakörper bei der Aufnahme von Nahrungskörpern eine entscheidende Rolle spielen, hat schon Rhumbler scharf betont, indem er auf die Notwendigkeit hinweist, „daß die Amöbe in irgendeiner Weise gegen die unfreiwillige Einfuhr ihr nicht nutzbringender oder schädlicher, mit ihr auf demselben Boden vorkommender Fremdkörper gefeit sein muß, sonst hätte sie der Kampf ums Dasein schon längst aus dem Bilde des Bodenlebens unserer Gewässer wegwischen müssen". Schon gegen die gewöhnlichen Stoffe gewohnter Umgebung verhalten sich Amöben unter Umständen ganz verschieden, indem sie sie einmal aufnehmen, das andere Mal nicht. So sah Rhumbler eine *A. verrucosa* in ihrer fließenden Form auf einem *Oscillaria*-Faden herumkriechen und den Faden schließlich verlassen, ohne daß wie sonst eine Aufrollung des Fadens erfolgte. Verworn fand, wie schon früher erwähnt wurde, die Aufnahme von Glassplittern durch Difflugien von mechanischer Erschütterung abhängig (181). Offenbar ist die jeweilige Beschaffenheit der Oberfläche für die Aufnahme oder Nichtaufnahme entscheidend; es ist aber ohne weiteres klar,

daß diese physikalische Vorbedingung ihrerseits wieder von dem Chemismus der lebenden Substanz abhängt, der vorläufig einer näheren Analyse nicht zugänglich erscheint. „Die Amöbenoberfläche besitzt ganz unbestreitbar für die meisten mit ihr in Berührung kommenden Fremdkörper nicht von vornherein Importfähigkeit, die unter jedweden Umständen in Wirksamkeit tritt, sondern es muß erst eine ganze Reihe chemischer und physikalischer Bedingungen erfüllt sein, damit die Amöbenoberfläche für den betreffenden Fremdkörper importfähig wird“ (RHUMBLER).

Damit hängt es wohl auch zusammen, daß man im ganzen nur recht selten Gelegenheit hat, die Nahrungsaufnahme der Amöben direkt unter dem Mikroskop zu beobachten, worüber sich schon AUERBACH (1a) seinerzeit beklagte. Es scheint dies nach RHUMBLER hauptsächlich daran zu liegen, daß die Amöben ihre Nahrung hauptsächlich des Nachts aufnehmen. Namentlich das grelle zur Beobachtung nötige Licht scheint vielfach das Umfließen der Nahrungskörper unsicher oder ganz unmöglich zu machen. *A. verrucosa*, die mit der oben geschilderten Aufwicklung von *Oscillaria*-Fäden beschäftigt waren, ließen, wenn sie aus dem Halbdunkel ihres gewöhnlichen Aufenthaltsortes unter das Mikroskop gebracht wurden, oft alle in kurzer Zeit die ergriffenen Fäden fahren und fielen in runzeliger Körperform aus dem Algenfilz heraus. Erst am nächsten Morgen konnte sie RHUMBLER bei ihrer Arbeit beobachten. Aber auch dann fielen noch viele Algenfäden aus den Amöben wieder heraus, nachdem die Tierchen in das Gesichtsfeld des Mikroskopes gebracht worden waren. Je allmählicher die Lichtintensität gesteigert wurde, desto weniger war dies der Fall.

In jedem Falle, wo wir einigermaßen klar sehen, ist es aber immer nur die physikalische Seite des Geschehens, welche sich uns enthüllt, während die chemischen Vorbedingungen noch immer in tiefes Dunkel gehüllt sind. Das Eine aber geht aus den vorstehenden Erörterungen wohl mit Sicherheit hervor, daß ungeachtet der in manchen Fällen hochentwickelten Fähigkeit der Nahrungsauswahl nichts zu der Annahme berechtigt, daß dabei psychische Fähigkeiten wie Empfindung, Bewußtsein und Wille mitspielen.

2. Radiolarien.

Ueber die Ernährung der Radiolarien hat zuerst HAECKEL (73) auf Grund sehr eingehender Beobachtungen Mitteilungen gemacht. Die Zuführung und Aufnahme der Nahrungsmittel erfolgt nach seinen Beobachtungen ganz ähnlich wie bei den Foraminiferen, indem die kleinen, fremden Körper, welche in die Nähe der ausgestreckten Pseudopodien kommen und dieselben berühren, an deren klebriger Substanz haften bleiben, von derselben umflossen und durch Einziehen der Pseudopodien, d. h. durch eine zentripetale Sarkodeströmung in den Mutterboden herabgeführt werden. In dem Moment, wo der fremde Körper die Fadenoberfläche berührt, scheint stets sofort eine stärkere Strömung nach dieser gereizten Stelle hin einzutreten und indem sich dieser Erregungszustand den benachbarten Fäden mitteilt, wird auch deren Sarkodestrom gegen diesen Punkt hingeleitet. Bei größeren Körpern, wo gleichzeitig viele Fäden berührt und gereizt werden, geschieht dieses Zusammenströmen der Sarkode von vielen benachbarten Punkten in sehr auffallender Weise, so daß bald ein konisches Büschel zahlreicher konvergierender Fäden

sichtbar wird, welche sich an den fremden Körper anlegen und, indem sie untereinander zu einem zusammenhängenden Netze oder endlich einer homogenen Platte verschmelzen, denselben in einen Schleimüberzug einhüllen. „Ist der ergriffene Körper lebendig und reagiert er gegen die Umstrickung des Fadennetzes durch Fluchtversuche, so scheinen die dadurch hervorgerufenen Erschütterungen der Fäden ebenfalls einen vermehrten Zufluß von Sarkode zu veranlassen, bis die hinzugeströmte Masse genügt, die Beute zu bewältigen und zu umschließen. Infusorien blieben zuweilen bei Berührung der Fäden plötzlich, wie gelähmt, bewegungslos an der Sarkode haften.“ „Bewegungslose Körper bleiben ebenso einfach vermöge der starken Adhäsion der Sarkode, daran kleben, werden vollständig in die Fadensubstanz aufgenommen und mit dem zentripetalen Strome derselben in den Mutterboden eingeführt. Bei größeren Körpern kann man nicht direkt beobachten, daß sie von den Sarkodeströmen mit fortgerissen werdeu, sondern man kann sich nur durch wiederholte Beobachtung ihrer veränderten Entfernung von der Zentralkapsel davon überzeugen. Ebenso sieht man die ausgesogenen und entleerten Schalen und andere unbrauchbare Reste allmählich aus dem Sarkodekörper wieder ausgestoßen werden.“ (Haeckel.) „Die Aufnahme der fremden Körper scheint ohne Auswahl vor sich zu gehen, man findet in dem Mutterboden die verschiedensten kleinen Körperchen und Teilchen angehäuft, welche überhaupt an der Oberfläche der See vorkommen. Lediglich der Reiz der mechanischen Berührung scheint die Fäden zu bestimmen, die fremden Körper zu umfließen und einzuführen. Findet sich kein zur Assimilation tauglicher Stoff darin, so werden sie bald ausgestoßen.“

Brandt (11, 13, 15) schildert die Nahrungsaufnahme ähnlich wie Haeckel, weicht aber insoferne von dessen Angaben ab, als er angibt, daß die Fremdkörper meist an der Gallertoberfläche bleiben und verdaut werden, während man im Innern der Gallerte nur Organismen findet, die einer selbständigen und ziemlich energischen Bewegung fähig sind, und daß nur bei jungen Kolonien das Festhalten von Fremdkörpern häufiger zu beobachten ist. Aeltere, vegetative Kolonien besaßen an der Gallertoberfläche nur ganz vereinzelte, kleine Diatomeen etc., so daß Brandt für die älteren Exemplare eine rein animalische Ernährung (durch Aufnahme und Verdauung anderer Organismen) für ausgeschlossen hält.

Demgegenüber gibt Famintzin (51) an, daß koloniebildende Radiolarien nicht nur während ihrer Jugend, sondern während ihres ganzen Lebens nach Art aller übrigen Radiolarien animale Kost zu sich nehmen (hauptsächlich Infusorien und kleine Crustaceen). Er gibt jedoch zu, daß Radiolarien, die reichlich mit gelben Zellen versehen sind, lange Zeit leben können, ohne feste Nahrung zu sich zu nehmen, indem die gelben Zellen getötet, aufgelöst und verspeist werden. (Zit. nach v. Fürth, vergl. chem. Physiol. der niederen Tiere.)

Die Langsamkeit der aktiven Bewegungen und das geringe Ausmaß der lokomotorischen Ortsveränderungen bei allen amöboïd beweglichen Organismen läßt es verständlich erscheinen, daß von einem „Aufsuchen“ der Nahrung im allgemeinen wohl kaum die Rede sein kann. In der Regel ist es der Zufall, welcher die in der normalen Umgebung wohl immer mehr oder weniger reichlich vorhandenen Nahrungskörper mit der Oberfläche des Plasmakörpers resp. der

Pseudopodien, die ja in diesem Falle gleichzeitig als „motorische“ und als „Ernährungsorganellen“ fungieren, in unmittelbare Berührung bringt.

Dennoch sind Fälle bekannt, wo (lösliche) Nahrungsstoffe schon aus größerer Entfernung auf amöboïd bewegliche nackte Plasmakörper einwirken und die Bewegungen derselben richtend beeinflussen, indem sie gewissermaßen anlockend wirken. Es handelt sich dabei um Erscheinungen, welche in das Gebiet der sogenannten chemotaktischen Reizwirkungen gehören.

Unter „Chemotaxis“ versteht man nach der Definition Verworns „die Erscheinung, daß Organismen, die mit aktiver Bewegungsfähigkeit begabt sind, sich unter dem Einfluß einseitig einwirkender chemischer Reize entweder zu der Reizquelle hin oder von der Reizquelle fortbewegen. Im ersteren Falle, wo eine Annäherung an die Reizquelle stattfindet, sprechen wir von einer positiven, im letzteren Falle, wo eine Entfernung von der Reizquelle erfolgt, von einer negativen Chemotaxis. Eine einseitige Reizung ist aber bei chemischen Reizen nur da realisiert, wo die Konzentration des betreffenden Stoffes vom lebenden Objekt her nach einer Richtung hin allmählich steigt.“ An Myxomycetenplasmodien hat Stahl (173a) solche Richtungsbewegungen schon 1884 beobachtet, indem er die gelben, netzförmig sich ausbreitenden Plasmodien des in Gerberlohe lebenden Aethalium septicum auf feuchte Streifen von Fließpapier kriechen ließ und dann einen solchen Streifen in O-freies Wasser derart einhing, daß der eine Teil des Plasmodiums in das Wasser tauchte, während der andere sich in der Luft befand. Durch eine indifferente Oelschicht war das Wasser von der Luft abgeschlossen. Es zeigte sich dann, daß der versenkte Teil des Plasmodiums allmählich aus dem Wasser herausströmte und sich oberhalb der Oelschicht auf dem nassen Fließpapier an der Luft ansammelte. Es war also nach dem O der Luft positiv chemotaktisch. Mit Rücksicht auf die uns hier beschäftigenden Erscheinungen ist es nun von besonderem Belang, daß sich im gegebenen Falle auch eine positive Chemotaxis gegen gelöste Nährstoffe nachweisen ließ. So krochen in den Versuchen Stahls die Protoplasmamassen stets nach Lohestückchen oder nach Papierkugeln, welche mit einem Loheaufguß getränkt waren, hin und häuften sich hier an, eine Form der positiven Chemotaxis, die Stahl als „Trophotaxis“ bezeichnet hat, weil sie bei Aufsuchung der Nahrung eine wichtige Rolle spielt.

„In überraschender Weise trat diese Erscheinung zutage an einem *Aethalium*, welches sich auf einem vertikal aufgehängten, befeuchteten Papierquadrat ausgebreitet hatte. Nachdem das Gefäß so weit mit reinem Wasser angefüllt worden war, bis der ganze Schleimpilz untergetaucht war, legte ich einige Lohestücke unter den unteren frei schwebenden Rand des Fließpapieres. Schon nach einigen Stunden hatten die frei flutenden, bis 12 mm Länge erreichenden Arme des Plasmodiums die Lohestückchen umfaßt.“ (Stahl.) Gegen viele andere Substanzen erwiesen sich jedoch die Plasmodien negativ-chemotaktisch. Wurde z. B. ein kleiner NaCl-Kristall in die Nähe eines Plasmodiumrandes auf feuchtes Papier gebracht, so zog sich sehr bald das Protoplasma zurück. Aehnlich wirkten auch Zucker, Glyzerin, Salpeter, KNO_3 u. a.

Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß ähnliche Vorgänge auch bei echten Amöben vorkommen, doch konnte ich einschlägige Beobachtungen in der Literatur nicht auffinden. Dagegen sind chemotaktische Reizwirkungen an den amöboïd beweglichen Leukocyten der Wirbeltiere um so eingehender untersucht und mögen an dieser Stelle mit Berücksichtigung finden, zumal sich auch die Aufnahme fester Nahrungskörper bei diesen frei außerhalb des Gewebsverbandes lebenden Zellen des Metazoenkörpers in ganz analoger Weise vollzieht wie bei wirklichen Amöben.

Seit lange ist es bekannt, daß gewisse lösliche Stoffwechselprodukte einiger

pathogener Bakterienarten, namentlich von *Staphylococcus pyogenes albus*, in hervorragendem Maße die Eigenschaft besitzen, auf Leukocyten chemotaktische Wirkungen auszuüben und dieselben aus großen Entfernungen her anzulocken. Infolgedessen läßt sich am Orte einer solchen bakteriellen Infektion sehr bald eine Massenansammlung von Leukocyten nachweisen: es kommt zur Eiterung. Am einfachsten kann man sich von der positiv-chemotaktischen Wirkung jener löslichen Bakterienprodukte überzeugen, wenn man nach einem zuerst von Pfeffer geübten Verfahren kleine, kurze Kapillarröhrchen aus Glas mit einer Kultur des eitererregenden *Staphylococcus pyogenes albus* füllt und dann das eine Ende zuschmilzt. Bringt man dann das Röhrchen für längere Zeit in die Bauchhöhle oder unter die Haut eines Kaninchens oder eines Frosches, so findet man bei mikroskopischer Untersuchung, wie von der offenen Mündung her ganze Scharen von Leukocyten eingedrungen sind, indem sie offenbar aus den Geweben einwanderten. Es läßt sich leicht zeigen, daß die Nährlösung allein ohne Bakterien eine derartige Wirkung nicht ausübt, während andererseits auch noch lebende Bakterien dazu nicht erforderlich erscheinen. Es kann sich also nur um lösliche Stoffwechselprodukte derselben handeln. Durch Buchner (17) darf es als festgestellt gelten, daß die Leukocyten auch gegen die Eiweißkörper der Bakterienleiber, sowie gegenüber einer ganzen Reihe von Stoffen nicht bakterieller Abkunft positiv chemotaktisch sind. So fand Buchner, daß Weizen- und Erbsenmehlbrei besonders stark chemotaktisch wirksam sind, eine Tatsache, die deshalb von besonderer Bedeutung ist, weil sie zu beweisen scheint, daß amöboïd bewegliche Zellen auch der Aufnahme gelöster Nährstoffe fähig sind, was für freilebende Amöben bisher nicht sicher festgestellt werden konnte. Unter günstigen Bedingungen bewahren auch Leukocyten von Warmblütern noch lange Zeit ihre chemotaktischen Eigenschaften gegen die verschiedensten Stoffe, selbst wenn sie außerhalb des Tierkörpers gehalten werden.

Wie die in den Kapillarröhrchen enthaltenen gelösten Substanzen auf die Leukocyten wirken, ist leicht ersichtlich. In dem Maße, als die Lösung vom freien Ende in die Umgebung diffundiert, wird die Konzentration immer geringer, und die beweglichen Zellen erhalten daher einen Antrieb, sich der offenen Mündung des Röhrchens mehr und mehr zu nähern, indem sie in gleicher Richtung Zonen immer höherer Konzentration vorfinden. Von dem Augenblick an, wo sie in das Innere eindringen, stehen sie jedoch zugleich unter dem Einfluß ihres O-Bedürfnisses, und während sie so einerseits nach den Orten höherer Konzentration des chemischen Reizmittels streben, erfahren sie zugleich einen Impuls in entgegengesetzter Richtung. Dementsprechend häufen sie sich hauptsächlich in einer Zone an, wo sich beide antagonistische Momente ziemlich das Gleichgewicht halten, d. h. in der Nähe der offenen Mündung des Röhrchens.

B. Gregarina.

Rein äußerlich betrachtet scheint sich die Nahrungsaufnahme, bei manchen endoparasitisch lebenden Gregarinen in ganz ähnlicher Weise abzuspielen, wie bei Rhizopoden, doch ist der ganze Körper hier von einer sehr widerstandsfähigen Cuticula überzogen, durch welche die Aufnahme geformter fester Nahrung ausgeschlossen wird. Bei vielen Gregarinen lassen sich, unbeschadet der Einzelligkeit, 2—3 Abschnitte des meist wenig beweglichen Körpers unterscheiden (Fig. 23): der Epimerit als Anheftungsorgan, der oft mit Zähnen oder Widerhaken besetzt ist und der eigentliche Zellleib, der durch eine ektoplasmatische Brücke wieder in 2 Abschnitte zerfällt, die oft durch eine Furche getrennt sind. Der vordere (Protomerit) ist gewöhnlich kürzer und breiter als der hintere (Deutomerit), welcher

den Kern enthält. Die Gregarinen sind fast ausschließlich Darm- oder Leibeshöhlenparasiten bei niederen Tieren (Echinodermen, Würmer, Mollusken, Anneliden und Arthropoden). Bei Wirbeltieren scheinen sie zu fehlen. Im Darm können die jungen Gregarinen oft große Strecken des Epithels befallen (Fig. 24), auch frei im Darmlumen findet man sie oft in großen Scharen (daher „Gregarinen“). „Alle Gregarinen ernähren sich auf osmotischem

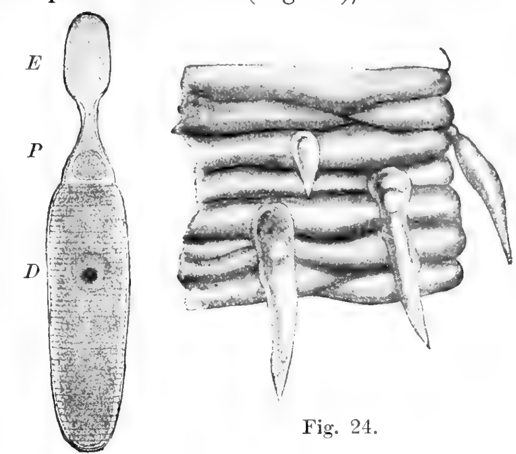


Fig. 23. Schema einer Gregarine. *E* Epimerit. *P* Protomerit. *D* Deutomerit. (Aus DOFLEIN nach A. SCHNEIDER.)

Fig. 24. Partie von der Oberfläche des Darmepithels eines Scolopenders, welche mit regelmäßig (parallel) angeordneten, in den Furchen sitzenden Gregarinen (Pterocephalus nobilis) besetzt ist. (Aus DOFLEIN nach SIEDLECKI.)

Wege. Für manche Formen wird angenommen, daß die Aufnahme der Nährflüssigkeit nicht an der ganzen Körperoberfläche erfolge, sondern an dem Anheftungsende eventuell durch Vermittelung der oft tief ins Gewebe eindringenden Haftfasern und sonstigen Fortsätze des Vorderendes“, von deren Vielgestaltigkeit die beistehenden Figuren (Fig. 25) nach DOFLEIN eine Vorstellung geben. Bei den Arten der

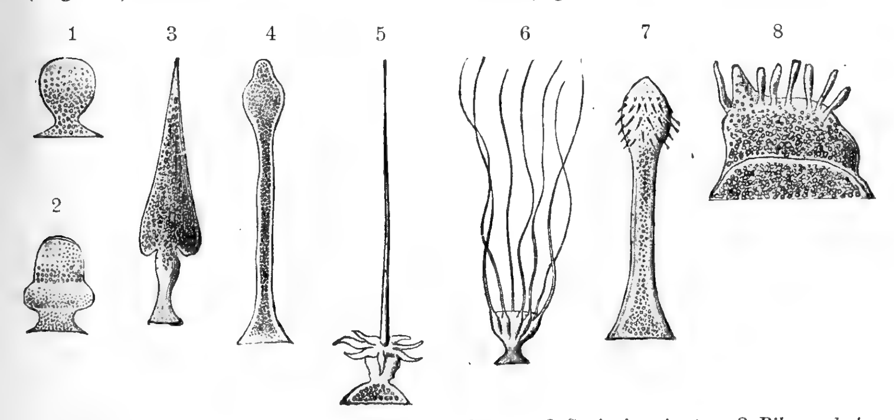


Fig. 25. Epimeritformen. 1 *Gregarina longa.* 2 *Sycia inopinata.* 3 *Pileocephalus Heeri.* 4 *Stylorrhynchus longicollis.* 5 *Beloides firmus.* 6 *Cometoides crinitus.* 7 *Geniorrhynchus Monnieri.* 8 *Echinomera hispida.* (Aus DOFLEIN, 41.)

Gattung *Pterocephalus* wächst der Epimerit in fadenartige Fortsätze aus, die zwischen die Darmepithelzellen des Wirtstieres eindringen und das Tier befestigen (Fig. 26). Der Epimerit bei der Gattung *Pyxinia* bildet anfangs einen spitzen Fortsatz, der im Laufe der Entwicklung der Tiere zu einem mächtigen, tief in die Wirtszelle eindringenden

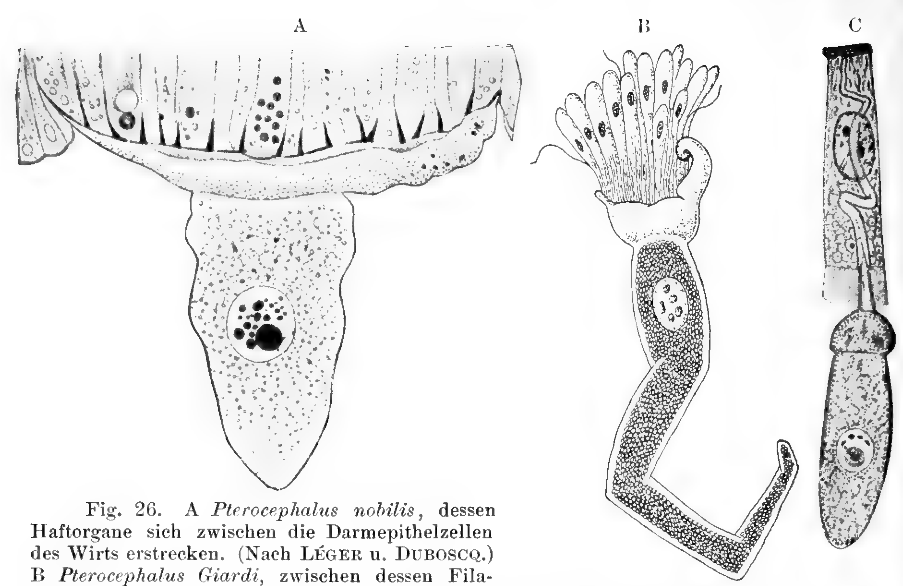


Fig. 26. A *Pterocephalus nobilis*, dessen Haftorgane sich zwischen die Darmepithelzellen des Wirts erstrecken. (Nach Léger u. Duboscq.) B *Pterocephalus Giardi*, zwischen dessen Filamenten noch die Epithelzellen des Skolopenderdarmes hängen. C *Pixinia Moebuszi*, deren Haftapparat bis zur Basalmembran der Wirtszelle reicht. (Nach Léger und Duboscq, aus Doflein, 41.)

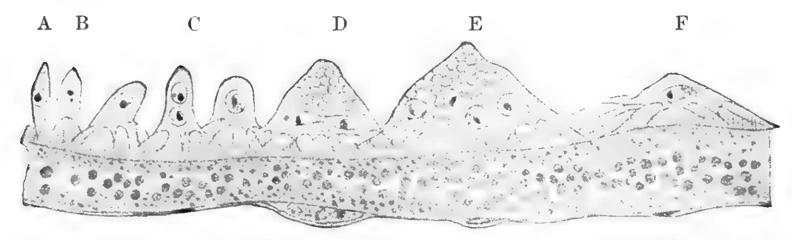


Fig. 27 A—F. *Ophryocystis Mesnili* Léger. Schnitt durch die Wand eines Malpighischen Gefäßes von *Tenebrio molitor* mit (A—F) aufeinander folgenden Entwicklungsstadien des Parasiten. (Nach Léger.)

Rüssel heranwächst. Am meisten pseudopodienähnlich sind die wurzelförmigen Plasmafortsätze, mittels der sich *Ophryocystis* an die Malpighischen Gefäße von Käfern anheftet (Fig. 27).

C. Flagellata.

a) Allgemeines.

Während, wie wir gesehen haben, bei den Rhizopoden (Amöben, Foraminiferen, Heliozoen und Radiolarien) die geformten Nahrungskörper an ganz beliebigen Stellen der Oberfläche des Plasmaleibes aufgenommen werden können, finden wir bei den höher stehenden Protisten, den Flagellaten und Ciliaten, zum Teil auch den Suctorien (Acineten) in der Regel bestimmte streng lokalisierte Körperstellen für die Aufnahme wie auch im allgemeinen für die Ausscheidung unverdaulicher Reste präformiert.

„Viele dieser Formen besitzen einen nutritiven Organellenapparat, der im Kleinen und Einzelligen an den Organapparat im Großen erinnert, der bei

den Vielzelligen das Ernährungssystem zusammensetzt. Besondere Organellen strudeln die Nahrung herbei, besondere Organellen leiten sie zu einem Zellenmund, durch welchen sie in einen Zellenschlund eintritt. Von da in das Plasma eintretend wird die Nahrung in bestimmten Richtungen im Endoplasma fortgeleitet (Zyklose), und auf jeder Wegstrecke verhält sich das umgebende Plasma zu der sich fortbewegenden Nahrung physiologisch in ähnlicher Weise verschieden, wie die Wandung des Metazoendarmes in seinen verschiedenen Abschnitten, so daß man von einer verdauenden, von einer resorbierenden und von einer ausleitenden Wegstrecke sprechen kann. Letztere führt zum lokalisierten Zellenafter." (LANG, 103.)

Nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern fast noch mehr in physiologischer Beziehung und namentlich in ihren überaus wechselvollen Ernährungsverhältnissen erscheinen die Flagellaten zu einem großen Teil als typische Uebergangsformen zwischen Pflanzen und Tieren charakterisiert. Es kann unter solchen Umständen nicht verwundern, wenn um die Zugehörigkeit gewisser Formen zu den einen oder zu den anderen seit alter Zeit zwischen Botanikern und Zoologen gestritten wurde. Nicht zum mindesten hat dazu der Chlorophyll- und Stärkegehalt vieler Flagellaten beigetragen, und so werden beispielsweise die Volvocinen und Chlamydomonadinen, sowie die Euglenen noch heute oft zu den Pflanzen gerechnet, wiewohl KLEBS, der die letzteren monographisch bearbeitete, in den Euglenen die nächsten Verwandten echt tierischer Flagellaten erblickt, d. h. solcher Formen, welche, mit Mund versehen, sich in tierischer Weise ernähren. Mit Recht bemerkt daher BÜTSCHLI, daß, „wenn eine Organismengruppe wegen ihrer Beziehungen zu den zwei großen Reichen die Bezeichnung Protisten verdiente, es wohl entschieden die der Flagellaten wäre".

Daß einer ganzen Anzahl hierhergehöriger Organismen ausgeprägt tierischer Charakter zukommt, konnte EHRENBERG schon 1830 feststellen, indem es ihm gelang, Monaden künstlich zu füttern. Auch beobachtete er bei einigen Formen schon anderweitige verschluckte Nahrung im Körperinnern. Auf der anderen Seite wies aber später DUJARDIN darauf hin, daß zahlreiche Flagellaten keine feste Nahrung aufnehmen, ein Punkt, über den sich EHRENBERG ziemlich leicht hinweggesetzt hatte. (BÜTSCHLI, 19, p. 628.) Im übrigen ist weder in dem einen noch in dem anderen Falle in der Art der Nahrungsaufnahme ein durchgreifendes charakteristisches Merkmal der tierischen oder pflanzlichen Natur des betreffenden Organismus gegeben, da sich beiderlei Ernährungsweisen bei verschiedenen Repräsentanten einer und derselben Reihe finden. So bilden unter den „Dinoflagellaten", die sich größtenteils holophytisch ernähren, die Gymnodinien mit nacktem, etwas amöboïdem, z. T. ganz farblosem Plasmakörper nach SCHILLINGS (160) eine Ausnahme, indem sie nach Art echter Amöben ihre Beute (Chlamydomonaden) durch Plasmafäden in das Innere hineinziehen. Das gleiche gilt von Arten der Gattungen *Chromulina* und *Ochromonas*, welche sich trotz ihrer Farbstoffplatten (Chromatophoren) tierisch ernähren.

b) Flagellaten ohne Lokalisierung der Nahrungsaufnahme.

Wie der Name besagt, handelt es sich bei den Flagellaten (Mastigophoren, Geißeltierchen) um Organismen, welche (wie die Schwärmsporen vieler Algen) mit einem oder zwei (selten mehr) längeren Geißelhaaren (Flagellen) als Organellen der Bewegung und zum Teil auch der Nahrungsaufnahme ausgestattet sind; ein Zellmund kommt oft, aber keineswegs immer vor; vielmehr sind eine ganze Anzahl Formen bekannt, bei welchen sich die Nahrungsaufnahme

ohne wirklichen Mund und Schlund vollzieht. Den Anschluß an die Rhizopoden vermitteln Formen, welche sich der Nahrung ganz nach Art der Amöben oder Heliozoen bemächtigen, indem sie mehr oder weniger zahlreiche fingerförmige oder verästelte Pseudopodien aussenden und mittels derselben geformte Nahrungskörper umfließen. Dabei kann aber unter Umständen die Geißel schon eine Rolle spielen, indem durch dieselbe kleine Nahrungskörper rückwärts gegen die Körperoberfläche geschleudert und dann an beliebiger Stelle durch die Pseudopodien aufgenommen werden (Mastigamöba nach Kent, 90).

Ein in vieler Beziehung sehr merkwürdiger hierhergehöriger Fall ist von Cienkowsky (34) bei *Protomonas amyli* (*Bodo angustatus* Dj.) beschrieben worden. Es handelt sich um eine Form mit zwei Geißeln, die sich in den Zellen faulender Kartoffeln fand, aber auch frei im Wasser vorkommt und leicht in einen amöbenähnlichen Zustand übergeht, wobei eine Anzahl langer, fadenförmiger und sehr feiner Pseudopodien ausgesendet werden (Fig. 28a). „In diesem Zustande frißt nun der Organismus die ansehnlichen Stärkekörner der Kartoffelzelle. Er schmiegt sich an ein Stärkekorn (selten gleichzeitig mehrere) und umfließt dasselbe allmählich mit seinem Plasmaleib völlig (Fig. 28b, c). Natürlich muß sich hierbei der Plasmakörper über das ihn an Größe meist weit übertreffende Stärkekorn zu einer so zarten Schicht ausbreiten, daß dieselbe kaum sichtbar zu machen ist. Anderseits kann sich jedoch auch ein unveränderter *Bodo* einem Stärkekorn anlegen und dasselbe in ent-

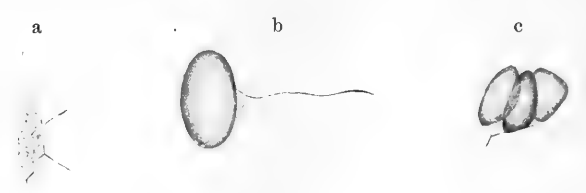


Fig. 28. *Monas amyli* (*Bodo angustatus* Duj.). a) ohne, b) und c) mit Stärkeeinschlüssen (nach Bütschli).

sprechender Weise umfließen. Man sieht daher häufig an den umflossenen Stärkekörnern noch eine oder zwei, zuweilen sogar mehr tätige Geißeln entspringen und die Stärkekörner umherbewegen.“ Bütschli hält es daher für wahrscheinlich, daß häufig auch im sarkodinenartigen Zustand die Geißeln noch existieren. Auch hier scheint es sich häufig (ähnlich wie bei *Actinophrys*) um eine Vereinigung mehrerer Individuen zum Zweck der Nahrungsaufnahme zu handeln, und es dürfte das Vorkommen mehrerer Geißeln an einem Stärkekorn damit zusammenhängen.

Von *Dimorpha radiata* gibt Klebs (94) an, daß kleine vorbeikommende Organismen aller Art, wenn sie die Pseudopodien berühren, gelähmt werden. „Dann strömt das Plasma nach dem gefangenen Organismus hin und umschließt ihn. Im Innern wird er bald zu einem runden Ballen geformt.“ Aehnlich verhält es sich bei *D. longicauda*. „Trifft die Flagellate auf feste Körper, so hört die Vorwärtsbewegung auf, und höchst lebhafte amöboïde Bewegungen treten ein; nach allen Seiten werden dünnere oder dickere Pseudopodien gebildet, welche um den fremden Körper herumfließen.“ Bei *Dimorpha alternans* beobachtete Klebs das Eindringen in eine absterbende Algenzelle (*Mesocarpus*). Sobald die Pseudopodien die stärkehaltige Chlorophyllplatte berührten (Fig. 29), sah man, „wie ein Stärkekorn nach dem anderen umfaßt und in den noch draußen befindlichen Körper gezogen wurde. Nach einiger Zeit begann das Tier durch das eine Loch der Zellwand vollständig in die Zelle hineinzukriechen, während die Geißeln draußen blieben. Hier erfüllte sich der Körper gänzlich mit Bestandteilen der Chlorophyllplatte, und verließ dann nach

½ Stunde die Algenzelle.“ (KLEBS.) Ein solches „Aussaugen“ von Zellinhalt kommt übrigens bei manchen Flagellaten ohne sichtbare Pseudopodienbildung zustande. So beobachtete KLEBS, wie ein *Bodo globosus* sich an ein kleines *Raphidium* anlegte

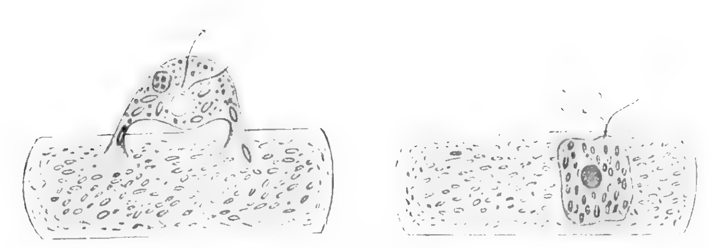


Fig. 29. *Dimorpha alternans*, eine *Mesocarpus*-Zelle aussaugend (nach KLEBS).

und, indem es ganz unbeweglich wurde, sein Vorderende oberhalb der Geißelgrube schnabelförmig zuspitzte. „Damit bohrte es die Alge an und sog langsam die grünen Inhaltsbestandteile in den Körper hinein, so daß schließlich nur die leere Zellhaut übrig blieb“ (Fig. 30).

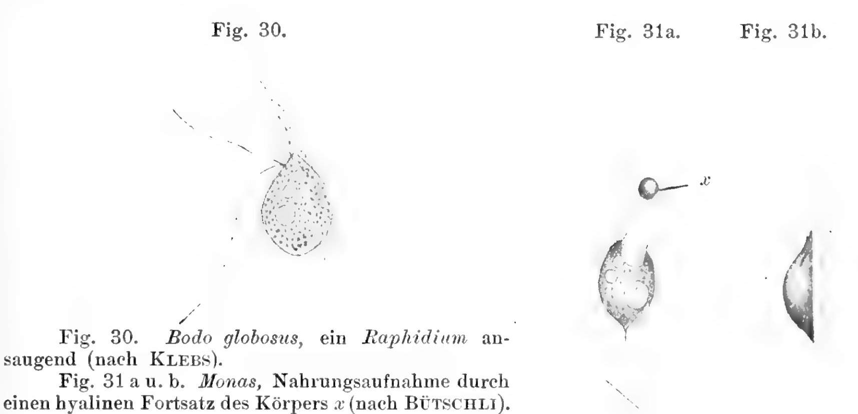


Fig. 30. *Bodo globosus*, ein *Raphidium* ansaugend (nach KLEBS).

Fig. 31 a u. b. *Monas*, Nahrungsaufnahme durch einen hyalinen Fortsatz des Körpers *x* (nach BÜTSCHLI).

Nach CARTER (25) soll auch das zu den Polymastigoden gehörige *Collodictyon* (mit 4 Geißeln) in amöboïder Weise seine zum Teil sehr ansehnlichen Nahrungskörper aufnehmen. Es werden gelegentlich so lange *Oscillaria*-Fäden gefressen, daß die Enden vorn und hinten den Körper überragen, und es handelt sich vielleicht um ähnliche Vorgänge, wie sie RHUMBLER für *Amoeba verrucosa* beschrieben hat. C. FISCH (53) gibt an, daß *Protochytrium* ebenfalls feste Nahrung durch Umfließen aufnimmt. Es handelt sich um eine parasitische, der *Protomonas amyli* nächstverwandte Monadinenform, deren vegetative Zustände in Form kleiner Amöben, die meist zu mehreren verschmelzen, im Innern von *Spirogyra*-Zellen leben, von deren Inhalt sie sich ernähren.

c) Flagellaten mit Lokalisierung der Nahrungsaufnahme.

1. Ohne Mundöffnung.

Eine Lokalisierung der Nahrungsaufnahme findet sich bei zahlreichen Monadinen-Formen, ohne daß man noch von dem Vorhandensein einer wirklichen Mundöffnung reden könnte. Eine solche

Mundstelle liegt dann fast immer an der Geißelbasis, so daß man schon aus diesem Umstande auf eine aktive Rolle der letzteren bei der Nahrungszufuhr schließen kann.

Dies ist nun in der Tat der Fall, und es hat Cienkowsky (35) zuerst bei der Gattung *Monas* die sehr eigenartigen Vorgänge beschrieben, welche sich bei der Nahrungsaufnahme abspielen. Später hat auch Bütschli (20) sowohl bei *Monas* wie bei *Oicomonas* den Vorgang studiert. „Bei *Monas* sieht man von Zeit zu Zeit dicht neben der Basis des Geißeln, und zwar da, wo die schiefe, sogenannte Mundleiste hinweist, einen sehr hellen, abgerundeten Fortsatz über die Körperoberfläche vorspringen, der zuweilen eine nicht unansehnliche Länge erreichen kann (Fig. 31a). Gleichzeitig schleudert die ansehnliche Hauptgeißel fortwährend kleine Körper der verschiedensten Art, welche in ihren Bereich gelangen, rückwärts diesem Fortsatz zu. Zahlreiche dieser Körperchen, welche dem Tier nicht zu konvenieren scheinen, werden an dem Fortsatz vorbeigeschleudert, plötzlich dagegen sieht man, wie ein passender Nahrungskörper auf denselben aufstößt und momentan in ihn aufgenommen wird. Er liegt dann deutlich in einer meist ansehnlichen Vakuole in demselben eingebettet. Nach kurzer Zeit sieht man die Vakuole samt dem eingeschlossenen Nahrungskörper sich in Bewegung setzen und an dem Seitenrand langsam hinabgleiten, bis sie schließlich, gegen das Hinterende gelangt, allmählich in das zentrale Plasma der *Monas* tritt.“ (Bütschli.) Bütschli schließt sich Cienkowsky in der Meinung an, daß es sich bei jenem nahrungsaufnehmenden Fortsatz von vornherein um eine von einer sehr dünnen Plasmaschicht umschlossene Vakuole handelt, in welche sich der Nahrungskörper einsenkt und die über ihm sofort wieder geschlossen wird. Bütschli sah häufig eine solche „Mundvakuole“ (Empfangsvakuole) sich erheben, die, ohne Nahrung aufgenommen zu haben, nach hinten abgeführt und zu einer gewöhnlichen Plasmavakuole wurde. „Häufig scheint es jedoch auch vorzukommen, daß die Mundvakuole sich erst in dem Moment bildet, wo der aufzunehmende Nahrungskörper die Mundstelle berührt. Auch richtet sich die Größe der Vakuole nach der Größe des aufzunehmenden Nahrungskörpers; ist dieser sehr ansehnlich, z. B. ein langes *Spirillum* oder gar eine kleine Bacillariacee, so sieht man die Vakuole sich über die gesamte Seitenfläche der *Monas* ausdehnen, um das Umfließen bewerkstelligen zu können (Fig. 31b).“

Fisch (53) gibt an, daß die Empfangsvakuole bei *Bodo jaculans* immer sehr groß (Fig. 32) und nicht an der Geißelbasis, sondern regelmäßig mitten auf der gewölbten Rückenfläche gelegen ist. Ihr Durchmesser beträgt oft den 3.—4. Teil der ganzen Körperlänge. „Sie tritt hervor in Gestalt einer zylindrischen, am oberen Ende gewölbten Erhebung, deren Inhalt sich deutlich von einer feinen Hautschicht

Fig. 32. Fig. 33.

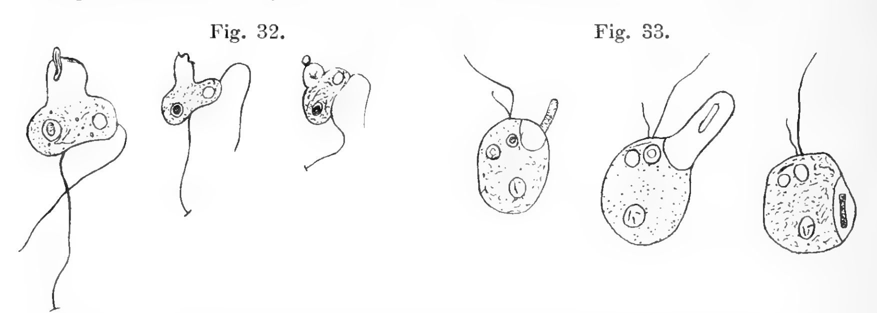
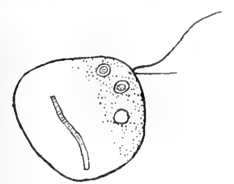
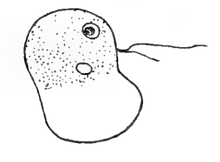


Fig. 32. *Bodo jaculans* mit Empfangsvakuole (fressend) (nach Fisch).
Fig. 33. *Monas guttula* mit Empfangsvakuole (fressend) (nach Fisch).

abgrenzt.“ Die Nahrungskörper (Bakterien, kleine Algen) werden „mit einem plötzlichen Ruck in das Innere der Vakuole aufgenommen; die Hautschicht derselben

hat sich zu dem Zweck geöffnet und klafft hin und wieder noch kurze Zeit auseinander. . . .“ „Nach der Aufnahme der Nahrungskörper sinkt die Vakuole, ohne ihren Ort zu verlassen, allmählich ein, bis schließlich die Rückenfläche des Körpers wieder die gewöhnliche Abrundung angenommen hat.“ (FISCH, l. c.) Für *Monas guttula* konnte FISCH die Angaben BÜTSCHLIS und CIENKOWSKYS durchaus bestätigen: „Die nahrungsaufnehmende Vakuole bildet sich immer auf der linken Körperseite über dem Kern; sie schießt in Gestalt eines langen, abgerundeten Zylinders hervor, die Beute versinkt in ihr in der gewöhnlichen Weise. Dann erfolgt, genau mit BÜTSCHLIS Angaben über *Oicomonas Termo* übereinstimmend, ein seitliches Herabgleiten der Vakuole an der Körperoberfläche, wobei sie allmählich an Größe abnimmt“ (Fig. 33). Geradezu riesige Dimensionen erreicht die Nahrungsvakuole nach FISCH bei *Archabdomonas vulgaris* (Fig. 34), und es gelangen hier,





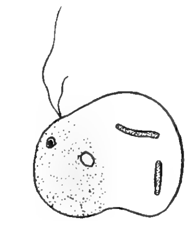


Fig. 34. *Archabdomonas vulgaris* mit riesig entwickelter Empfangsvakuole (nach FISCH).

ganz wie es CIENKOWSKY für die nächstverwandte *Spumella vulgaris* geschildert hat, unter Umständen lange Bacillenfäden und Diatomeen zur Aufnahme.

Ganz ähnlich scheinen sich bei der Nahrungsaufnahme die Craspedomonaden (KLEBS) oder Choanoflagellaten zu verhalten, deren Körper vorn einen glashell durchsichtigen, becher- oder hohlkegelförmigen, für die Gruppe durchaus charakteristischen Aufsatz, den

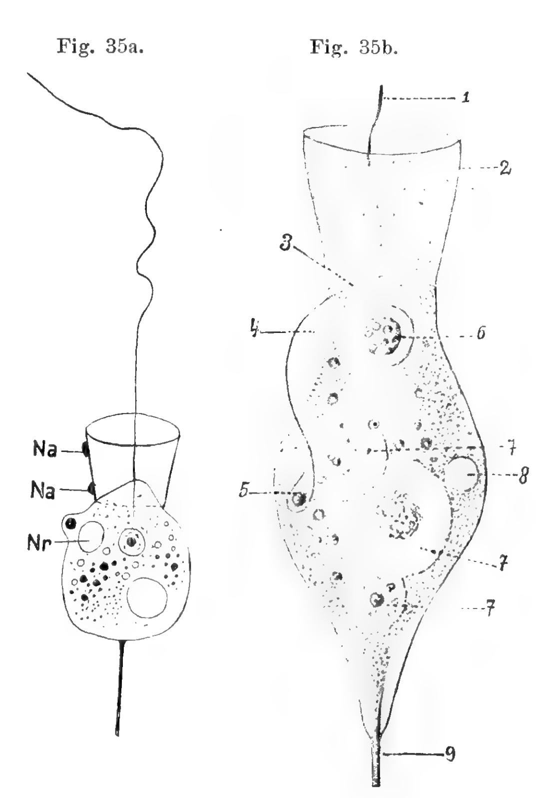


Fig. 35a. Nahrungsaufnahme bei *Codosiga botrytis* (EHRB.). *Na* Nahrungskörper, *Nr* Nahrungsvakuole (nach DOFLEIN).

Fig. 35b. *Codonosiga botrytis* J. CL. Kombiniert aus mehreren Zeichnungen, nach FRANCÉ. *1* Geißel, *2* Kragen, *3* Fortsetzung desselben (dütenförmig) zur Bildung der scheinbaren Schlingvakuole, *4*, *5* Einsenkung im hintersten Grunde der Düte, mit aufgenommener Nahrung, *6*, *7* Nahrungsvakuolen, *8* pulsierende Vakuole, *9* Stiel (aus LANG, 103).

„K r a g e n“, besitzt (Fig. 35). Die überaus dünne und zarte Wand dieses Kragens ist ein Plasmahäutchen. Die Mündung des Kragens kann sich verengern und erweitern: der Kragen ist kontraktil, er kann sich verkürzen, ja vollständig zurücktreten und wieder hervorwachsen; auch zitternde und schwingende Bewegungen wurden an ihm beobachtet; an seinem Grunde ragt das einzige Geißelhaar hervor. Es liegen Angaben vor, wonach dem Kragen bei der Nahrungsaufnahme eine besondere Rolle zukommt, doch besteht hierüber keine Uebereinstimmung.

James Clark glaubte, daß er nach Art eines Trichterapparates funktioniere welcher die von der Geißel in ihn geschleuderten Nahrungspartikel zu der an der Geißelbasis vermuteten Mundöffnung führe.

Kent (90) will in demselben bei *Codosiga Botrytis*, einer der verbreitetsten Kragenmonaden, eine eigentümliche Strömung wahrgenommen haben und beschreibt dies folgendermaßen: „In this structure (of the collar) a circulating stream was constantly in motion ascending on the outside and descending on the inside, and identical in always with those circulating sarcode-streams characteristic of the extended pseudopodia of certain *Radiolaria*.“ Fisch (53), welcher wie Kent feine Karminpartikelchen im Wasser verteilte, konnte jedoch von solchen Bewegungen nichts wahrnehmen. „Vielmehr blieben die Karminkörnchen am Membrantrichter haften, ohne ihren Platz zu verändern.“

Kent schildert im Anschluß an die erwähnte Strömung in der Substanz des Kragens die Nahrungsaufnahme folgendermaßen: „The rapid rotatory action of the flagellum impelling swift currents of water to flow from behind in a forward direction, caused all floating particles carried with it to impinge upon some point of the surface of the expanded collar. Adhering here, these particles were now carried on by the motion of the substance of the collar, and after ascending the outer surface, surmounting the ring and descending upon the interior surface of the structure became ingulfed in the soft sarcode of the animalcules body embraced by the collar's base.“

Auch Bütschli (20) sah, wie bei *Codosiga* Nahrungspartikel auf der Außenfläche des Kragens ankleben und dann gegen die Kragenbasis herabrücken, jedoch nicht auf dessen Innenfläche, sondern direkt auf der Außenseite, wo sie von einem zeitweise auf der Außenfläche des Körpers vakuolenartig vorspringendem hellen Gebilde (Empfangsvakuole) aufgenommen wurden. Dies konnte auch Fisch bestätigen.

„Unterhalb der Basis des Membrantrichters, jedoch immer etwas von derselben entfernt, sieht man von Zeit zu Zeit große vakuolenartige Ausstülpungen, scheinbar nur aus der Hautschicht, sich bilden, die bedeutend über die Körperoberfläche hervorragen (Fig. 35). Kommen diese mit irgendeinem Nahrungskörper in Berührung (Bacillen, Kokken etc.), so wird er sofort von ihnen umschlossen, die Vakuole verschwindet, und der Nahrungskörper findet sich jetzt in einer kleinen Vakuole mitten im Körperplasma, wo er bald an das basale Ende geschoben wird. Daß dabei die Cilie, die als langer, gleichmäßig dicker und ziemlich derber Faden mitten aus dem Kragen hervorragt, mitwirkt, läßt sich leicht nachweisen. Die Gegenstände, welche in den Bereich der oberen, beweglichen Teile der Geißel gelangen, werden hin und her geschleudert und treffen sehr häufig dabei auf die Stellen des Körpers, an denen jene nahrungsaufnehmenden Vakuolen (Empfangsvakuolen) sich bilden. Bütschli meinte, daß die letztere, stets angeblich in Einzahl vorhanden, um den Körper gewissermaßen herumwandere und so nach einiger Zeit auf der entgegengesetzten Seite sichtbar werde. Dies ist nicht der Fall, und es scheint, daß jeder Teil des Körperumfanges etwas unterhalb des Kragenansatzes zur Bildung solcher Vakuolen befähigt ist. Wenigstens sieht man nicht selten, während noch die eine derselben mit der

Nahrungsaufnahme beschäftigt ist, sich an einem entfernten Körperteil schon eine neue bilden" (FISCH).

Das Eindringen der Nahrungskörper geschieht nach FISCH hier ganz ebenso wie es oben von *Bodo* und *Monas* geschildert wurde, indem die betreffenden Partikel nach Berührung der Vakuole mit einem plötzlichen Ruck tief einsinken. „Es scheint fast, als ob vom Körperinnern ein Zug oder ein Saugen stattfände."

Häufig sieht man „an der Spitze der Vakuole, da, wo der Körper eingedrungen ist, eine Art Riß oder Oeffnung in der äußeren Begrenzung, die aber immer von einer darunter liegenden, sehr dünnen Lamelle verschlossen zu sein scheint, so daß es den Anschein gewinnt, als ob die nahrungsaufnehmende (Empfangs-) Vakuole nicht mit einer Flüssigkeit, sondern mit einer weichen, hyalinen Substanz erfüllt sei." Zu der gleichen Ansicht gelangte FISCH auch bei *Bodo* und *Monas*.

Ich muß gestehen, daß ich weder auf Grund der vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen, noch auch mit Rücksicht auf eigene, freilich nicht sehr eingehende Untersuchungen völlig davon überzeugt bin, daß es sich bei den sogenannten Empfangsvakuolen wirklich um Vakuolen handelt. Ich erhalte von dem, was ich selbst gesehen habe, vielmehr den Eindruck hyaliner Pseudopodien. Damit würden nicht nur die Angaben von FISCH über die Konsistenzverhältnisse des „Vakuoleninhaltes", sondern auch die Bemerkung von KENT stimmen, daß bei *Cercomonas crassicauda* die Nahrung durch eine an der Geißelbasis hervorquellende Plasmamassse aufgenommen werde.

Es kommt dazu, daß Pseudopodien-(Lobopodien-)Bildung bei verschiedenen Choanoflagellaten sehr oft beobachtet wurde. So sah KENT an *Codonosiga Botrytis* nach dem Zurückziehen des Kragens zahlreiche „fingerförmige" Pseudopodien hervortreten, was von ZACHARIAS (Forschungsber., 1893, p. 76) neuerdings auch bei *Diplosiga frequentissima* gefunden wurde. Der Plöner Forscher nennt diese kleinen Pseudopodien direkt „Fangorgane" und sucht sie als Hilfsorgane des Nahrungserwerbes zu deuten (Fig. 36).

Zu einer völlig von der BÜTSCHLIs und FISCHs abweichenden Auffassung der Nahrungsaufnahme der Choanoflagellaten gelangte später FRANCÉ (54), nachdem schon GEZA ENTZ gleiche Anschauungen geäußert hatte.

Die an der Geißelbasis zeitweise vorspringende Empfangsvakuole hält der letztgenannte Forscher für einen losgeschlitzten Teil des basalen Abschnittes des Kragens, indem er diesen nicht für einen geschlossenen Trichter, sondern für „eine papiertrichterartig gedrehte feine, protoplasmatische Membran" hält, „deren unterer Teil sich bei der Nahrungsaufnahme vom Trichter losdrehe und das sogenannte vakuolenartige Gebilde darstelle." (Fig. 35b.) In der Tiefe der abgeschlitzten Membran soll sich nun eine während der Nahrungsaufnahme bemerkbare feine Mundöffnung finden, welche in einen spaltartigen Schlund führe. Das aufgenommene Wasser samt den Nahrungspartikeln sammle sich am inneren Ende dieses Schlundes in einer sich hier bildenden Vakuole an, einer sogenannten Schlingvakuole, welche sich alsdann kontrahiere und Wasser nebst





Fig. 36. *Codonosiga Botrytis*, ein pseudopodienbildendes Individuum, welches den Kragen und die Geißel eingezogen hat (nach FRANCÉ).

Nahrung in das Plasma presse. Ganz ähnlich schildert auch Francé die Nahrungsaufnahme: Wird ein Nahrungspartikelchen durch die schwingende Geißel an die Kragenwand geschleudert, so erfolgt „wahrscheinlich durch den hierbei erzeugten Reiz ein Entfalten der spiraligen Kragenmembran und zugleich gleitet das betreffende Körperchen der Spirallinie des Entfaltens folgend, abwärts. Dort, wo die Plasmamembran außerhalb des Körpers sichtbar ist, erscheint der Bissen gleichsam in eine hervorstehende Vakuole eingeschlossen (Bütschlis „Mundvakuole"). Die Plasmamembran windet sich in dem nun folgenden Stadium wieder enger um den Körper, so daß ihr unterer Rand nur wenig wegsteht und einen engen Spalt bildet, der quasi als Schlund funktioniert. Die Nahrungspartikelchen gleiten alle in diesen Spalt und dringen hier in den Körper ein. Mit dem aufgenommenen Bissen dringt zugleich ein denselben umhüllender Wassertropfen in das weiche Plasma und bildet eine zuerst halbkugelige, dann birnförmige Vakuole, die sich endlich ablöst und eine sogenannte ‚Nahrungsvakuole' bildet" (Francé, 54).

2. Mit Mundöffnung.

Daß vielen Flagellaten ein unzweifelhafter Mund (Cytostoma) zukommt, hat schon Ehrenberg festgestelll. Den Uebergang von den besprochenen einfachen, mundlosen Formen zu den mit echten Mund- und Schlundbildungen versehenen Flagellaten bilden die Arten der Gattung *Bodo*. Die Nahrungsaufnahme erfolgt hier stets an dem oft schnabelförmig zugespitzten Vorderende. Mit diesem Schnäbelchen werden nach Klebs (94) unter Umständen verhältnismäßig große Bakterien in der Mitte oder an einem Ende erfaßt und verschluckt. Es scheint, daß dabei unter Umständen eine beträchtliche mechanische Kraft entwickelt wird, denn Klebs sah den sehr kleinen *Bodo minimus* eine viel größere Bakterie in der Mitte einknicken und in einzelne Stücke zerlegen, worauf langsam die Aufsaugung erfolgte (Fig. 37 b, c, d). *Bodo edax* und *celer* bohren hauptsächlich Monaden oder Amöben mit dem spitzen Schnabel an, wobei das Vorderende vollkommen und ohne Grenze mit dem Nahrungskörper verschmilzt (Fig. 37 a). *Bodo caudatus* ergreift während der

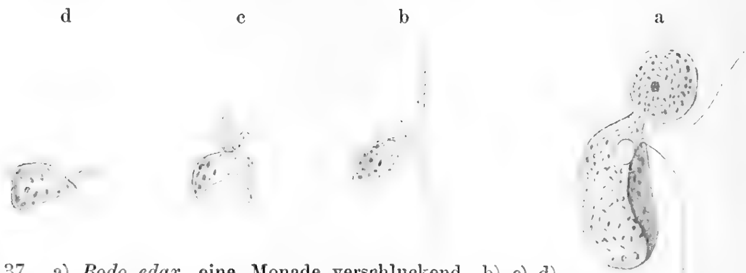


Fig. 37. a) *Bodo edax*, eine Monade verschluckend, b) c) d) *Bodo minimus*, ein Bakterium fressend (nach Klebs).

Bewegung Bakterien und umgreift sie röhrenartig mit dem Schnäbelchen (Fig. 38a). Oft wird ein so langer Faden verschluckt, daß er nur von einer dünnen Plasmalage umhüllt seitlich wieder heraustritt. Selbst ganze Chlamydomonaden werden bisweilen aufgenommen, nicht aber ausgesogen, wie es *Bodo pugnax* nach Cienkowsky tut.

Einen richtigen, weiten Mundausschnitt zeigt dann *Phyllomitus amylophagus*, ein Organismus, der sich nicht selten in großer Menge in Infusionen stärkehaltiger Pflanzenteile entwickelt. Wenn das Tier auf Stärkekörner stößt, so „umfaßt es

dieselben mit den Rändern der sehr erweiterungsfähigen Mundmulde und schluckt sie bei fortdauernder lebhafter Bewegung langsam hinunter (Fig. 38b, c). Der Durchmesser solcher Stärkekörner kann weit den normalen Querdurchmesser des Körpers übertreffen, so daß derselbe nach der Aufnahme sehr verbreitert erscheint." KLEBS sah auch, wie eine größere Monade angefallen und verschluckt wurde, „aber nicht nach Art eines *Bodo* mit Hilfe des Schnabels, sondern auch wieder durch Erfassen



Fig. 38. a) *Bodo caudatus,* ein Bakterium fressend, b) c) *Phyllomitus amylophagus,* Stärkekörner aufnehmend, d) *Ph. amylophagus,* eine Monade verzehrend (nach KLEBS).

mit der ganzen breiten Mundmulde. Zuerst eine Weile die Monade stückweise zerreißend, währenddessen seinen Körper nach allen Richtungen beugend und bewegend, nahm der *Phyllomitus* schließlich den übrig bleibenden Rest und schluckte ihn während des Schwimmens ein" (Fig. 38d).

Durch zwei schmale, trichterförmige Mundspalten, welche beiderseits am Rande des ovalen Körpers von hinten her einschneiden und in deren jeder eine Schleppgeißel entspringt (am Vorderende finden sich noch jederseits 3 Geißeln) sind die Arten der Gattung *Hexamitus* ausgezeichnet (Fig. 39). Die beiden Spalten liegen auf den entgegengesetzten Rändern der Breitseiten des Tieres. „Beobachtet man Individuen, welche sich relativ ruhig unter dem Deckglas halten, so bemerkt man ein Hin- und Herschlagen der Schleppgeißeln, wodurch ein lebhafter Strudel erzeugt wird, der die umherliegenden Körper, Bakterien, kleine Stärkekörner und sonstige organische Reste gegen das breite, oft etwas ausgerandetete Hinterende schleudert; dabei kommen die Körperchen mit der erweiterten Spaltenmündung in Berührung und werden momentan hineingezogen und in den Körper übergeführt. . . . Selbst relativ große Stärkekörner werden von den Seitenspalten aufgenommen. Beide sind in gleichem Maße fähig, Nahrung einzunehmen, und man kann leicht sehen, wie

Bakterien bald in der einen, bald in der anderen Spalte eingeschluckt werden. Die Sicherheit, womit die Bakterien, kaum die Mundspalte berührend, in den Körper hineingezogen werden, erweckt den Gedanken, daß vielleicht durch die beständige Rotation des Plasmas eine Art Saugwirkung ausgeübt wird, durch welche die Körperchen, nachdem sie einmal das Plasma der Mundspalte berührt haben, sofort eingeschluckt werden.“ (Klebs, 94.)

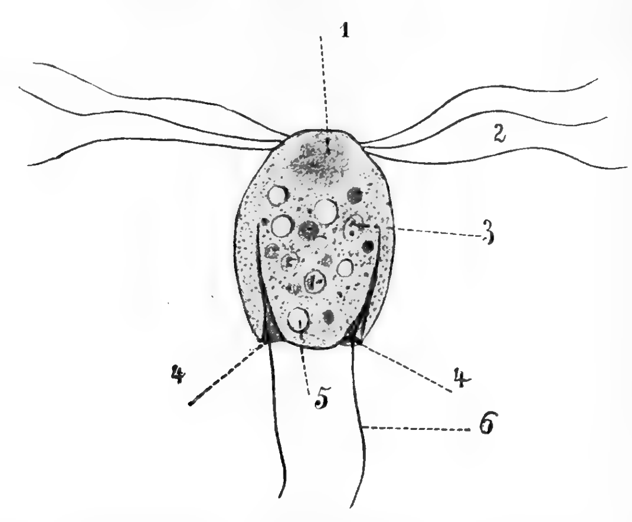


Fig. 39. *Hexamitus inflatus* Dujardin. Länge 13—25 μ, Breite 9—15 μ, *1* Lage des Kerns, *2* vordere Geißeln, *3* Nahrungsvakuolen, *4* Mundspalten, *5* kontraktile Vakuole, *6* hintere Geißeln. Vergrößerung $^{1300}/_{1}$, nach Klebs.

Eine höchst sonderbare Art der Nahrungsaufnahme zeigt *Urophagus rostratus*, ein Organismus, dessen mit einem zweiklappigen Schnabel bewehrte Mundöffnung direkt am Schwanzende liegt. Die Berührungsfläche der beiden Klappen liegt nicht in der Medianebene des Körpers, welche die Mitte des Vorderendes und die Schwanzspitze verbindet, sondern verläuft schief dazu. „Schon während des Schwimmens der Tiere kann man die Bewegungen des Mundorganes beobachten, besonders aber, wenn das Tier auf einer Stelle rotiert, an welcher körnige Organismenreste, Mikrokokken- oder Bakterienhaufen sich vorfinden. Mit dem weit auseinander klaffenden Schnabel werden Teile des Haufens erfaßt und in den Körper hineingezogen. Es ist ein interessantes Schauspiel, zu sehen, wie die Tiere einen großen Körnerhaufen anfallen und Stück für Stück von demselben losreißen, indem sie während des Umfassens mit den Klappen fortwährend rotieren oder sich zeitweise lebhaft hin und her drehen und winden.“ (Klebs, 94.)

Die größten und zugleich am meisten differenzierten Flagellatenformen finden sich in der Gruppe der *Euglenoidina* (Bütschli), deren Ernährungsverhältnisse zugleich die größte Mannigfaltigkeit bieten. Während die chlorophyllhaltigen, grünen Euglenen sich ganz wie echte grüne Pflanzen ernähren können, gibt es andere pigmentfreie Formen, welche sich, wie die Astasiiden, ausschließlich von gelösten organischen Substanzen (saprophytisch) ernähren und endlich solche mit rein tierischem Ernährungstypus. Es muß aber ausdrücklich betont werden, daß es sich hier keineswegs um eine scharfe Abgrenzung handelt, sondern ein und derselbe Organismus kann je

nach Umständen sowohl holophytisch (nach Art grüner), wie saprophytisch (nach Art chlorophyllfreier Pflanzen) sich ernähren (*Euglena*). Auch ist es wahrscheinlich, daß manche Formen, welche in tierischer Weise geformte Nahrung aufnehmen, sich auch auf Kosten gelöster organischer Substanzen (saprophytisch) zu erhalten vermögen. Mit Rücksicht auf diese wenig ausgeprägte Spezialisierung wird man daher, ungeachtet der hohen morphologischen Differenzierung, die hierhergehörigen Organismen, die so recht an der Grenze zwischen Tier- und Pflanzenreich stehen, als tiefer stehend bezeichnen müssen, als die früher besprochenen einfacher gebauten Flagellatenformen mit scharf ausgeprägtem tierischen Charakter.

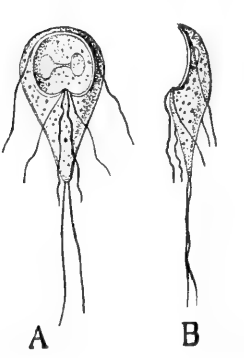
Einen solchen zeigen unter den Euglenoidinen vor allem die *Peranemida* (*Euglenopsis*, *Peranema*, *Urceolus*, *Heteronema*, *Dinema*, *Petalomonas*, *Anisonema*).

Von diesen zeigt *Petalomonas* die einfachsten Verhältnisse des Mundapparates und ein eigentlicher Schlund ist noch nicht entwickelt. Bütschli beschreibt bei *P. abscyssa* als Mundstelle eine am Vorderende der abgeflachten Bauchseite gelegene, schiefdreieckige, hellere, sehr flache Einsenkung, an deren hinterer Spitze die Geißel entspringt. Die Nahrungsaufnahme geht so vor sich, daß kleine Nahrungskörper durch die Geißel zu der Mundstelle geschleudert werden, wo sie sich anhäufen und schließlich eindringen, ja zuweilen sieht man sogar kleine Körnchen so heftig gegen den Mund geschleudert werden, daß sie, sofort eindringend, in gerader Richtung durch den gesamten Plasmaleib bis ins Hinterende fahren. Bei *Peranema trichophorum* erscheint die Mundöffnung als eine an der Bauchseite unter der Cilienbasis belegene halbkreisförmige Linie, die sich bei der Nahrungsaufnahme trichterförmig erweitert. An dieselbe schließt sich ein eigentümlicher Stabapparat an, den Bütschli als Schlundröhre deutete. Er besteht nach Klebs und Fisch aus zwei parallel verlaufenden, dünnen, stark lichtbrechenden Stäben, die direkt unter der spiralig gestreiften Hautschicht liegen. Am oberen, cilienwärts gelegenen Ende vereinigen sie sich miteinander, entweder indem sie spitz aufeinander zulaufen oder auch in Abrundung ineinander übergehen. Die hinteren spitzen Enden endigen für sich frei. Kleine Nahrungskörper werden von der sich vorwölbenden Mundöffnung förmlich überflossen. Der Stabapparat macht dabei eigentümliche Bewegungen, die in einem Aufwärts- und Abwärtsschieben bestehen, so daß er oft über den Nahrungskörper hervorragt.“ (Fisch.) Greift das *Peranema*-Individuum größere Organismen an (*Cladophora*-Schwärmer, *Chlamydomonas*-Zellen etc.), so werden dieselben (nach Fisch) zunächst in die innigste Berührung mit seinem Körper gebracht. Auch Klebs beobachtete, wie sich die *Peranema* mit ihrer einen Fläche dicht an eine *Euglena*-Zelle anlegte und sich dann langsam hineinbohrte. „Mit Behendigkeit fährt dabei der in seiner Form unveränderte Mundapparat in dem Körper der *Euglena* umher, er wird bald vorgestreckt, bald eingezogen; es macht ganz den Eindruck, als wenn durch ein Hin- und Herfahren die inneren Teile der Euglene auseinandergerissen werden; man sieht während seiner Bewegung dieselben, wie z. B. Teile von Chlorophyllträgern, Cytoplasma etc. in die erweiterte Mundöffnung rücken und direkt in das Körperinnere hineingleiten.“ (Klebs.) Auch Fisch spricht von „Sägebewegungen“ des Staborganes und glaubt, daß sie nicht nur der Zerkleinerung des Nahrungskörpers dienen, sondern auch dazu beitragen, die Teile der Nährzelle in den *Peranema*-Körper hineinzuschieben. Ein ganz ähnliches „Staborgan“ kommt nach Klebs auch bei *Urceolus*, und in besonders starker Entwicklung bei *Dinema griseolum* vor, welche letztere Form zu den größten und am höchsten organisierten Flagellaten gehört.

Unter den Flagellaten gibt es eine große Zahl zum Teil auch als Krankheitserreger höchst wichtiger Parasiten, von denen einige trotzdem in typisch tierischer Weise durch Aufnahme fester Nahrungsstoffe sich ernähren und sich dadurch den parasitischen Amöben an die Seite stellen.

„Weit verbreitet sind die Flagellaten als harmlose Bewohner von Körperhöhlen, vor allem des Darmes, und zwar kommen sie da sowohl als Holozoen (feste Nahrung aufnehmend), wie als Saprozoen vor." (Doflein.) Von *Trichomonas hominis* (vgl. Doflein, 41, p. 418) gibt Prowazek an, daß bei der im Mund vorkommenden Form die Nahrung ausschließlich aus Mikrokokken besteht. Auch Bakterien findet man eingeschlossen in Nahrungsvakuolen in verschiedenen Stadien der Verdauung. Die Aufnahme geschieht durch eine muldenartige Mundstelle an dem amöboïd beweglichen Vorderende. Auch bei *Trichomonas batrachorum*, aus dem flüssigen Inhalt der Kloake von Fröschen und Kröten, enthält das hyaline Plasma im Innern Körperchen, welche Blochmann zum Teil für aufgenommene Mikrokokken hält. Auch hier findet sich ein Cytostom (Zellmund). Die Herpetomonaden dagegen nehmen nur flüssige Nahrung saprozoisch auf (Doflein, l. c.). Bei *Lophomonas blattarum* aus dem Enddarm von *Periplaneta orientalis* ist der hintere Teil des Tieres mit zahlreichen Nahrungskörpern aus dem Darminhalt des Wirtes erfüllt: Stärkekörnern, Bakterien etc. Nach Janicky findet die Nahrungsaufnahme an der ganzen Körperoberfläche, mit Ausnahme des Vorderendes statt (Doflein, l. c. p. 469). Die im Enddarm von *Termes flavipes* häufige *Trichonympha agilis* beherbergt im hinteren Körperabschnitt meist zahlreiche Holzfragmente, welche aus dem Darminhalt des Wirtes stammen, ebenso *Joenia annectens* aus *Callotermes flavicollis* (Doflein, 41, p. 470).

Während sich die erwähnten Formen frei im Kotbrei bewegen, zeigen andere die Neigung, sich an den Schleimhautoberflächen aufzuhalten und Buchten, Falten, Krypten etc. zu bevorzugen. Hier sind sie von der peristaltischen Strömung unbelästigt und an der Schleimhaut finden sie eventuell auch in anderen Organen, als dem Darm, in den normalen Exsudaten oder in Mikroorganismen, welche in diesen wuchern, die nötige Nahrung. (Doflein.) Von *Lamblia intestinalis* (Fig. 40), welche das Duodenum und Jejunum von Mäusen, vom Hund, der Katze, dem Schaf und dem Kaninchen bewohnt und auch beim Menschen gefunden wurde, ist es bekannt, daß sie sich mittels einer am Vorderende befindlichen Sauggrube, welche zugleich als Mund fungiert, an dem freien Ende der Epithelzellen der Darmzotten ansaugt. Sie umfassen mit dem kontraktilen Rande der Sauggrube das gewölbte



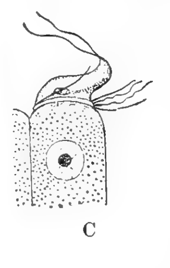


Fig. 40 A—C. *Lamblia intestinalis*. A von der Bauchseite. B von links gesehen. C ebenso bei stärkerer Vergrößerung (nach Grassi und Schewiakoff).

Ende der Epithelzelle, indem sie gleichzeitig den übrigen Körper steil aufrichten. Neuerdings hat Haswell auch parasitische „Euglenidae" aus einer australischen Mesostomide beschrieben. Dieselben haben einen Mund und schlundartige Einsenkung am Vorderende und kommen in den Darmepithelzellen und in den Zelllücken vor (Doflein, 41, p. 429).

D. Infusoria (Ciliata).

(Ausführliche Literaturübersicht bei Bütschli, 19, Bd. 2.)

Die größte Mannigfaltigkeit und höchste Differenzierung erreichen die Einrichtungen zur Aufnahme fester Nahrungskörper unter den einzelligen Tieren bei den Infusorien.

Nachdem v. Gleichen schon 1777 den erfolgreichen Versuch gemacht hatte, solche Organismen mit Karminkörnchen zu füttern, wobei er allerdings nicht recht wußte, wofür er die aufgenommenen Karminballen halten sollte, und zwischen Eiern, Embryonen und Exkrementen schwankte, wurden diese Versuche später wieder von Chr. Fr. Ehrenberg aufgenommen (1830) und führten ihn zu der irrtümlichen Meinung, daß den Infusorien ein vollkommener Verdauungsapparat nach Analogie der höheren Tiere zukomme. Vom Mund zum After sollte sich ein beide verbindender Darm erstrecken, welchem wieder zahlreiche „Mägen" (das, was wir heute als „Nahrungsvakuolen" bezeichnen) anhängen sollten (Polygastrica). Als Darm wurde in mehreren Fällen der langgestreckte, oder, wie bei den Vorticellen, zirkelförmig gekrümmte Kern gedeutet. In dieser Ansicht wurde Ehrenberg noch dadurch bestärkt, daß er bei manchen Infusorien (*Nassula elegans* und *ornata*), die besonders Oscillarien fressen, den Inhalt der Vakuolen (Mägen) violett gefärbt fand, woraus auf eine Art Gallenabsonderung geschlossen wurde. Er glaubte sich auch überzeugt zu haben, daß von der am Vorderende von *Nassula elegans* gewöhnlich vorhandenen Pigmentanhäufung ein Kanal nach hinten in den Darm führe, und vermutete daher, daß es sich hier um das eigentliche Drüsenorgan handle. Die wirkliche Bedeutung der sogenannten „Mägen" Ehrenbergs stellte zuerst Dujardin (1836) fest, indem er erkannte, daß es sich dabei um einfache, wandungslose Flüssigkeitstropfen (Vakuolen) handelt, innerhalb deren die Nahrungskörper eingeschlossen liegen. Ihm schloß sich in Deutschland 1839 Meyen an. „Er schilderte die Bildung der Nahrungsvakuolen wesentlich ebenso wie Dujardin, und zog daraus, wie aus den Strömungserscheinungen dasselbe Resultat hinsichtlich der Nichtexistenz eines Darmapparates." (Bütschli, 19, Bd. 2). Obschon nun in der Folgezeit die Anschauungen Ehrenbergs endgültig widerlegt wurden, so muß doch auf der anderen Seite zugegeben werden, daß wenigstens die Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme bei den meisten Ciliaten einen Grad der Komplikation erreichen, der auch Stein seinerzeit noch an der Einzelligkeit der betreffenden Organismen zweifeln ließ.

1. Anatomisches.

Alle Wimperinfusorien, mit alleiniger Ausnahme der parasitisch lebenden Opalinen, besitzen eine deutlich ausgebildete Mundöffnung, ein „Cytostoma", die im einfachsten Falle eine rundliche oder spaltförmige Stelle von mäßigem Durchmesser bildet, an welcher die Pellicula, resp. die Alveolarschicht unterbrochen ist oder fehlt und das Endoplasma frei zu Tage tritt (*Chaenia*, *Amphileptus*, *Lembadion*, *Bursaria*). Ursprünglich liegt das Cytostoma an dem Vorderende des Körpers (*Holophrya*). Doch rückt es bei den meisten Formen vom Vorderende etwas weg: man bezeichnet dann die Seite, auf der es liegt, als Bauchseite. In den bei weitem meisten Fällen führt der Mund in einen kürzeren oder längeren Schlund der (eine Einsenkung des Ektoplasmas darstellend) eine Strecke weit in das Endoplasma hineinreicht, um schließlich offen in demselben zu endigen.

Oft ist die Umgebung des Mundes resp. Schlundes in größerer Ausdehnung vertieft und bildet dann das sogenannte Peristomfeld. Wie die umstehenden Figuren (Fig. 41 u. 42) zeigen, lassen

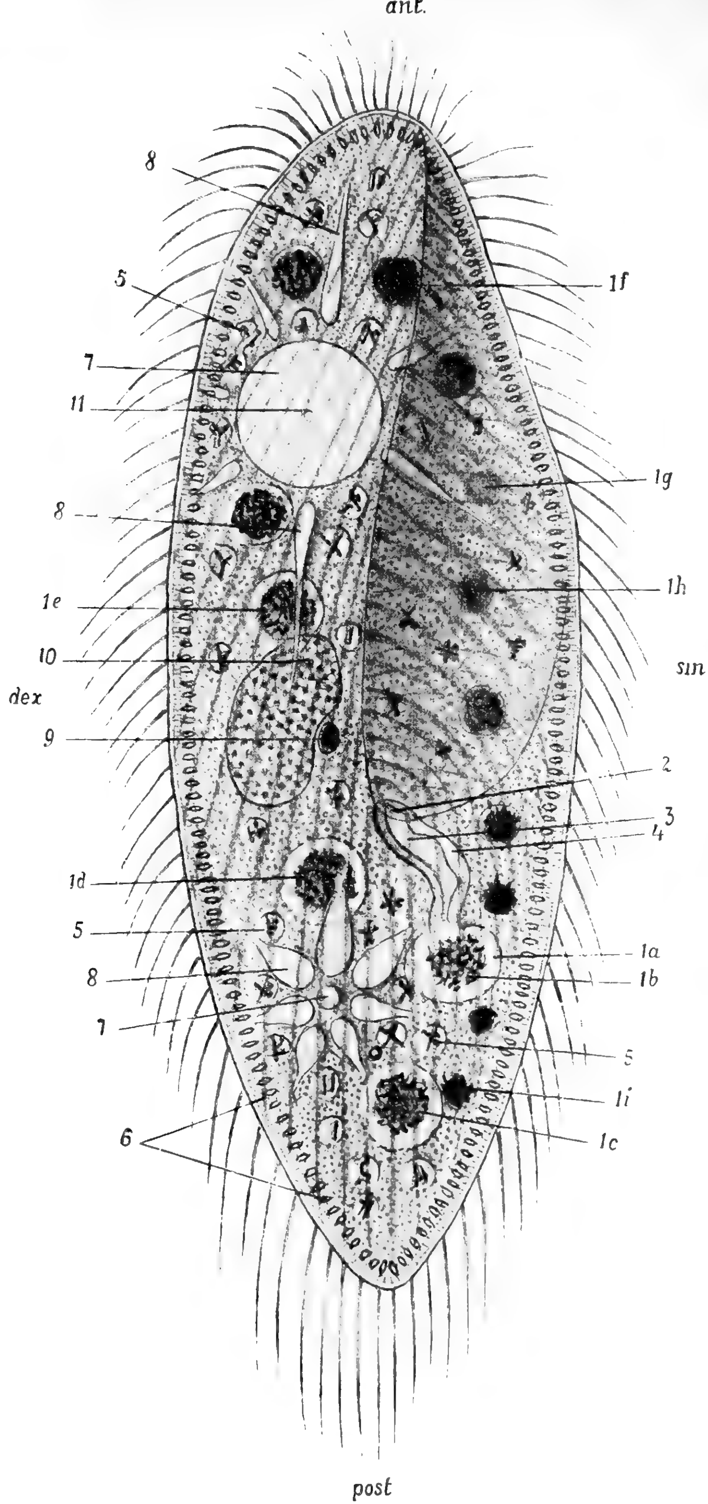

ant.
8
5
7
11
8
1e
10
dex
9
1d
5
8
7
6
1f
1g
1h
sin
2
3
4
1a
1b
5
1i
1c
post

Fig. 41. *Paramaecium caudatum.* Zu äußerst die cilientragende Pellicula, darunter die Alveolarschicht. Der Körper von der Bauchseite gesehen. *ant.* = vorn, *post* = hinten, *sin* = links, *dex* = rechts, *1* die aufgenommene Nahrung (Bakterien), *1a* Wasservakuole, die sich eben aus dem durch den Cytopharynx hinein gestrudelten Wasser gebildet hat und welche ein Häufchen eben hinein gestrudelter Bakterien einschließt. *1c, 1d, 1e, 1f* Nahrungsvakuolen in Cyclose begriffen, *1g, 1h* zu Kotvakuolen gewordene Nahrungsvakuolen über dem Peristom, *1i* Exkrementballen nahe dem After, *2* Cytostoma, *3* undulierende Membran im Cytopharynx, *4* Cytopharynx, *5* Exkretkörner in Exkretvakuolen, *6* Trichocysten, *7* pulsierende Vakuole, eine vorn, eine hinten, die vordere unmittelbar vor der Entleerung, *8* Bildungsvakuolen, *9* Mikronukleus, *10* Makronukleus, *11* Porus der pulsierenden Vakuole (nach Lang).

sich diese Strukturverhältnisse an Paramäcien, einer der bekanntesten Ciliaten-Gattungen, in besonders übersichtlicher Weise erkennen.

„Auf der Bauchfläche erstreckt sich von der vorn links gelegenen Abschrägung eine Einsenkung, das ‚Peristomfeld‘, allmählich schmäler werdend, nach hinten bis zum Zellenmund, der annähernd in der ventralen Medianlinie und etwas hinter der Mitte der Körperlänge liegt und an den sich ein in das Innere des Zellenleibes hineinführendes, S-förmig gebogenes, nach hinten ziehendes Kanälchen, der Zellenschlund (Cytopharynx), anschließt“ (Lang). Eine lange, schief nach hinten ziehende Röhre bildet der Schlund bei *Urocentrum.*



Fig. 42. *Paramaecium aurelia.* Cytostoma, Cytopharynx, undulierende Membran und Verdauungsvakuole (nach Lang).

Bei den Vorticellinen senkt sich die ursprüngliche Mundöffnung, d. h. der Eingang in den eigentlichen Schlund, unter Bildung eines langen, röhren- bis trichterförmigen Kanals, tief ins Körperinnere ein (Fig. 43). In diesen als „Vestibulum“ bezeichneten Kanal mündet auch der After ein. Gegen den Schlund hin verjüngt sich das Vestibulum und erscheint von jenem durch eine

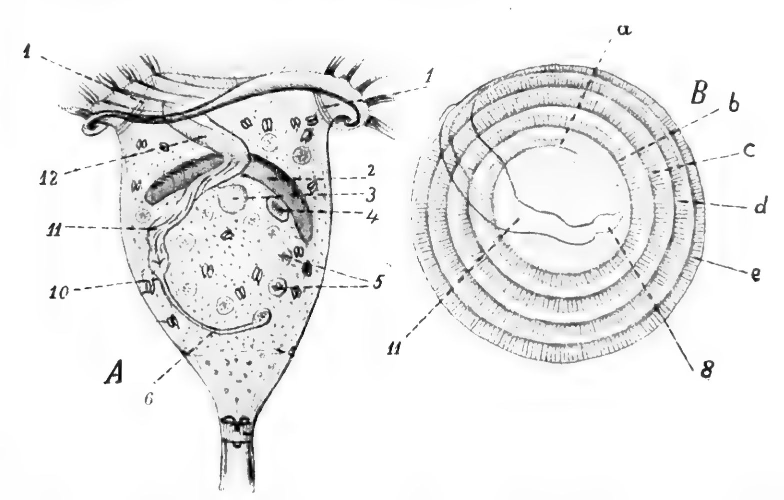


Fig. 43. *Epistylis umbellaria.* *A* Individuum einer Kolonie mit voll entfaltetem Peristom. *B* Ansicht auf die Peristomscheibe, schematisch, um den Verlauf der Windungen *a b c d e* der adoralen Membranellenzone zu zeigen. *1* Die zur Retraktion des Peristoms dienenden Myoneme, *2* Makronukleus, *3* pulsierende Vakuole, *4* Mikronukleus, *5* Nahrungsvakuolen, *6* der hier sehr deutliche und lange Cytopharynx, *10* Cytostoma, *11* Vestibulum, *12* undulierende Membran, die in das Vestibulum hinuntersteigt (nach Lang).

deutliche Einschnürung abgegrenzt. Sehr in die Länge getreckt und so einen förmlichen Oesophagus bildend erscheint der Schlund bei *Epistylis umbellaria*, während er bei anderen Vorticellinen kurz und spindelförmig gestaltet ist.

In manchen Fällen (*Prorodon*, *Chlamydodon*, *Nassula*, *Euchelyodon* gesellt sich dem eigentlichen Schlunde als akzessorische Einrichtung ein sogenannter „Reusenapparat" hinzu, der ohne allen Zweifel bei der Nahrungsaufnahme der betreffenden Tiere eine wichtige Rolle spielt, und nach Bütschlis Ansicht

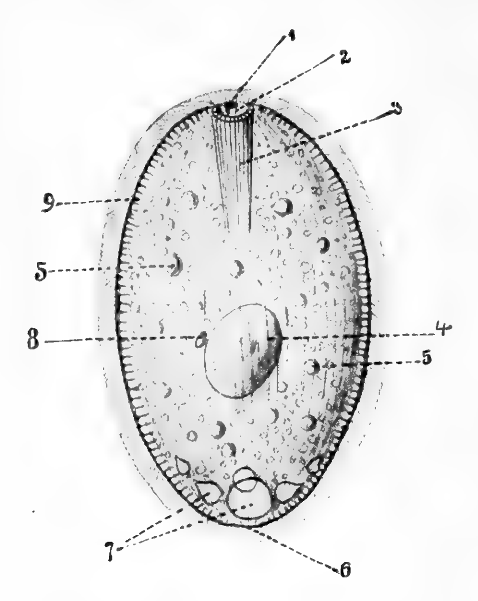


Fig. 44. *Prorodon teres* Ehrbg. von der Seite. *1* Cytostoma = Zellenmund, *2* Cytopharynx = Zellenschlund, *3* Reusen - (Stäbchen -) Apparat, *4* Makronukleus, *5* Nahrungskörper, *6* After, Cytopyge, *7* pulsierende Vakuole, Hauptvakuole und Bildungsvakuolen, *8* Mikronukleus, *9* Pellicula mit darunter liegender Alveolarschicht des Protoplasmas. Nach Schewiakoff, aus Lang.

wahrscheinlich als Stütze des Mundes und Schlundes fungiert. Die vorstehende Fig. 44 zeigt den Reusenapparat bei *Prorodon teres*.

Das eigentliche Schlundlumen stellt hier einen sehr kurzen, trichterförmigen Spalt dar, der von der Mundöffnung eine Strecke weit zu verfolgen ist, jedoch bald blind endet. „Der so beschaffene Schlund wird nun von einer trichterförmigen Röhre dicht umschlossen, welche nicht ganz bis zur Mundöffnung reicht, vielmehr erst in geringer Entfernung hinter derselben beginnt und sich mehr oder weniger tief, jedoch meist viel weiter, wie der eigentliche Schlundspalt, ins Körperinnere erstreckt. . . ." „Diese Röhre besteht aus zahlreichen dicht nebeneinander gelagerten, stäbchenartigen Gebilden. Dieselben verlaufen in der Längsrichtung der Röhre. Vorn sind sie am dicksten und scharf abgeschnitten. Nach hinten werden die Stäbchen immer zarter und endigen schließlich fein ausgezogen." (Bütschli.) In anderen Fällen, wie bei *Chlamyodon*, verlaufen dieselben ganz deutlich spiralig (Fig. 45). Auch bei *Nassula* tritt die schraubige Anordnung der Stäbchen sehr deutlich hervor, und es erscheint außerdem der Reusenapparat von zwei ringförmigen Bändern umgeben, die vielleicht kontraktil sind und die Beförderung der Nahrungskörper unterstützen. Der eigentliche Mund liegt bei *Nassula* im Grunde einer beutelförmigen Vorhöhle, an welche dann das Vorderende des Reusenapparates stößt.

Infolge der größeren Festigkeit der Stäbchen bleiben dieselben beim Zerfließen des Zellkörpers noch einige Zeit im Zusammenhang erhalten, unterliegen aber schließ-

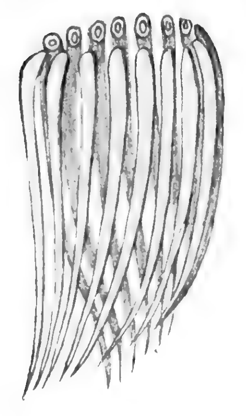


Fig. 45. Reusenapparat von *Chlamydodon mnemosyne* Stein in seitlicher Ansicht. Nach v. Erlanger aus Lang.

lich auch der Zerstörung durch das Wasser. Sehr rasch wird der Reusenapparat von verdünnten Säuren und Alkalien angegriffen und besteht daher wohl aus einer Modifikation plasmatischer Substanz. Bemerkt sei noch, daß die Stäbchen positiv einachsig doppeltbrechend sind.

Es ist seit langem bekannt, „daß der Reusenapparat beweglich ist und bald tiefer ins Körperinnere eingezogen wird, wobei sich die Mundregion grubig vertieft, bald wieder unter zitzenartiger Erhebung derselben vorgestoßen wird. Die Vorstoßung bezweckt wohl sicher, denselben der Beute zu nähern, resp. den geöffneten Mund über die Nahrung zu treiben" . . . „bei dem heftigen Andrängen des Mundes gegen die Nahrung wird der Schlundapparat eine Stütze der Mundregion bilden und ein Zurückweichen derselben verhüten. Gleichzeitig wird aber das distale Ende des vorgestoßenen Apparates auch erweitert, indem die Stäbchen bei der Erweiterung des Mundes etwas auseinandergespreizt werden." (Bütschli.) „Ist die Nahrung in den Schlund eingetreten, was hauptsächlich die andrängenden Schwimmbewegungen der Tiere bewirken werden, dann wird der Schlundapparat zu ihrer Weiterbeförderung beitragen. Der Mund schließt sich, und die Oralenden der Stäbchen neigen sich über dem Nahrungskörper zusammen." Dieses läßt Bütschli durch eine Kontraktion des Schlundplasmas resp. auch des die Stäbchen unmittelbar umgebenden Plasmas geschehen. „Schreitet diese Kontraktion allmählich von vorne nach hinten fort, so wird der Nahrungskörper immer tiefer ins Innere geschoben werden und schließlich am Ende des Schlundapparates in das eigentliche Endoplasma treten." (Bütschli.)

Einen sehr komplizierten „Reusenapparat" zeigt auch *Trachelius ovum* (Fig. 46). Ein Längsschnitt durch das Organ zeigt, daß sich der Alveolarsaum nur bis zum Rande des Mundes erstreckt und hier bedeutend dicker wird als an der übrigen Körperoberfläche, so daß diese verdickte Partie den Mund wie eine ringförmige Lippe umgibt (*l*). Den Mund selbst stellt eigentlich nur das von dem Alveolarsaum nicht bedeckte, ins Innere führende Schlundplasma dar. Nach innen schließt sich an den Mund der Schlund an, der sich erst etwas erweitert, um sich dann allmählich trichterartig zu verengen. Der äußere Teil desselben ist von einer mantelartigen Hülle (*h*) umgeben, die sich bis etwa zur Mitte des Schlundes erstreckt. In seiner ganzen Ausdehnung gehen von diesem Mantel im Innern des Pharynx konvergierende, unter sich aber parallel verlaufende Wabenzüge des Plasmas aus, die den Eindruck zarter, dünner Stäbchen machen. Der Schlund ist in seiner ganzen Ausdehnung von schaumig-wabigem Endoplasma umgeben und geht an seinem inneren Ende allmählich in dasselbe über. Am lebenden Tier fallen bei Betrachtung von der Fläche vor allem die um die Mundöffnung strahlig angeordneten Stränge des Endoplasmas auf, an denen der Mund wie aufgehängt erscheint. Dieselben scheinen in engster Beziehung zum Oeffnen und Schließen

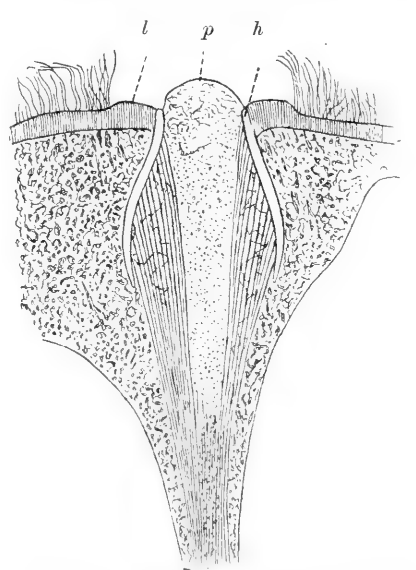


Fig. 46. *Trachelius ovum.* Mund und Schlund im Längsschnitt, Mund geöffnet; ein Pfropf von Plasma (*p*) ragt aus seiner Oeffnung vor, *l* der von Cilien freie Lippenwulst, *h* bildet den Mantel des Schlundes (nach Clara Hamburger).

des Mundes zu stehen, indem ihre Kontraktion die Erweiterung desselben bewirken dürfte.

2. Einrichtungen zur Erzeugung von Nahrungsstrudeln.

Es bleiben nun noch eine Reihe von Einrichtungen zu besprechen, welche darauf abzielen, die Nahrungskörper durch Erzeugung geeigneter Strömungen im umgebenden Wasser dem Munde zuzuführen und andererseits die Fortbewegung derselben im Schlunde selbst zu fördern. In der Mehrzahl der Fälle läßt sich in der Umgebung des Mundes eine besondere, im einzelnen aber sehr mannigfaltige Anordnung motorischer Organellen, erkennen. Bald handelt es sich nur um ein kreisförmiges, den Mund umgebendes Feld kleiner, sehr dicht gestellter Cilien (*Prorodon*, *Holophrya*), bald sind es verhältnismäßig dicke, cirrenartige Gebilde, welche zum Munde hinleiten (*Nassula*) (Fig. 47) und eine Zone bilden, die, vorn auf der Rückenseite beginnend, nach links zieht, dann auf die Bauchseite umbiegt und schief von innen und hinten zum Munde verläuft. Wieder in anderer Weise und dabei geradezu kolossal entwickelt finden sich „nutritive Organellen“ in der Gruppe der Holotrichen bei *Pleuronema* (Fig. 48), und zwar in Form einer wahrscheinlich aus der Verschmelzung von Cirren hervorgegangenen undulierenden Membran, welche im ausgestreckten Zustande meist so hoch wird wie die dorsoventrale Breite des Tieres.

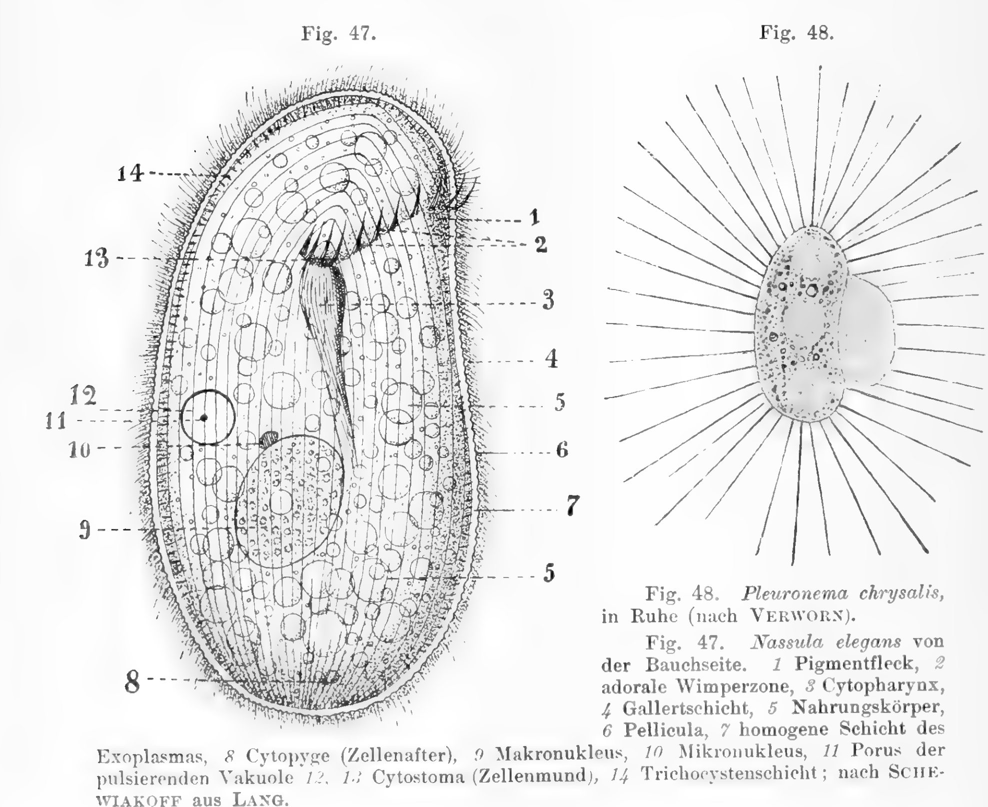


Fig. 48. *Pleuronema chrysalis*, in Ruhe (nach Verworn).

Fig. 47. *Nassula elegans* von der Bauchseite. *1* Pigmentfleck, *2* adorale Wimperzone, *3* Cytopharynx, *4* Gallertschicht, *5* Nahrungskörper, *6* Pellicula, *7* homogene Schicht des Exoplasmas, *8* Cytopyge (Zellenafter), *9* Makronukleus, *10* Mikronukleus, *11* Porus der pulsierenden Vakuole *12*, *13* Cytostoma (Zellenmund), *14* Trichocystenschicht; nach Schewiakoff aus Lang.

Bei *Paramaecium* findet sich eine undulierende Membran im Innern des Schlundes (Fig. 41 und 42), von dessen dorsaler Wand sie als ein überaus zartes protoplasmatisches Häutchen in den Hohlraum hereinragt. Durch ihre Bewegung, welche niemals eine Unterbrechung erleidet, solange das Tier lebt, werden die Nahrungspartikelchen, die durch die Cilien des Peristomfeldes dem Munde zugetrieben werden, in den Grund des das Ektoplasma durchsetzenden Zellenschlundes befördert, wo sie in das Endoplasma eintreten. Sobald dies geschieht, ist es auch schon mit einem Tröpfchen mitgespülten Wassers umgeben, und so ist eine „Nahrungsvakuole" gebildet (Fig. 41 u. 42), die sich bald vom Schlunde loslöst und deren weitere Schicksale später noch zu besprechen sind. Durch die Cilienbewegung des Peristomfeldes wird im vorliegenden Falle eine Strömung im umgebenden Wasser erzeugt, von deren großer Ausdehnung die beistehende Fig. 49 eine Vorstellung gibt. Alle Nahrungspartikel-

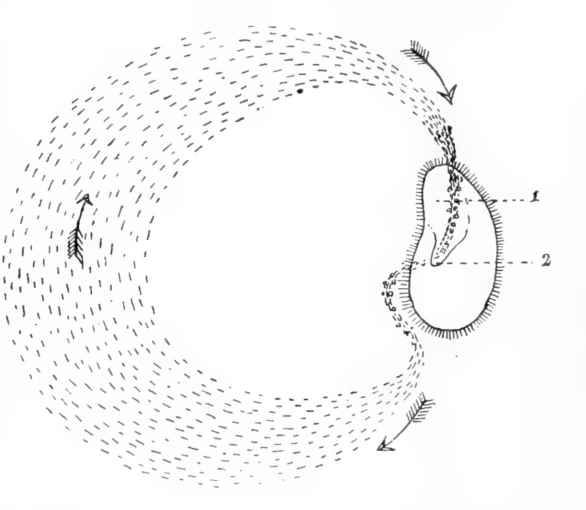


Fig. 49. *Paramaecium bursaria*. *1* Peristom, *2* Stelle des Cytostoma. Die Figur soll zeigen, wie weit sich der durch die Cilienbewegung des Peristoms erzeugte Nahrungsstrudel (tourbillon alimentaire) in Wasser erstreckt. Die Pfeile geben die Richtung an. Alle Nahrungspartikelchen (Zoosporen, Flagellaten, Schizomyceten etc.), welche in den Bereich der gestrichelten Zone geraten, werden in der Pfeilrichtung mitgerissen und zum Munde geführt. Diejenigen, welche nicht in den Mund eindringen, werden nach hinten getrieben und von der ununterbrochen kreisenden Strömung von Neuem erfaßt. Die Strömung ist um so reißender, je mehr sie sich dem Munde nähert. Nach MAUPAS.

chen (Zoosporen, Flagellaten, Bakterien), welche in den Bereich dieses „Nahrungsstrudels (Tourbillon alimentaire)" geraten, werden in der Richtung der Pfeile mitgerissen und zum Munde geführt. Diejenigen, welche nicht in den Mund eindringen, werden nach hinten getrieben und von der ununterbrochen kreisenden Strömung von neuem erfaßt. Dieselbe ist um so reißender, je mehr sie sich dem Munde nähert.

Aehnlichen, nur noch komplizierteren Einrichtungen zur Erzeugung eines Nahrungsstrudels begegnen wir unter den Hypotrichen bei *Stylonychia Mytilus* (Fig. 50). Eine eingehende Beschreibung davon haben KOWALEWSKY (97) und PROWAZEK (141) geliefert (vgl. LANG, 103, p. 141 ff.)

Das „klassische Beispiel für eine elegante Ausbildung der adoralen Zone" liefert nach LANG *Stentor*, dessen keulenförmiger Körper an der Basis (dem Stirnfeld) helikoïd ausgehöhlt erscheint. Im tiefsten apikalen Grunde des Peristoms liegt die Mundöffnung. Die adorale Zone, von langen, aber schmalen Membranellen gebildet, folgt dem ganzen Rande des helikoïden Stirnfeldes und setzt sich auch in das enge Peristom fort.

An Stelle des einfachen Membranellenkranzes der Stentoren besitzen die Vorti-

cellinen auf der Peristomscheibe eine in Spiralen gewundene Membranellenzone (bei *Epistylis umbellaria* mit nicht weniger als $4^1/_2$ Umgängen, Fig. 43), welche sich bis an das innere Ende des ‚Vestibulums' fortsetzt. Die äußere Cilienreihe bildet hier eine undulierende Membran.

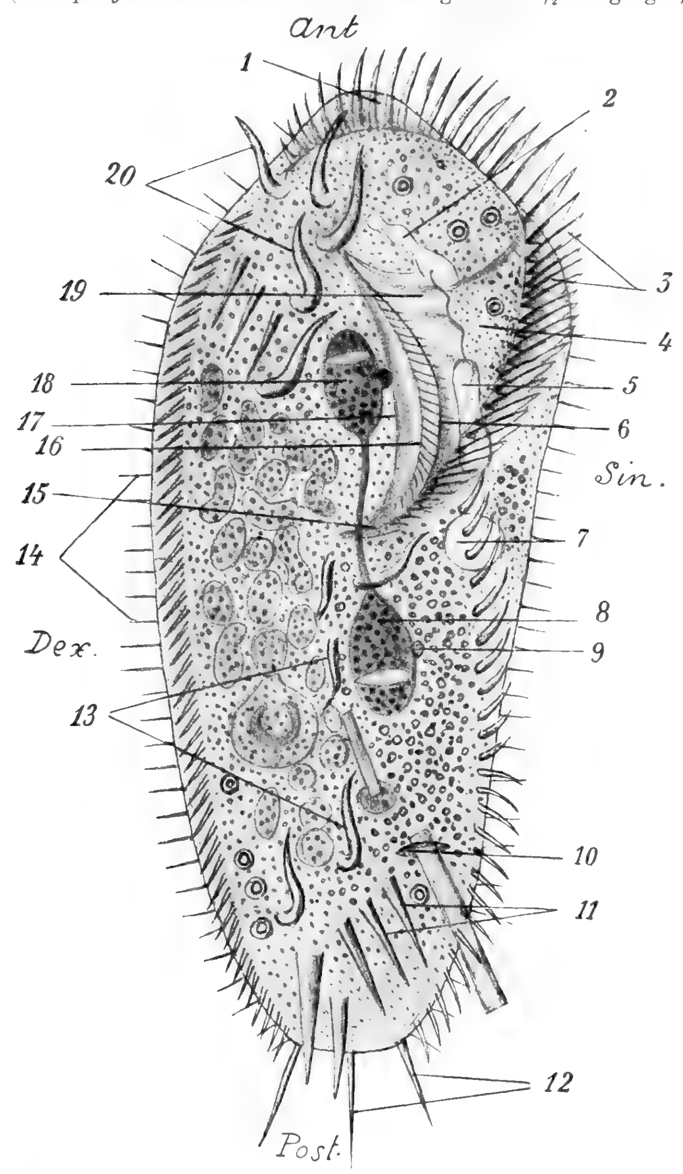


Fig. 50. *Stylonychia mytitus*. *1* Oberlippe, *2* zuführender Kanal der pulsierenden Vakuole, *3* adorale Membranellenzone, *4* Peristom, *5* zuführender Kanal der pulsierend. Vakuole, *6* rechter, vorspringender Peristomrand, *7* pulsierende Vakuole, *8* hintere Hälfte des Makronukleus, *9* hinterer Mikronukleus, *10* Cytopyge (Zellenafter) auf dem Rücken, aus derselben wird eben eine Bacillariacee entleert, *11* Aftercirren, *12* Schwanzborsten, *13* Bauchcirren, *14* Tastborsten, *15* Cytostoma (Zellenmund), *16* präorale Cilienreihe, *17* rechtsseitig. Grund des Peristoms, *18* vordere Hälfte des Makronukleus, *19* präorale undulierende Membran, *20* Stirncirren. Im Innern des Körpers aufgenommene Nahrung (Lang).

Schließlich sei noch der besonderen Verhältnisse bei *Bursaria* gedacht, bei welcher Form das riesig entwickelte Peristom eine tiefe Furche bildet, „die am querabgestutzten Vorderende des eiförmigen, dorsoventral etwas abgeplatteten Körpers mit weiter Oeffnung beginnt und sich von hier tief in den Körper hinein und weit nach hinten erstreckt." (Lang, 103, Fig. 155 u. 156.)

Es konnte im vorstehenden nur an einer kleinen Anzahl von Beispielen, bei deren Auswahl ich im wesentlichen Langs Protozoen-

Werk folgte, die große Mannigfaltigkeit der der Nahrungsaufnahme bei den ciliaten Infusorien dienenden Einrichtungen dargelegt werden. Man erkennt aber sofort, daß sich zwei Haupttypen der Mund- und Schlundbildung unterscheiden lassen, durch welche zugleich die besondere Art der Nahrungsaufnahme bedingt wird. Der eine Typus wird durch die zuletzt besprochenen Formen repräsentiert, bei welchen durch motorische Organellen in der Umgebung des Mundes und zum Teil auch im Innern des Schlundes eine Strömung im umgebenden Wasser (Nahrungsstrom) erzeugt wird, die kleinere Nahrungspartikelchen dem fast immer offen stehenden Munde zuführt und in den Schlund einstrudelt. In der Regel werden in diesem Falle zugleich mit den festen Nahrungskörpern beträchtliche Mengen von Wasser aufgenommen, so daß dieselben sofort in Nahrungsvakuolen eingeschlossen liegen. Unter den hierhergehörigen Infusorien sind viele infolge des engen, nicht erweiterungsfähigen Mundes und Schlundes auf sehr feine Nahrungskörper, insbesondere Bakterien, angewiesen, welche durch den ununterbrochenen Nahrungsstrom eingeführt werden (Paramäcien, Vorticellen und überhaupt die Mehrzahl der Peritrichen, *Spirostomum*, *Colpoda*, *Plagiotoma* u. a.). Maupas hat diese Formen auch als saprophage bezeichnet, weil sie es vor allem sind, welche faulende Infusion und stehende Gewässer (mit in Zersetzung begriffenen organischen Substanzen) bevölkern. In wie ausgiebigem Maße speziell Paramäcien Bakterien vertilgen, läßt sich nach Maupas leicht zeigen, wenn man einige Individuen in einen Tropfen Wasser bringt, der durch massenhafte Bakterien getrübt erscheint. Nach einigen Stunden ist das Wasser völlig klar und durchsichtig geworden. An diese Formen reihen sich andere an, welche infolge des Besitzes eines erweiterungsfähigen Mundes und Schlundes auch ansehnlichere Nahrungskörper zu verschlingen vermögen, die ihnen durch die viel stärker entwickelten motorischen Organellen in der Umgebung des Mundes zugestrudelt werden (*Stylonychia* und überhaupt Hypotricha, *Stentor*, *Bursaria*, *Pleuronema* u. a.). Von tierischer Nahrung werden Flagellaten, kleinere Ciliaten und sogar Rotatorien aufgenommen, von Pflanzen hauptsächlich Diatomeen und Desmidiaceen. Die Art der Nahrungszufuhr beeinflußt bei allen den genannten Infusorien des ersten Typus (*Ciliata vorticosa*, Ciliés à tourbillon Maupas) auch das sonstige Verhalten der Tiere in sehr augenfälliger Weise. Vielfach handelt es sich um Formen, welche wenigstens zeitweise eine festsitzende Lebensweise führen (Vorticellen, *Stentor*), aber auch die immer frei schwimmenden zeigen sich wenig geneigt, den Platz zu wechseln, wenn sie von reichlichem Nahrungsmaterial umgeben sind. Man sieht sie an solchen Orten lange Zeit fast oder ganz unbeweglich verharren und selbst die sonst so sehr beweglichen Oxytrichinen entfernen sich kaum von Stellen, an welchen Nahrungskörper in reicher Fülle aufgehäuft liegen.

3. Die Schlinger.

Im direkten Gegensatz dazu jagen Infusorien des zweiten Typus, welche der Organoïde zur Erzeugung eines Nahrungsstromes ermangeln, unaufhörlich nach Beute umher und bemächtigen sich als typische „Schlinger“ mit ihrem meist sehr erweiterungsfähigen

Mund der ihnen begegnenden, unter Umständen sehr großen Nahrungskörper. Da manche jedoch mit einer etwas differenzierten oder stärkeren Mundbewimperung versehen sind, so erscheint es nach Bütschli nicht ganz ausgeschlossen, daß sie mit deren Hilfe zum Teil auch feinere Nahrung einzuführen vermögen. Bakterien sind ihnen übrigens auch in Gestalt von Zoogloea-Haufen zugänglich, welche sie ähnlich verschlingen, wie größere Nahrungskörper (*Prorodon*, *Chilodon*, *Chlamyodon*, *Nassula*, *Coleps* (Fig. 51).

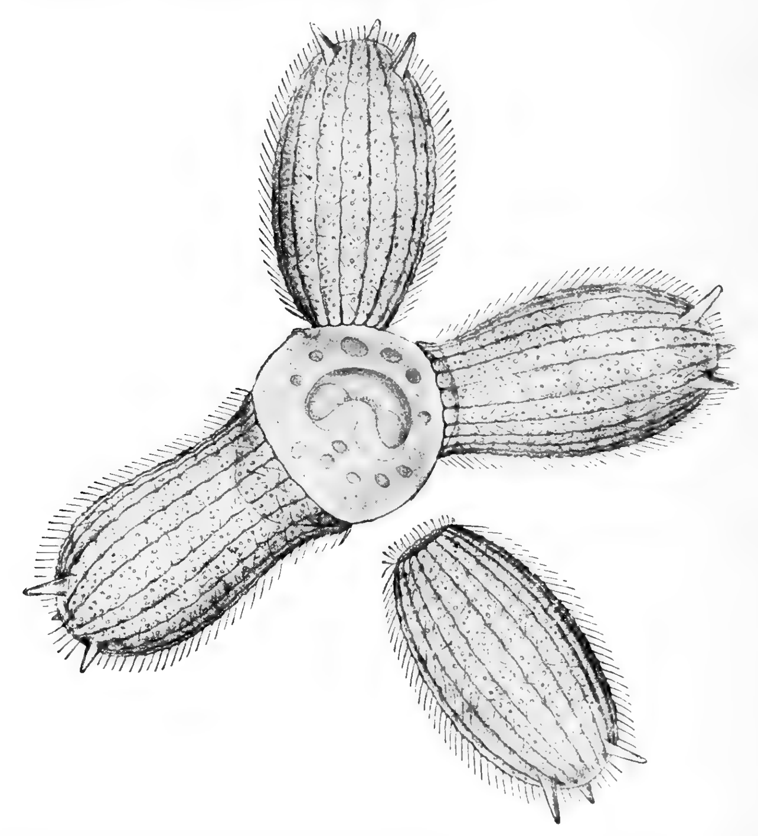


Fig. 51. Vier Individuen von *Coleps hirtus* einen Nahrungsballen umschwärmend und aufnehmend (nach Verworn).

Vielfach erscheinen diese Formen mit Trichiten bewehrt, durch welche sie imstande sind, bewegliche Beutetiere zu lähmen (Eucheliden, Tracheliden). Wenn z. B. *Trachelophyllum apiculatum* „ein anderes Infusorium wie *Euplotes charon* angreift, so sieht man, wie dieses noch einige krampfhaft zitternde Bewegungen mit den Cirren ausführt und dann ganz bewegungslos allmählich hinabgewürgt wird“ (Blochmann). Die räuberische Natur dieser „Ciliata captantia“ (Ciliés capteurs, Schlinger) läßt sich kaum besser illustrieren als durch das Verhalten des von Maupas genau untersuchten *Coleps hirtus*. Der feste „Panzer“ dieses kleinen, holotrichen Infusoriums (vgl. Bütschli, 19, Bd. 2, p. 1274 f.) ermöglicht es ihm, selbst sehr viel größeren, carnivoren Formen zu entgehen, die ihm schließlich selbst zum Opfer fallen. In einem Präparate, welches Stylonychien

und zahlreiche diesen zur Nahrung dienende Individuen von *Cryptochilum* enthielt, fand MAUPAS auch einige *Coleps*, die sich, wie jene, von *Cryptochilum* ernährten. Mit der Abnahme dieser letzteren begannen die *Coleps*, die sich wie die Stylonychien sehr vermehrt hatten, auch diese anzugreifen und überwältigten schließlich die vielmal größeren Tiere, so daß kein einziges übrigblieb. Selbst die noch größeren Paramäcien (*P. aurelia*) sah MAUPAS dem kleinen *Coleps* zum Opfer fallen, und gibt von diesem Vorgang eine sehr lebendige Schilderung.

Die Aufnahme so großer Nahrungskörper setzt eine enorme Erweiterungsfähigkeit des Mundes bei manchen dieser „Schlinger“ voraus, doch ist der Mechanismus des Vorganges noch keineswegs befriedigend aufgeklärt. BÜTSCHLI (19) hält es für sicher, „daß die weite Eröffnung des Mundes wesentlich durch die Kontraktion des Ektoplasmas bewirkt wird. Darf man annehmen, daß gleichzeitig das den Mundspalt unterlagernde Plasma sowie der Schlund sich grubenförmig erweitern, so muß ein Nahrungskörper, welcher dem sich öffnenden Munde anliegt, schon durch den äußeren Wasserdruck in die Mundgrube oder den Schlund hineingetrieben werden, also mehr durch einen Saugakt“ (BÜTSCHLI). „Dazu gesellen sich jedoch vielfach noch aktive Bewegungen des fressenden Infusors. Die fressenden Amphilepten, Spathidien und andere Trachelinen drängen gegen den aufzunehmenden Nahrungskörper an, der von dem Tier gewöhnlich gegen einen Widerstand leistenden Gegenstand gedrängt wird.“ Schon LACHMANN bemerkt, „sie (*Amphileptus*, *Enchelys*, *Trachelius*, *Lionotus*) schieben sich gleichsam mit Schlingbewegungen, ähnlich wie die Schlangen, über die Beute“. Besonders merkwürdig ist dieses „Hinaufwürgen“ über die Nahrungskörper bei *Amphileptus Claparedii*, der sich über einzelne Individuen von Vorticellinen würgt, ohne dieselben von ihrem Stiel abzulösen.

Auch *Trachelius ovum* nährt sich fast ausschließlich von Vorticellinen (*Epistylis*), und saugt sich an den Stöcken derselben mit einer grubigen Vertiefung der Körpermitte fest. Während das Tier einem Stiel der *Epistylis* seitlich ansitzt, verschlingt es dann mit einem Bissen eine Glocke des Nachbarzweiges und kann auf diese Weise eine *Epistylis*-Kolonie schnell abweiden, daß nur die Stiele übrig bleiben. (CLARA HAMBURGER, 75.)

Eine interessante Parallele zu der früher geschilderten Aufnahme und Aufrollung von *Oscillaria*-Fäden durch *Amoeba verrucosa* liefert der gleiche Vorgang bei gewissen Chlamydodonten (*Nassula*, *Chilodon*, *Frontonia*). GRUBER (67) betont, daß *Chilodon cucullulus* bei der Aufnahme großer Fäden, die oft die mehrfache Körperlänge erreichen, ganz ruhig daliege, daß dabei namentlich keine andringenden Schwimmbewegungen stattfinden. Ist das eine Ende des Fadens in den Schlund eingedrungen, so gleitet es rasch durch denselben, bis es am Hinterende des Tieres gewissermaßen anstößt. Erhält das eingedrungene Ende dann eine Biegung, so schreitet die Einführung des Fadens weiter fort; derselbe gleitet nun im Bogen unter der Pellicula hin, um schließlich, wenn er sehr lang ist, mehrere Windungen im Chilodon zu beschreiben. Dabei ruft der Druck des gespannten Fadens häufig recht bedeutende Deformationen des Körpers hervor, welche schon EHRENBERG für die sogenannte *Nassula (Liosiphon) Strampherii* beschrieb. Bei der Umbiegung des Fadenendes wirken wohl sicher aktive Bewegungen des Tieres mit, denn GRUBER betont, „daß dasselbe sich abarbeitet, den Faden von dieser Stelle (Hinterende) weiter zu bringen.“ Gelingt das nicht, so wird er wieder ausgestoßen. GRUBER äußert keine Vermutung über die Gründe des raschen Eintretens der Fäden, bezweifelt nur, daß Schluckbewegungen des Schlundes und Stäbchenapparates dabei mitwirken, wie bei der Aufnahme kleinerer Nahrungskörper.“ (BÜTSCHLI, 19, Bd. 2, p. 1404.) Die ganze Beschreibung macht es mir sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um ganz ähnliche Vorgänge handelt, wie sie RHUMBLER bei Amöben nachgewiesen

hat, und es wäre eine erneute Untersuchung mit Rücksicht auf diese Frage sehr wünschenswert.

4. Nahrungswahl (Tropismen).

Des öfteren hat man die ciliaten Infusorien nach der Art ihrer Nahrung in carnivore und herbivore unterschieden und rechnete zu den letzteren hauptsächlich die Bakterienfresser, zu den ersteren dagegen diejenigen, welche sich von anderen Ciliaten oder Protozoen ernähren. Mit Recht macht aber Bütschli darauf aufmerksam, „daß diese Ernährungsunterschiede schwerlich mit jenen herbivorer und carnivorer Tiere gleichgestellt werden können". Denn Bakterien sowohl wie andere Protophyten (Diatomeen, Oscillarien, Desmidiaceen) dürften in ihrer stofflichen Zusammensetzung kaum so sehr von Protozoen abweichen, wie höhere Pflanzen von höheren Tieren. Dazu kommt, daß die meisten Ciliaten, welche größere Nahrungskörper aufnehmen, keinen Unterschied zwischen Protophyten und Protozoen machen und daher als omnivor zu bezeichnen wären.

Selbstverständlich besitzt die Frage der Nahrungswahl gerade für die frei schwimmenden, lebhaft beweglichen Formen unter den Flagellaten und Ciliaten den trägen Rhizopoden gegenüber noch erhöhtes Interesse. Wenn überhaupt, wird ein derartiges Wahlvermögen bei allen den Infusorien voraussichtlich nur eine geringe Rolle spielen, welchen die Nahrung in der oben beschriebenen Weise durch einen von ihnen erzeugten Wasserstrom passiv zugeführt wird. In der Tat beweist ja die seit lange bekannte Erfahrung, daß solche Formen die verschiedensten ihnen zugestrudelten kleinen Partikelchen ohne Rücksicht auf ihren Nährwert durch den Mund aufnehmen, den Mangel eines ausgebildeten Wahlvermögens. Dennoch besteht vielleicht ein solches, wenn auch nur in sehr beschränktem Maße. Bütschli führt an, daß Vorticellinen ins Vestibulum bereits eingedrungene Körper oft wieder hinausschleudern, und Stein behauptet sogar, gesehen zu haben, wie die adoralen Cilien die Nahrungskörper betasteten und manche hierauf wegschleuderten (?). Wesentlich anders liegen die Dinge bei den räuberischen „Schlingern" unter den Infusorien und bei sehr vielen Flagellaten. Eine ganze Reihe von Tatsachen, welche für diese letzteren ein „Wahlvermögen" in dem früher erörterten Sinne zu beweisen scheinen, wurden schon oben bei Besprechung der Nahrungsaufnahme mitgeteilt. Auch für viele „Ciliata captantia" kann es nicht zweifelhaft sein, daß sie eine gewisse Auswahl ihrer Nahrung treffen, oder wie es Bütschli wohl richtiger ausdrückt, „daß gewisse Körper einen intensiveren Reiz in dieser Richtung auf sie ausüben, andere dagegen abstoßend wirken".

„So leben nahezu alle Chlamydodonten fast ausschließlich von Bacillariaceen und Oscillarien. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet nur *Phascolodon*, der nach Stein hauptsächlich *Chlamydomonas* und *Pandorina* frißt. Umgekehrt verschlingen *Enchelys, Spathidium, Chaenia, Amphileptus, Lionotus, Dileptus* und *Didinium*, soweit bekannt, nur Ciliaten, während zahlreiche andere Enchelinen und *Loxodes* vorzugsweise auf Protophyten angewiesen scheinen. Vielleicht das interessanteste Beispiel der Nahrungswahl zeigt *Amphileptus Claparedei*, welcher nur Vorticellen verspeist." (Bütschli, 19.)

In vielen Fällen wird das Aufsuchen der Nahrung sowohl bei Flagellaten, wie auch bei Ciliaten zweifelsohne durch chemotaktische Wirkungen sehr wesentlich gefördert. Bezüglich der ersteren verdanken wir PFEFFER (134) einige Angaben.

Während Flagellaten oft eine sehr ausgeprägte chemotaktische Reizbarkeit erkennen lassen, scheint diese Eigenschaft bei ciliaten Infusorien in viel geringerer Verbreitung vorzukommen, PFEFFER hielt sie sogar für absolut unempfindlich für chemische Reize. Dies ist nun keineswegs der Fall und JENNINGS (83, 84) konnte bei *Paramaecium aurelia* eine sehr ausgeprägte positive Chemotaxis gegen schwache Säuren, insbesondere auch CO_2, feststellen.

Es ist bekannt, daß in einem Tropfen, welcher eine kleine Masse faulender Pflanzenstoffe oder einen Zoogloeahaufen enthält, die ursprünglich gleichmäßig verteilten Paramäcien sich in gedrängter Schar um die betreffenden Partikel anhäufen, so daß der Gedanke naheliegt, es möchten Substanzen, die in die Umgebung diffundieren, einer solchen Ansammlung zugrunde liegen. Genau dasselbe geschieht aber auch, wenn chemisch ganz indifferentes Material, wie Papier oder Leinenfasern, in den Tropfen gebracht werden. Die Versuche von JENNINGS haben nun ergeben, daß ein Bläschen CO_2 in ganz ähnlicher Weise anziehend wirkt. Bringt man Paramäcien unter ein großes Deckglas, das von zwei Glasstäben unterstützt ist, so daß sich eine ziemlich dicke Schicht von Wasser zwischen Objektträger und Deckglas befindet, so gelingt es leicht, die auf ihre chemotaktische Wirkung zu prüfenden Lösungen oder Gase in Form von Tröpfchen oder Bläschen mittels einer kapillar ausgezogenen Pipette einzuführen. Die betreffenden Stoffe diffundieren dann alsbald in die umgebende Flüssigkeit, in der sich die Infusorien, gleichmäßig zerstreut, bewegen. Dadurch werden je nach der Wirkungsart der zum Versuch benutzten Substanzen ganz charakteristische Wirkungen unter dem Deckglas erzielt. Sind die Stoffe ganz unwirksam, wie z. B. Zucker-, Harnstoff- oder Glyzerinlösungen, so schwimmen die Paramäcien ungestört in den Tropfen hinein, und nach wenigen Sekunden ist die gleichmäßige Verteilung der Infusorien unter dem Deckglas wiederhergestellt. Wirkt der Tropfen negativ chemotaktisch, wie z. B. die Alkalien, so bildet sich an der betreffenden Stelle ein Kreis, der vollkommen frei ist von Paramäcien. Wirkt der Tropfen aber positiv chemotaktisch, wie z. B. die meisten Säuren, so schwimmen sämtliche Paramäcien, die sich unter dem Deckglas befinden, in den Tropfen hinein. Ist die wirksame Substanz dabei in einer Konzentration im Tropfen enthalten, die über dem Optimum liegt, so sammeln sich die Infusorien in einer Ringzone um den Flüssigkeitstropfen an" . . . . . „Bringt man unter das Deckglas eine Blase chemisch reiner CO_2, und gleichzeitig zur Kontrolle eine gewöhnliche Luftblase, so sammeln sich die Paramäcien in dichter Masse um die CO_2-Blase, während sie die Luftblase frei lassen. In demselben Maße aber, wie die CO_2 in das Wasser hineindiffundiert und sich zu einer über das Optimum hinausgehenden Konzentration anhäuft, ziehen sich die Paramäcien in geschlossenem Kreise von der CO_2-Blase zurück, weil sie gegen höhere Konzentrationen von CO_2 negativ chemotaktisch sind. Dadurch entstehen dann sehr charakteristische Bilder." (VERWORN.) JENNINGS konnte nun in überzeugender Weise feststellen, daß auch die von Paramäcien selbst bei ihrem Stoffwechsel produzierte CO_2 chemotaktisch anziehend wirkt, so daß dort, wo sich viele derartige Infusorien aus irgendeinem Grunde angesammelt haben, immer noch mehr Individuen durch die von der Versammlung erzeugte CO_2 herbeigelockt werden, ein interessanter Fall von Gesellschaftsbildung einfach auf Grund positiver Chemotaxis.

Ganz wie Paramäcien verhalten sich nach JENNINGS (l. c.) auch noch andere Infusorien (*Colpidium colpoda, Cyclidium glaucoma* und *Chilomonas para-*

maecium) positiv chemotaktisch gegen CO_2 sowie andere Säuren und bilden dementsprechend ganz ähnliche Anhäufungen an Orten, wo CO_2 entwickelt wird oder wo sie andere Säuren in entsprechender Konzentration vorfinden. Es dürften daher auch wohl die spontanen Aggregationen der genannten Organismen der von ihnen bei der Atmung erzeugten CO_2 zuzuschreiben sein. Doch gibt es auch Infusorien, welche zwar ebenfalls Neigung zeigen, sich zusammenzuscharen, dagegen Säuren gegenüber sich ganz indifferent verhalten (*Loxocephalus granulosus, Oxytricha aeruginosa*). Hier müßten es also entweder andere chemische Substanzen oder überhaupt ganz andere Ursachen sein, welche diesen Ansammlungen zugrunde liegen.

Pfeffer (134) hat bereits bei seinen „Studien über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen" auf die Bedeutung von Kontaktreizen für die Entstehuug von Infusorienanhäufungen hingewiesen. Er sah, daß *Bodo saltans* im offenen Tropfen stundenlang in guter Bewegung blieb, sich dagegen bei Anwesenheit von Detritus und dergleichen sofort an diesen mittels seiner Schleppgeißel anheftete. Ebenso verteilte sich *Glaucoma scintillans* in reinem Wasser gleichmäßig, sammelte sich aber um vorhandene Detritushäufchen in Mengen an. Auch ausgekochtes Fließpapier und feuchtes Schwerspathpulver, bei denen eine chemische Anziehung ausgeschlossen war, bewirkte starke Anhäufung von Tieren. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß es sich in solchen Fällen um eine besondere Wirkung von Berührungsreizen handelt, die man gewöhnlich als „Thigmotaxis" zu bezeichnen pflegt. Ein interessantes Beispiel liefert nach Verworn die Ciliatengattung *Oxytricha*, „deren flacher, biegsamer Körper an seiner Unterseite mit Wimpern besetzt ist, die das Infusor, ähnlich wie eine Assel, als Beine benutzt, um damit auf Gegenständen im Wasser herumzulaufen. Immer sieht man diese Infusorien auf dem Objektträger oder am Deckglas oder auf Schlammteilchen geschäftig und rastlos umherlaufen, ohne daß sie jemals von selbst den Kontakt mit diesen Gegenständen verließen." Verworn beobachtete, wie eine *Oxytricha* stundenlang die Kugeloberfläche eines *Anodonta*-Eies, mit dem sie zufällig in Berührung gekommen war, umkreiste. Die oben erwähnte Tatsache, daß Paramäcien sich ebenfalls um feste, chemisch ganz indifferente Körper scharen, beweist, daß auch diese Infusorien thigmotaktisch empfindlich sind, denn wenn auch das Wachstum solcher Gruppen später hauptsächlich durch positive Chemotaxis nach CO_2 zustande kommt, so werden doch die ersten Individuen nur durch Thigmotaxis gefesselt, und Jennings ist es gelungen, den Mechanismus bei diesen Vorgängen genauer festzustellen. Kommt ein *Paramaecium* mit einem festen Körper in Berührung, so bleiben sofort alle diejenigen Wimpern ruhig und senkrecht zur Körperoberfläche gerichtet stehen, welche sich in Kontakt mit dem Körper befinden, während die den Nahrungsstrom erzeugenden Peristomwimpern fortgesetzt schlagen, auch wenn sie berührt werden. Die übrigen, nicht berührten und daher nur sekundär beeinflußten Körperwimpern verhalten sich zwar nicht völlig ruhig, wie die direkt berührten, doch arbeiten sie viel langsamer und können in extremen Fällen wohl auch ganz stillstehen. Man sieht leicht, daß diese Kontaktwirkungen, welche sich in ähnlicher Weise auch bei vielen anderen Ciliaten finden, wohl geeignet sind, den Nahrungserwerb zu fördern, indem die Tiere durch sie in nächster Nähe ergiebiger Nahrungsquellen (Zoogloeahaufen etc.) sozusagen fixiert werden, während die lebhaft weiterschlagenden Peristomwimpern die Fortdauer des Nahrungsstromes ermöglichen.

5. Sauginfusorien.

In einer ganz eigenartigen Weise erfolgt die Nahrungszufuhr bei den Acineten (Sauginfusorien, Suctoria), meist festsitzenden Protozoen des süßen und salzigen Wassers, die sich auch in vieler anderer

Hinsicht als scharf umgrenzte, besondere Klasse charakterisieren. Als Ernährungsorganellen fungieren bei diesen durchwegs mundlosen und meist festsitzenden Infusorien eigentümliche Saugfüßchen oder Tentakel, „am freien Ende offene, röhrenförmige, also innen hohle Fortsätze des Körpers, d. h. seines Exoplasmas, deren Länge im allgemeinen dem Durchmesser des Körpers nahekommt. Sie sind entweder unregelmäßig und allseitig zerstreut angeordnet oder auf den Vorderteil des Körpers beschränkt und häufig stehen sie gruppenweise beisammen (Fig. 52 und 53). Nach der Form hat man unterschieden: Saugtentakel (zylindrisch, am Ende meist geknöpft) und Greiftentakel (ungeknöpft, gegen das freie Ende sich verjüngend, von sehr verschiedener Länge, oft bedeutend länger als die mit ihnen zusammen vorkommenden Saugtentakel). Beide Arten von Tentakeln sind von Achsenkanälen durchzogen, die an der Spitze offen münden.

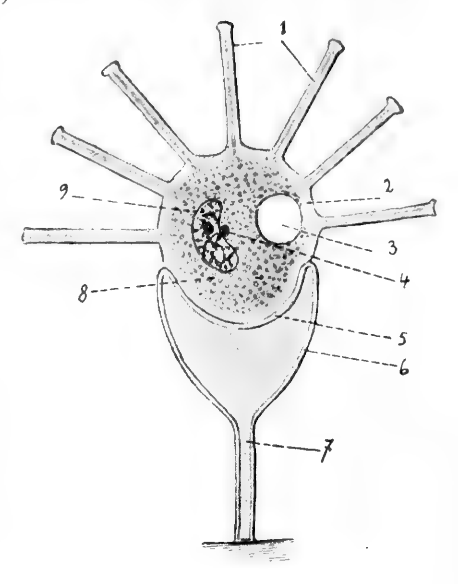


Fig. 52. Schema eines *Suctoriums*. *1* Saugröhrchen, Saugtentakel (sie sind in Wirklichkeit im Verhältnis zum Zellleib nie so dick), *2* Ektoplasma, *3* pulsierende Vakuole, *4* Mikronukleus, *5* vordere konkave Wand des hohlen Gehäuses *6*, in welchem der Körper wie ein Ei in einem Eierbecher ruht, *7* hohler Stiel des Gehäuses, an der Unterlage befestigt, *8* Ektoplasma, *9* Makronukleus, nach LANG.

Am genauesten ist der feinere Bau bei der auf dem Kiemenblättchen von *Gammarus* lebenden, sehr eigentümlich gestalteten Gattung *Dendrocometes* untersucht. Der rundliche Körper ist vierarmig, und jeder Arm teilt sich zwei- bis dreimal in je 3 Aeste (Fig. 52). An den Endzweigen stehen 3—4 kegelförmige Greiftentakel. Die Arme sind nicht absolut starr, sondern können Bewegungen ausführen, sowie die Saugfüßchen. Sie werden von feinen Kanälchen durchzogen, von denen je eins zu einem Tentakel geht und sich in dessen Kanal fortsetzt. Nach PLATE (137 a) ist jeder Kanal von einer besonderen sehr zarten Wand umgeben und mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt. Die Kanalmündung und die Endspitze der Tentakel zeigt eigentümliche Verhältnisse. Das äußerste zartwandige Tentakelende ist nämlich auf eine gewisse Strecke aus- und einstülpbar, so daß die Wand desselben im eingestülpten Zustand eine röhrenförmige Vertiefung im stumpfen Tentakelende bildet, in deren Grund erst die eigentliche Oeffnung des engeren Tentakelkanals liegt (Fig. 53). Die Kanälchen setzen sich bei *Dendrocometes* durch die Armzweige und den Armstamm bis ins Körperplasma fort, wo sich nach BÜTSCHLI die aus benachbarten Armen herkommenden Kanalbüschel miteinander vereinigen. (PLATE konnte sich hiervon nicht überzeugen.) Auch HERTWIG sah Aehnliches bei *Acineta tuberosa*. In anderen Fällen endigt der Tentakelkanal an der Tentakelbasis.

„Soweit bekannt, leben die Suctorien fast ausschließlich von ciliaten Infusorien, nur in wenigen Fällen hat man auch die Aufnahme anderer Organismen (Amöben) beobachtet. Selbst kleinere Formen können häufig verhältnismäßig große Ciliaten einfangen, töten und

aussaugen. Nichtbefestigte Arten oder Individuen (*Sphaerophrya* und zum Teil wohl auch *Podophrya* und *Trichophrya*) werden von der an-



Fig. 53. *Dendrocometes paradoxus* Stein, mit einem gefangenen Infusor *(1)*, *2* pulsierende Vakuole, *3* Kern. Nach A. Wrzesniowski unwesentlich modifiziert.

gegriffenen Beute nicht selten einige Zeit umhergeschleppt, bis letztere allmählich erlahmt und abstirbt.“ (Bütschli.)

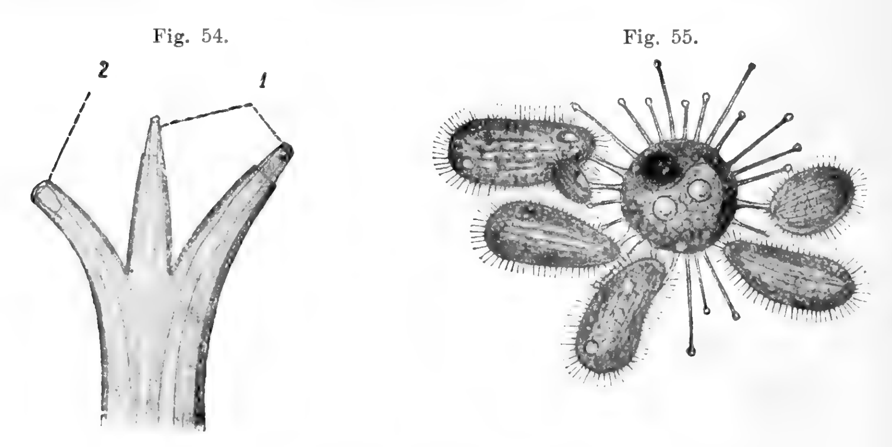


Fig. 54. *Dendrocometes paradoxus* Stein. 3 Endzinken (Tentakel) eines Armes, sehr stark vergrößert. *1* Einstülpbare Spitzen und Zinken, bei *2* eingestülpt. Nach Plate.

Fig. 55. *Sphaerophrya magna*, welche 5 Exemplare von *Colpoda parvifrons* und ein Cyclidium ergriffen hat und aussaugt. (Nach Maupas.)

Bei den meisten Acineten verläuft der Beutefang nach Bütschli in folgender Weise: „Kommen kleinere Ciliaten mit den Enden oder den Endknöpfen der ausgestreckten Tentakel in Berührung, so sieht man häufig, daß sie an einem oder einigen hängen bleiben und sich trotz energischer Anstrengungen nicht loszureißen vermögen.“ Man hat dies auf eine gewisse Klebrigkeit oder wohl auch Giftwirkung derselben bezogen. „Schon Stein schienen die Tentakel der *Metacineta mystacina* eine „betäubende Wirkung, ähnlich Nesselorganen“ auf die von ihnen berührten Ciliaten auszuüben. Auch Gruber vermutet eine giftige Wirkung bei derselben Art. Maupas spricht sich namentlich für *Sphaerophrya magna* in gleichem Sinne aus, scheint diese Eigenschaft aber allen Suctorien-Tentakeln zuzuschreiben. Auch Plate (137a) sah Zoothamnien, welche von freischwimmenden Hypocomen befallen waren, gewöhnlich sehr rasch absterben. (Bütschli, 19.) Bütschli bezweifelt aber wohl mit Recht die allgemeine Verbreitung einer Vergiftung der Beutetiere, indem Beobachtungen vorliegen, daß in manchen Fällen das Erlöschen der Bewegung und das Sterben derselben nur langsam erfolge. So fanden Claparède und Lachmann (zit. bei Bütschli, l. c.), „daß eine ergriffene und teilweise ausgesaugte *Stylonychia* sich nach einiger Zeit noch teilte, wodurch die eine Hälfte dem drohenden Tode entging“. Plate (l. c.) sah kleine Ciliaten und Flagellaten massenhaft zwischen den Tentakelzweigen von *Dendrocometes* herumschwimmen und dieselben vielfach berühren, ohne daß sie jemals ergriffen und gelähmt wurden. Nur in zwei Fällen beobachtete er, wie kleine Amöben von den ganz ausgestreckten Tentakeln in wenigen Augenblicken ausgesogen wurden. Meist sieht man die Tentakel, welche Beute ergriffen haben, sich unter gleichzeitiger Verdickung mehr oder weniger verkürzen. „Wenn die Tentakel von *Stylocometes* kleinere Nahrungskörper erfaßt haben, so wird nach Plate (137) nur ihr Endabschnitt („Tentakelchen“) eingezogen, während sie bei der Aussaugung größerer Nahrungskörper gewöhnlich bis zur Hälfte eingezogen werden. Der Endknopf soll bei der Nahrungsaufnahme bedeutend erweitert oder mehr ausgebreitet werden“ (Bütschli). „Die mit Greiftentakeln versehenen Epheloten erfassen die Beute zunächst mit diesen Organen, welche sich hierauf beträchtlich verkürzen und das gefangene Infusor in den Bereich der kurzen Saugtentakel bringen, worauf diese in Wirksamkeit treten. Die Greiftentakel sollen sich am Saugakt gar nicht beteiligen“ (Bütschli).

„Kurz nachdem die Tentakel an die Beute angelegt wurden, sieht man deren Endoplasma in einem rascheren oder langsameren Strome durch den Tentakelkanal ins Innere der Suctorie fließen. Da die Kanäle häufig recht tief in das Endoplasma eindringen, so kann man den Strom weit in den Suctorienkörper verfolgen, alsdann breitet er sich aus und wird undeutlich. Das Ueberströmen dauert so lange (zuweilen 3—4 Stunden Claparède und Lachmann), bis die Ciliate ihres gesamten Endoplasmas beraubt und nur das festere Außenplasma als ein zusammengefallenes runzeliges Säckchen zurückbleibt, welches schließlich abgestoßen wird. Doch zerfließen auch die gefangenen Ciliaten gelegentlich, bevor sie völlig ausgesaugt sind“ (Bütschli, 19).

Der eigentliche Mechanismus des „Saugens“ erscheint noch recht dunkel. Doch scheint das Eine sicher zu sein, daß es sich nicht um das Resultat einer aktiven Bewegung der Saugfüßchen handelt, ob-

schon, wie bereits bemerkt, Verkürzungen derselben sehr gewöhnlich beobachtet werden.

Hertwig, welcher derartige Bewegungen bei *Ephelota gemmipara* sah, war denn auch der Meinung, daß das „Saugen" durch dieselben verursacht wird, und hielt es daher für eine Art Pumpen. Bei der Verlängerung des Tentakels resp. beim Aufsteigen und Vorschieben desselben, soll das Plasma der Beute in den Tentakel eingesaugt werden, bei seiner Verkürzung dagegen in die Suctorie strömen. Dieser Auffassung schlossen sich auch Maupas und Plate an. Der letztere gibt an, daß bei *Stylocometes* die Endabschnitte der Tentakeln schnell zurückgezogen und wieder ausgestreckt wurden und auf diese Weise Flagellaten aussaugten. Auch die Enden der bis zur Hälfte eingezogenen Tentakel, welche größere Beute ergriffen hatten, machten ähnliche rhythmische Bewegungen. Bütschli betont hiergegen mit Recht, daß das einfache Vor- und Zurückschieben eines festwandigen, stets und schon vor Beginn des Saugens mit Flüssigkeit gefüllten Rohres kein Saugen hervorrufen kann. Auch werden solche Pumpbewegungen von den meisten Beobachtern gar nicht erwähnt, vielmehr das Ueberströmen als ein ganz kontinuierliches geschildert (Stein). In ganz anderer Weise, wie die übrigen Suctorien, würde nach Maupas (111) *Sphaerophrya magna* „saugen". Zunächst soll ein zentrifugaler Strom von der Suctorie nach der Beute hin auftreten, worauf sich das in letztere eingedrungene Plasma mit deren Endoplasma mischt, um dann samt diesem durch den Tentakel in den Suctorienkörper zurückzuströmen. Wenn es nun auch wenig wahrscheinlich ist, daß der Vorgang sich wirklich in dieser Weise abspielt, so erscheint mir doch der Gedanke Maupas', die Tentakel mit den Pseudopodien der Rhizopoden in Beziehung zu bringen, sehr beachtenswert, zumal zurzeit pseudopodienartige Zellfortsätze bekannt sind, welche, unveränderlich in ihrer äußeren Form, im Innern einen Achsenstrom erkennen lassen (Pigmentzellen). Wenn man sich erinnert, wie bei marinen Foraminiferen (*Orbitolites* u. a.) Nahrungsplasma auf der Bahn der Pseudopodien durch zentripetale Strömung dem zentralen Zellkörper zugeführt wird, so läßt sich, glaube ich, die Aehnlichkeit des Vorganges mit dem Zuströmen des Plasmas aus dem Beutetier auf der Bahn der hohlen Tentakel kaum verkennen. Von einem „Saugen" könnte dann freilich weder bei den Acineten noch auch in anderen Fällen, wo Protozoen (Flagellaten, Rhizopoden) tierische oder pflanzliche Zellen anbohren und sich ihres plasmatischen Inhaltes bemächtigen, die Rede sein. Vielmehr würden sich alle hierhergehörigen Erscheinungen in völlig übereinstimmender Weise auf zentripetal gerichtete Plasmaströmungen zurückführen lassen, wie es früher für Rhizopoden geschildert wurde.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß, wenn auch nur vereinzelte, Erfahrungen über wirkliches Verschlucken kleiner Nahrungskörper durch Suctorien-Tentakel vorliegen. „Claparède und Lachmann sahen, wie die Tentakel der *Tocophrya Troldi* einen *Tintinnus* aus seiner Schale hervorgezogen, ihn in zwei Hälften zerrissen, worauf die eine von einem Tentakel, welcher sich enorm erweiterte, verschluckt wurde. . . . Etwas Aehnliches gibt Entz für *Acineta tuberosa* an. Er sah die Tentakel gelegentlich kleine, grüne Körperchen ergreifen (wahrscheinlich Chlorophyllkörper von Algen), worauf sie sich allmählich sehr verkürzten und der Endknopf sich stark ausdehnte. Schließlich wurde der Tentakel ganz eingezogen und das grüne Körperchen drang wie durch einen engen Mund in die Acinete." (Bütschli, 19, Bd. 2, p. 1868.)

II. Die Vorgänge der Verdauung.

Die mitgeteilten Tatsachen, die nur eine kleine Auswahl der überaus zahlreichen in der Literatur verzeichneten Beobachtungen

darstellen, geben, wie ich glaube, eine genügende Vorstellung von der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Einrichtungen, welche bei einzelligen Tieren die Aufnahme geformter Nahrungskörper vermitteln. Es schließt sich daran naturgemäß die Betrachtung der weiteren Schicksale derselben und speziell der physikalischen und chemischen Veränderungen, durch welche aus ihnen assimilationsfähiges Material hergestellt wird (Verdauung). Da sich die betreffenden Vorgänge, wenn wir von den Suctorien absehen, in ziemlich übereinstimmender Weise bei Sarcodinen (Rhizopoden) sowie bei Flagellaten und Ciliaten abspielen, so erscheint es gestattet, sie zusammenfassend zu behandeln, und wir wollen wieder mit dem einfachsten Falle, den Amöben, beginnen. Zuvor müssen aber noch einige Beobachtungen über die Verdauung fester organischer Nahrung durch Myxomycetenplasmodien besprochen werden, deren tierischer Charakter sich dadurch aufs deutlichste manifestiert, daß sie nicht, wie echte Pflanzenzellen, nur Lösungen in sich aufnehmen, sondern die Einführung der verschiedenartigsten festen Körper gestatten und es so möglich machen, auch Stoffe zu inkorporieren, die geeignet sind, für sich oder im Vereine mit anderen Reagentien Aufschluß über die Zustände und Vorgänge im Protoplasma oder in den Vakuolen zu geben.

„Es lassen sich auf diesem Wege nicht nur die Schicksale verschiedener toter Substanzen, sondern auch noch lebender Organismen feststellen, und gerade das Verhalten dieser und ihrer Funktionen unter normalen und künstlichen Bedingungen bietet in verschiedener Weise physiologische Reagentien, zu denen auch ein Erlöschen des Lebens in gegebenen Fällen zählt.“ (Pfeffer.)

A. Myxomyceten.

a) Eiweißverdauung.

Ueber Kultur und Behandlung der Myxomycetenplasmodien haben Pfeffer (136) und Čelakovsky jun. (26) ausführliche Angaben gemacht.

Schon de Bary (3a) hatte gesehen, daß aufgenommene Karminkörnchen sich innerhalb des Plasmodiums von *Didymium* teilweise lösten und so farbige Vakuolen bildeten, doch ließ sich dies einfach auf die alkalische Reaktion des Plasmas beziehen.

Auch Pfeffer (l. c.) gibt an, daß Karminstückchen, welche von *Chondrioderma* aufgenommen wurden, zwar in der Regel ungelöst bleiben, ausnahmsweise aber auch einmal eine durch Lösung rot gefärbte Vakuole geben.

Es ist das Verdienst E. Metschnikoff's (120), hier typische intraplasmatische Verdauungsvorgänge zuerst sicher nachgewiesen zu haben. So leicht Fremdkörper der verschiedensten Art ins Innere eines Plasmodiums aufgenommen werden, so schwer gelingt es, eine verdauende Wirkung des letzteren darauf festzustellen, hauptsächlich wegen des fortwährenden Strömens. Nach vergeblichen Versuchen mit Dotterkörperchen, Fragmenten von Muskelfasern und roten Blutkörperchen vom Menschen gelangte Metschnikoff schließlich mit gepulvertem rotem Sklerotium von *Phlebeomorpha rufa*, welches dem Plasmodium von *Physarum album* dargeboten wurde, zum Ziele. Nach einiger Zeit findet man die aufgenommenen Sklerotiumzellen

gelb verfärbt und schließlich ganz farblos in allen Stadien des Zerfalles durch Verdauung der Eiweißkörper. Daß es sich hier nicht um eine direkte Plasmawirkung, sondern um enzymatische Wirkungen handelt, anscheinend unter Mitwirkung ausgeschiedener Säure, suchte Metschnikoff durch Fütterung von Plasmodien mit blauen Lackmuskörnchen zu beweisen, welche, ins Plasma aufgenommen, sehr bald einen roten Farbenton annehmen. Sehr häufig erscheinen die Körnchen eingeschlossen in eine Vakuole, erfüllt mit einer klaren, rötlichen Flüssigkeit. Dies war auch bei Plasmodien von *Didymium farinaceum*, *Spumaria alba* und *Phlebeomorpha rufa* der Fall. Es schien hieraus hervorzugehen, daß das für gewöhnlich alkalische Myxomycetenplasmodium ein saures Sekret zu liefern vermag, durch welches mit Hilfe eines pepsinartigen proteolytischen Enzyms Eiweißkörper verdaut werden. Das Vorhandensein eines solchen war schon viel früher von Krukenberg (99) bei *Aethalium septicum* behauptet worden (siehe auch S. 204).

Durch Extraktion mit Glyzerin oder 0,2-proz. HCl sowie durch verdünnte Essig-, Milch- und Weinsäure ließ sich aus den Plasmodien ein sehr wirksames proteolytisches Enzym gewinnen, welches nicht nur rohes, sondern auch gekochtes Fibrin unter Bildung von Albumosen und Peptonen verdaut und die energischste Wirkung bei 40° C entfaltet.

Reinke und Rodewald (145) bestätigten diesen Befund bei gleichem Extraktionsverfahren, aber mit gekochtem Eiereiweiß als Reagens auf die Verdauungswirkung. Ferner konstatierten Fermi und Buscaglioni (52) sowie H. Schroeder (164) eine deutliche Lösung angesäuerter Karbolgelatine durch Extrakte von *Aethalium*, während mit Soda alkalisch gemachte nicht angegriffen wurde. Ebenso waren Kontrollproben mit den aufgekochten Extrakten in allen Fällen unwirksam. Die verflüssigende Kraft war indessen bei Zimmertemperatur ziemlich gering und schien auch beim Aufbewahren rasch abzunehmen. Die besten Resultate wurden mit ganz frischem Material und am besten mit der Flüssigkeit erzielt, in die die Plasmodien am Fundort eingebracht wurden.

Ueber die Bedeutung seines Fundes kam Krukenberg seinerzeit nicht ins klare, da er die Reaktion der Plasmodien niemals sauer, sondern stets neutral oder alkalisch fand, und da doch ein gewisser Säuregrad erforderlich ist, um ein peptisches Enzym, wie er es voraussetzte, wirkungsfähig zu machen. Durch die Beobachtungen Metschnikoffs über die saure Reaktion des Inhaltes der Nahrungsvakuolen, denen gleichlautende Angaben für Amöben und ciliate Infusorien von Engelmann (44) und Dantec (39) vorausgingen, schien der Widerspruch zunächst gelöst zu sein.

Es darf bei fast allen Protozoen als Regel gelten, daß aufgenommene Fremdkörper, gleichgültig ob sie als Nahrung Verwendung finden oder nicht, zunächst in einer Vakuole eingeschlossen liegen, die entweder sofort bei der Aufnahme durch miteingedrungenes Wasser gebildet wird oder erst später durch Ausscheidung von Flüssigkeit aus dem Protoplasma entsteht und so eine Art Sekret darstellt. Ueber die Bildung solcher „Nahrungsvakuolen“ liegen gerade für Myxomyceten-Plasmodien eingehende Untersuchungen von Pfeffer (135) vor. Er ließ Körnchen von relativ schwer löslichen Stoffen (Gips, Asparagin, Vitellin u. a.) aufnehmen und konnte auf diese Weise künstlich Vakuolen erzeugen, indem sich die betreffenden Körper im Plasma langsam lösten, und so zu osmotischer Wasser-

abscheidung in ihrer Umgebung Anlaß gaben; dieselben stimmten in jeder Weise mit den Vakuolen überein, welche sich auch normal in Plasmodien finden. Auch STOLC (174) läßt die Verdauungsvakuolen bei *Pelomyxa palustris* dadurch entstehen, daß „um die aufgenommene Nahrung vom Protoplasma eine Grenzhaut (Protoplasmahaut) gebildet wird, wodurch die Basis eines osmotischen Systemes gegeben ist. Die Grenzhaut liegt der Nahrung dicht an oder aber erstere wird bis zur Vakuolenbildung gedehnt, im Falle nämlich, daß die Nahrung rasch genug aufgelöst wird. Durch die Plasmahaut müssen Enzyme hindurchtreten, nachdem dieselben von den im Protoplasma enthaltenen Zymogenen abgespalten wurden. Denselben Weg muß auch das zuerst neutrale, dann saure flüssige Medium einschlagen, in dem die Enzyme tätig sind." Ob bei der Lösung der aufgenommenen Vitellinkriställchen (aus Kürbissamen hergestellt) ein proteolytisches Enzym beteiligt ist, läßt PFEFFER dahingestellt. Es gelang aber mittels derselben, verschiedene Farbstoffe, unter anderem auch gespeichertes Kongorot einzuführen, wodurch bei der darauffolgenden Lösung die Vakuolenflüssigkeit entsprechend gefärbt erschien. Da der genannte Farbstoff neutral oder alkalisch rot, in saurer Lösung aber blau ist, so ließ sich auf die Reaktion der Vakuolenflüssigkeit schließen. PFEFFER fand dieselbe „höchstens ein wenig ins Bläuliche spielend", dagegen deutlich blau, wenn die gefütterten Plasmodien in 0,02-proz. Zitronensäure gebracht wurden. Im gegebenen Falle besaß daher die ausgeschiedene Flüssigkeit neutrale oder nur ganz schwach saure Reaktion. Zu dem gleichen Resultat führte (bei *Chondrioderma difforme*) die Einführung kleiner Partikel von Lackmus. „Auch die Bewahrung der roten Farbe in den mit Alkanna gefärbten Oeltröpfchen während ihres Aufenthaltes im Plasmodium beweist, daß sich in demselben die wahrscheinlich von Haus aus schwach saure Reaktion nicht ändert" (PFEFFER). Natürlich schließen diese Erfahrungen an *Chondrioderma* nicht aus, daß in anderen Fällen die Vakuolenflüssigkeit stärker sauer reagiert.

ČELAKOVSKY (26) fand später, daß bei den von ihm untersuchten Plasmodien (*Chondrioderma difforme*, *Didymium microcarpum* und *Aethalium septicum*) nicht alle Verdauungsvakuolen in einem und demselben Plasmodium die gleiche Reaktion besaßen, sondern je nach Species und Individuum in wechselndem Verhältnis sauer und neutral reagierten, immer war jedoch ersterenfalls die Reaktion sehr schwach sauer.

Nach den Versuchen des genannten Forschers kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß die Plasmodien der Myxomyceten im allgemeinen nicht darauf eingerichtet sind, lebende Organismen aufzunehmen und zu verdauen, insbesondere erwiesen sich alle mit einer Zellhaut umkleideten aufgenommenen Protoplasten außerordentlich widerstandsfähig.

So ließ sich während eines mehrstündigen Aufenthaltes im Plasmodium keine Abnahme der Plasmaströmung im Innern unverletzter *Tradescantia*-Zellen konstatieren, und ebensowenig waren selbst nach mehreren Tagen aufgenommene Desmidiaceen (*Cosmarium botrytis, Closterium lunula*) in merklichem Grade verändert. „Die Zellen lagen anscheinend im Protoplasma eingebettet und blieben auch fortan so, ohne in Vakuolen eingeschlossen zu werden .... alle waren turgeszent und besaßen noch ihre ursprüngliche, intensiv grüne Farbe." Als Zeichen der un-

gestörten Lebenstätigkeit wurde, wie bei eingeführten Algenzellen (*Oedogonium, Conferva bombycina*, Spirogyren), die bei der Aufnahme noch vorhandene Stärke am anderen Tage vermißt. Stärkefreie Zellen von *Spirogyra communis*, welche $2^1/_2$ Tage bei Lichtabschluß in einem Plasmodium verweilt hatten und schließlich wieder frei wurden, bildeten, ans Licht gebracht, sofort wieder Stärke, waren also zweifellos lebendig.

Ganz ähnlich, wie *Tradescantia*-Zellen, verhalten sich auch encystierte Infusorien (*Colpoda cucullus*), indem nach deren Aufnahme in Plasmodien nicht nur die Teilung innerhalb der Cystenhülle normal von statten ging, sondern auch die Tochterzellen sich lebhaft bewegten und nach Ausstoßung der Cysten ausschwärmten. Keimende Sporen von Schimmelpilzen wuchsen im Innern von Plasmodien ganz unbehindert weiter, und es ließ sich kein Unterschied gegenüber der Keimung im Wasser erkennen.

Während sich um lebende Zellen Vakuolen gar nicht oder nur in beschränktem Maße bilden, ist dies immer der Fall, wenn der Tod eintritt und damit die Verdauung beginnt. Dies ergab sich sehr deutlich aus Versuchen mit *Chlamydomonas pulvisculus*, dessen nackte vegetative Schwärmzellen, wie schon Pfeffer feststellte, gelegentlich (von *Chondrioderma difforme*) aufgenommen werden, wenn sie ihre Bewegungen zeitweilig einstellen oder auf ein Minimum einschränken. Sie erscheinen dann nach Čelakovsky im Protoplasma eingebettet, „können jedoch zum kleinen Teil schon nach den ersten 24 Stunden in schmale, eng anliegende Vakuolen eingeschlossen werden".

Am 3. Tage erschienen mehrere Zellen auffallend verändert. „Sie waren deformiert, braun gefärbt und meist in relativ große Vakuolen eingeschlossen. Es konnte kein Zweifel darüber bestehen, daß in diesem Falle eine Anzahl Schwärmer getötet wurde und zum Teil bereits in Verdauung begriffen war." Auch Diatomeen (*Navicula, Nitzschia, Synedra ulva*) werden nach ihrer Aufnahme ins Innere eines Plasmodiums verhältnismäßig bald abgetötet.

Während die beweglicheren *Navicula*- und *Nitzschia*-Arten nur selten lebend aufgenommen werden, ist dies bei der trägeren *Synedra ulva* sehr häufig der Fall, und wieder erscheinen dann die meisten Zellen zunächst nur im Protoplasma eingebettet und nur wenige liegen gleich in Vakuolen eingeschlossen. Die Eigenbewegungen hören sofort nach dem Einschluß auf, und meist schon nach 6 Stunden ließen sich eine Anzahl abgestorbener Zellen feststellen; nach 24 Stunden war fast die Hälfte derselben getötet. Man bemerkt zunächst, wie sich das Protoplasma von den Schalenwandungen stellenweise zurückzieht, während bald darauf die bandförmigen Endochromplatten zu rauhen, knotigen Strängen zusammenfließen. „Inzwischen wird das Plasma trübe und zeigt die bekannten Gerinnungserscheinungen, die als Anzeichen des eingetretenen Todes angesehen werden müssen. Sehr auffallend ist die Tatsache, daß die Chromatophoren nach der Tötung der betreffenden Plasmakörper eine lichtgrüne Färbung annehmen, die erst später in reines Braun umgewandelt wird, wenn schon längst Verdauung eingetreten ist." Diese tritt anscheinend sehr bald nach der Tötung der Zellen ein, indem Vakuolen entstehen.[1] Hierbei wird sichtlich das tote Protoplasma innerhalb der Schalenhülle allmählich aufgelöst (Čelakovsky). Trotz der lebhaften Bewegungen werden Euglenen ziemlich leicht aufgenommen und bleiben im Innern des Plasmodiums lange lebendig, wie sich aus ihren energischen Kontraktionsbewegungen unmittelbar erkennen läßt. Erst am 3. Tage fand Čelakovsky mehrere Individuen starr und unbeweglich. „Darunter waren auch schon Exemplare, deren Aussehen darauf hindeutete, daß dieselben dem Tode anheimgefallen waren. Die betreffenden Zellen besaßen meist unregelmäßige Form, färbten sich nach und nach braun und gerieten in Vakuolen, die allmählich an Volumen zunahmen und schließlich auch braun gefärbt erschienen. In diesem Stadium war vermutlich bereits die Verdauung im Gang."

Von besonderem Interesse ist das Verhalten von Bakterien nach ihrer Aufnahme in Plasmodien. Durch LISTER (109) ist es bekannt, daß die Schwärmer verschiedener Myxomyceten (*Stemonitis fusca, Trichia fragilis, Chondrioderma difforme*) verhältnismäßig große stäbchenförmige Bacillen aufnehmen und in kurzer Zeit (1 Stunde) bis auf unbedeutende Reste auflösen. Die gleiche Fähigkeit zeigen nach LISTER auch die Myxamöben, die auf das Schwärmstadium von *Chondrioderma* folgen. Auch ČELAKOVSKY fand, daß tote Exemplare von *Bac. megatherium* nach ihrer Aufnahme durch zur Ruhe gekommene Schwärmer von *Chondrioderma* sehr rasch der Verdauung anheimfielen, doch hielten sich lebendig eingeführte Zellen länger als $2^1/_2$ Stunden unverändert.

„Während Schwärmer und Amöbenstadien der Myxomyceten nicht nur größere Bacillen, sondern auch kleinere Bakterienformen einzeln aufnehmen können, geht dieses Vermögen mit dem fortschreitenden Größerwerden der Plasmamasse und mit dem Alter der Plasmodien den Verschmelzungsprodukten allmählich mehr und mehr verloren. Dafür wächst die Fähigkeit der Aufnahme für größere Partikel, indem erwachsene Plasmodien selbst über 0,1 mm breite Körper aufnehmen, wogegen *Penicillium*-Sporen schon schwierig und höchstens einzeln eingeführt werden. Dasselbe gilt auch für die einzelnen Bakterien, von denen die kleineren Stäbchen oder Kokken überhaupt nicht, die größeren (z. B. *Bac. megatherium*) aber sehr selten und nur unter besonderen Bedingungen zur Aufnahme gelangen." Aber auch dann verhalten sie sich sehr widerstandsfähig und erweisen sich auch nach vielen Stunden noch lebensfähig. Werden den Plasmodien Partikel von koaguliertem Eiweiß (am besten mit Kongorot gefärbt) in einer stark bakterienhaltigen Flüssigkeit dargeboten, so setzen sich die beweglichen Bakterien vielfach an den Eiweißstückchen fest und werden mit diesen eingeführt. „In dem Maße wie dann die Verdauung von koaguliertem Eiweiß fortschreitet, entstehen immer größere Vakuolen, in denen man bei Anwendung starker Vergrößerungssysteme schwärmende Bakterien beobachten kann. Dieselben durchkreuzen den Vakuolenraum nach allen Richtungen hin und können länger als 2 Tage daselbst am Leben sich erhalten. In einzelnen Vakuolen mit Eiweißpartikelchen finden sich zuweilen soviel Bakterien ein, daß man eine Vermehrung der letzteren auf Kosten der Verdauungsprodukte annehmen muß." Auf Grund dieser Beobachtungen scheinen demnach weder die Verdauungsagentien (Enzyme) noch auch andere in dem Vakuoleninhalt gelöste Stoffe einen schädlichen Einfluß auf die Bakterien auszuüben. Es wäre vielleicht sogar daran zu denken, daß dieselben ihrerseits durch ausgeschiedene proteolytische Enzyme die Verdauung des Eiweißes begünstigten.

GREENWOOD und SAUNDERS (66) sahen jedoch bewegliche, in Nahrungsvakuolen eingeschlossene Bakterien schließlich zur Ruhe kommen, wobei sie einen dichten, zentral gelegenen Klumpen bildeten eine Erscheinung, die der später zu besprechenden „Aggregation" der Nahrungspartikel innerhalb der Verdauungsvakuolen bei ciliaten Infusorien wohl entsprechen dürfte. Eine Beobachtung MOUTONS (126) ist vielleicht geeignet, das Zustandekommen dieser Ballung zu erklären. Er fand bei einer von ihm aus Gartenerde zusammen mit *Bact. coli* auf Gelatine gezüchteten Amöbe, daß sich oft in unmittelbarer Nähe der pulsierenden Vakuole, die immer peripher gelegen ist, ein größerer Bakterienhaufen ansammelt und ist geneigt, dies auf eine agglutinierende Eigenschaft der Vakuolenflüssigkeit zu beziehen. Im gegebenen Falle erleichtert ein solcher Vorgang gewiß die Ernährung der Amöben, indem es ihnen so möglich gemacht wird, größere Mengen von Bakterien auf einmal zu umfließen und aufzunehmen. Innerhalb der Verdauungsvakuolen scheint etwas Aehnliches zu geschehen; denn MOUTON sah auch hier eine

Zusammenballung der aufgenommenen Individuen von *Bact. coli*, wie es auch von Leukocyten bekannt ist, wenn sie Cholerabacillen aufgenommen haben.

Mit den Erfahrungen Čelakovskys stehen die Angaben von J. C. Hemmeter (77) in direktem Widerspruch. Er schreibt der Säuresekretion bei Protisten keinerlei Bedeutung für den Verdauungsvorgang zu, sondern ist der Meinung, daß der Erguß einer sauren Flüssigkeit in die Nahrungsvakuolen dem Zwecke dient, die mitaufgenommenen Bakterien abzutöten und so die Nahrung zu desinfizieren, wie dies seinerzeit auch Bunge für den Magensaft der höheren Tiere behauptet hat. Ich kann nicht finden, daß die Beweisführung Hemmeters irgend überzeugend wirkt. Er brachte Plasmodien eines großen Myxomyceten, die aus ihrer Umgebung eine Menge Partikelchen aller Art aufgenommen hatten, in reines steriles Wasser, das oft gewechselt wurde. Die Plasmodien befreiten sich nach und nach von den eingeschlossenen Fremdkörpern und erwiesen sich schließlich als frei von Algen, Infusorien, Bakterien usw. Wurden die so ausgehungerten Plasmodien sodann mit steriler Nahrung (getrocknetem Eiweiß, Aleuronkörnchen von *Ricinus*) gefüttert, so wurde bei der sich sehr schnell vollziehenden Verdauung die Vakuolenbildung ganz vermißt oder sie war nur in geringem Umfange vorhanden. Wurde aber das trockene, sterile Eiweiß mit einem bacillenreichen Heuinfus befeuchtet und so infiziert, so kam es nach Verfütterung desselben zu einer reichlichen Vakuolenbildung (zit. nach v. Fürth, Vergl. chem. Physiol. d. nied. Tiere, p. 145). Bei Nachprüfung dieser Angaben war ich wenigstens für *Chondrioderma* nicht in der Lage, dieselben zu bestätigen und muß mich durchaus der Schilderung anschließen, welche Čelakovsky von der Verdauung von koaguliertem Eiereiweiß durch Myxomycetenplasmodien gegeben hat (26, p. 227 ff.), die ich hier folgen lasse: „Frisches Hühnereiweiß, welches durch Schütteln mit Glasscherben von seinen häutigen Bestandteilen befreit und nachher neutralisiert wurde, wurde durch Leinwand filtriert und bei Siedehitze erstarren gelassen. Die geronnene Masse wurde klein zerschnitten, in kochendem Wasser gewaschen, bei 100° C getrocknet und schließlich zu feinem Pulver zerrieben. Dieses bestand aus verschieden großen, bis 30 μ messenden Partikeln, die meist scharfe Kanten und Ecken besaßen.“ Zum Zweck der Aufnahme wurde nach vorhergehender Quellung und eventuell Aufkochen in Wasser eine gewisse Menge des Eiweißpulvers den in einem reinen Wassertropfen befindlichen Plasmodien zugesetzt, und der Ueberschuß später mit Wasser abgespült. Von den aufgenommenen Eiweißkörnchen waren die kleinsten (etwa 5 μ) bereits nach 5—6 Stunden von kleinen Vakuolen umschlossen. Nach weiteren 6 Stunden sah man in der Regel schon viele der bis dahin anscheinend im Plasma eingebetteten Körnchen in Vakuolen eingeschlossen, deren Entstehung sich direkt verfolgen ließ und die offenbar in ganz analoger Weise vor sich ging, wie dies Pfeffer an eingeführten Vitellinkriställchen beobachtet hat. Nach und nach verlieren dann die ursprünglich scharfkantigen Partikel ihre Ecken und Kanten und runden sich ab. Die Zahl der Vakuolen nahm 12—18 Stunden nach der Aufnahme ganz augenfällig zu, während gleichzeitig die Zahl der sichtbaren Eiweißpartikel beständig abnahm. Um darüber volle Sicherheit zu erlangen, daß es sich hierbei um eine Auflösung und Verdauung der letzteren handelt, versuchte Čelakovsky die Verdauungsvakuolen dadurch zu markieren, daß er den Eiweißkörnchen Rußpartikelchen beimischte. Wie zu erwarten war, ließen sich nach etwa 10 Stunden Vakuolen nachweisen, welche bloß noch Rußkörnchen einzeln oder zu kleinen Häufchen gruppiert enthielten, und am nächsten Tage enthielt das Plasmodium fast nur noch solche mit Ruß markierte Vakuolen. An kleinen Plasmodien konnte Čelakovsky (l. c.) übrigens die Auflösung eines und desselben Eiweißpartikels von Anfang bis Ende verfolgen. An gefärbten und dadurch leicht kenntlich gemachten Eiweißstückchen ließ sich feststellen, daß sie rascher von Vakuolen umgeben und aufgelöst wurden, wenn sie sich in der Strombahn befanden und so mit

immer neuen Plasmapartien in Berührung kamen. Im ganzen besitzen junge Plasmodien, die soeben in den Kulturen zum Vorschein kamen, größere Verdauungskraft als ältere Exemplare. Unmittelbar vor der Fruchtbildung ist dieselbe auf ein Minimum reduziert, und es dauert dann oft 4—5 Tage und länger, ehe die meisten Eiweißkörnchen verflüssigt sind, während dies sonst schon nach etwa 2 Tagen der Fall ist. Bei Untersuchung der Verdauungsvakuolen mit starken Systemen ergab sich, daß dieselben in den meisten Fällen keine Bakterien enthalten, wenn die zum Versuche benutzten Plasmodien und deren Umgebung während der Aufnahme annähernd bakterienfrei blieben. Es kann demnach keinem Zweifel unterworfen sein, daß die Plasmodien ganz unabhängig von etwa eingeführten Bakterien koaguliertes Eiweiß zu verdauen imstande sind.

Im Gegensatz zu HEMMETER betont ČELAKOVSKY mit Nachdruck, „daß die Auflösung der Eiweißkörnchen niemals ausschließlich im Protoplasma (ohne Vakuolenbildung) sich vollzieht, wie es PFEFFER in besonderen Fällen für einzelne im Plasmodium sich lösende Asparaginkristalle nachwies, sondern daß dieselbe von dem Erscheinen der Vakuolen an bis zu Ende durchwegs in den letzteren vor sich geht".

Manchmal sieht man nach GREENWOOD und SAUNDERS (66), aufgenommene Nahrungskörper, namentlich Sklerotiumzellen nur teilweise verdaut in einer homogenen, anscheinend schleimigen Hülle eingebettet.

Es wurde schon oben erwähnt, daß ČELAKOVSKY das intracellulare Sekret der Vakuolenflüssigkeit keineswegs immer sauer fand. „Die eingeführten, mit Kongorot gefärbten Eiweißkörnchen bleiben dauernd rot gefärbt und werden, indem sie sich auflösen, von Vakuolen umgeben, die größtenteils rot erscheinen. Nur hie und da sieht man eine Vakuole mehr oder weniger rotviolett bis schmutzigviolett gefärbt." Es scheint daher, „daß die Reaktion in dem Vakuolensaft zum kleinen Teil schwach sauer, zum größeren jedoch neutral oder alkalisch ist". Bei Versuchen mit Lackmusfarbstoff, der Eiweißpartikeln mechanisch anhaftete, zeigte sich, „daß viele derselben nach ihrer Aufnahme einen mehr oder weniger violettroten bis roten Farbenton angenommen hatten. Die Zahl der so verfärbten Ingesta wuchs rasch und betrug im gegebenen Falle nach ungefähr 6 Stunden ca. ein Drittel aller, eventuell noch mehr." Sobald dann Vakuolen gebildet waren, nahmen sie die entsprechende Färbung an. „Was aber sehr auffällig war und in kleineren Plasmodien leicht beobachtet werden konnte, ist der Umstand, daß die Auflösung von koaguliertem Eiweiß sowohl bei deutlich saurer, wie auch bei nachweislich vollkommen neutraler Reaktion des Vakuolensaftes und der Eiweißkörnchen von statten ging."

Auch was die Schnelligkeit dieses Vorganges in den beiden Fällen betrifft, sah ČELAKOVSKY keinen besonderen Unterschied. „Ungefähr 12—18 Stunden nach der Aufnahme, wo die Verdauung bereits ihren Höhepunkt erreicht hatte, erstreckte sich die saure Reaktion über ein Drittel oder die Hälfte aller Vakuolen, während die übrigen noch die frühere rotviolette Färbung besaßen." Oft sieht man einzelne neutral reagierende Vakuolen im Laufe der Zeit eine deutlich saure Reaktion annehmen. „Da aber andere Vakuolen gleichzeitig neutral bleiben und auch später keine saure Reaktion annehmen, so ist hiermit erwiesen, daß betreffs der Abscheidung saurer Substanzen Differenzen an den verschiedenen Orten eines und desselben Plasmodiums sich

geltend machen.“ Wie bereits Pfeffer (135) fand, kann sehr verdünnte Zitronensäure in das Innere der Plasmodien diosmieren, ohne daß hierbei die Lebensfähigkeit derselben verloren geht, doch ließ sich in keinem Falle dabei eine Beschleunigung der Verdauung in den auf diese Weise rot gefärbten Vakuolen konstatieren. „Vielmehr ließ die Schnelligkeit, mit welcher das Eiweiß aufgelöst wurde, nach längerem Aufenthalt der Plasmodien in der Säurelösung immer ein wenig nach, um erst mit der Beseitigung der letzteren aus der Umgebung des Plasmodiums auf das ursprüngliche Maß zurückzukehren.“ Celakovsky (26) verwendete Lösungen von 0,01 Proz. Zitronensäure, 0,008 Proz. Weinsäure, 0,003 Proz. Oxalsäure, sowie passend verdünnte Essigsäure, Ameisensäure, Salpetersäure und Salzsäure. Die Versuche, welche in gleicher Weise mit Alkalien (Hydroxyde und Karbonate) angestellt wurden, ergaben sogar eine ganz unverkennbare Beschleunigung des Verdauungsprozesses. „Bringt man Plasmodien, in denen koaguliertes, mit Lackmus gefärbtes Eiweiß verdaut wird, in eine ungefähr 0,05-proz. Sodalösung oder in eine 0,1-proz. Lösung von $NaHCO_3$, so dringen diese Reagentien ein und färben die Vakuolen in verschiedenem Grade violett bis blau. Wäscht man nachher die Lösung mit reinem Wasser ab, so diosmieren wieder die aufgenommenen Salze nach außen.“ Dann tritt eine überaus energische Verdauung ein. Es bilden sich kolossale Vakuolen, „in denen größere Partikel von koaguliertem Eiweiß, um ein konkretes Beispiel anzuführen, nach 30 Minuten bis 2 Stunden vollständig aufgelöst werden. Auch die noch der Verdauung trotzenden, anscheinend im Protoplasma eingebetteten Eiweißkörnchen werden in Vakuolen eingeschlossen und rasch verdaut.“ Die gleichen Erscheinungen zeigen sich, wenn man so verdünnte Sodalösungen benutzt, daß sie überhaupt keine Farbenänderungen in den Vakuolen bewirken, gleichviel ob sie später ausgewaschen werden oder dauernd die Plasmodien umspülen. Ganz ebenso wirkten Lösungen von $CaCO_3$ oder $(NH_4)_2CO_3$. Čelakovsky ist geneigt, diese Wirkungen nicht sowohl auf die Alkalisierung der Vakuolen und Eiweißkörnchen zu beziehen, als vielmehr darauf, daß die Alkalien „bei ihrem Durchtritt durch das Protoplasma dieses zu einer gesteigerten Sekretion des Enzyms veranlassen“.

Es kann nach den Beobachtungen Čelakovskys, die ich durchaus zu bestätigen vermag, kaum zweifelhaft sein, daß die häufig, wenn auch nicht immer, vorhandene schwach saure Reaktion der Vakuolenflüssigkeit keine notwendige Vorbedingung für die Verdauung fester Eiweißpartikel darstellt.

Sehr eingehende Untersuchungen über die Reaktionsverhältnisse der Verdauungsvakuolen bei Plasmodien haben Greenwood und Saunders (66) angestellt.

Die genannten Autoren verfütterten Aleuronkörner und Sklerotiumzellen, welche mit einer wässerigen Lösung von Lackmus oder Kongorot verabreicht wurden, sowie Kongorot und Alizarinsulfat in Substanz. Unter allen Umständen bewirkt die Einführung eines festen Körpers die Sekretion einer sauren Flüssigkeit, welche denselben durchdringt, und schließlich zur Bildung einer Vakuole führt. Schon vor der Bildung einer solchen nimmt ein eingeführter mit Lackmus gefärbter Nahrungskörper einen roten Farbenton an, der sich bei Beginn der Verdauung auch der umgebenden anfangs farblosen Flüssigkeit mitteilt, um aber später wieder einer violetten und

schließlich blauen Färbung Platz zu machen. Der anfängliche Farbenumschlag vollzieht sich oft schon nach 40 Minuten. Kristalle von Alizarinsulfat, welches zuerst von F. LE DANTEC (39) als Säureindikator verwendet wurde, ändern ihren (in alkalischer Lösung) violetten Farbenton im Innern der Plasmodien rasch in Orangerot, indem sie gleichzeitig an Volumen zunehmen. Der gleiche Farbenumschlag läßt sich auch an Nahrungskörpern nachweisen, welche mit dem genannten Farbstoff tingiert wurden. Besonderes Gewicht legen GREENWOOD und SAUNDERS auf die Tatsache, daß Nahrungspartikel, welche mit Kongorot gefärbt waren, vor ihrem Einschluß in Vakuolen sich dunkelviolett färben, während sie nachher nebst der Vakuolenflüssigkeit wieder rot erscheinen. Niemals erfolgt reine Blaufärbung.

So wenig auf Grund dieser Erfahrungen die Absonderung einer sauren Flüssigkeit seitens des Protoplasmas von Myxomyceten um eingeführte Nahrungskörper herum bezweifelt werden kann, so wenig scheint doch derselben eine wesentliche Rolle für den Verdauungsprozeß zuzukommen, denn einerseits bedingt auch die Einfuhr unverdaulicher Substanzen Säuresekretion und andererseits verliert der Inhalt der Verdauungsvakuolen seinen sauren Charakter wieder gerade zu der Zeit, wo die Auflösung verdaulicher Stoffe am lebhaftesten erfolgt. GREENWOOD und SAUNDERS sind geneigt, dies auf eine Bindung der Säure durch Verdauungsprodukte zu beziehen und halten es für sehr wahrscheinlich, daß es sich um eine freie Mineralsäure (HCl?) handelt. Sie betonen aber auch ausdrücklich, daß die Verdauung keineswegs mit dem Beginn der Säuresekretion koinzidiert, sondern vielmehr mit der Bildung einer Verdauungsvakuole, deren Inhalt zwar anfangs noch sauer reagiert, aber sehr bald wieder neutral resp. alkalisch wird, ohne daß der weitere Fortgang der Verdauung dadurch gestört würde. Unter diesen Umständen dürfte bei dem immer nur sehr schwach sauren Charakter der Vakuolenflüssigkeit das wirksame proteolytische Enzym der Plasmodien wohl kaum als ein „peptisches“ zu bezeichnen sein. Später zu erwähnende Untersuchungen von MOUTON über Amöbenverdauung liefern für diese Annahme eine sehr wesentliche Stütze. Es muß immer wieder betont werden, daß die Unterscheidung zwischen peptischen und tryptischen Enzymen, nicht sowohl in der Verschiedenheit der Reaktion begründet ist, als vielmehr in der Art und Weise des Eiweißzerfalles, und gerade über die entstehenden Zerfallsprodukte sind wir zurzeit nicht genügend unterrichtet. FERMI und BUSCAGLIONI (52) lassen daher auch die Frage, ob ein peptisches oder tryptisches Enzym vorliege, offen und deuten vermutungsweise die Möglichkeit an, daß die Enzyme unter dem Einfluß des lebenden Organismus weniger empfindlich seien, als im isolierten Zustande. H. SCHROEDER (164) macht auf einen weiteren nicht unwesentlichen Punkt aufmerksam. Wie ČELAKOVSKY (26) angibt, läßt die verdauende Kraft der Plasmodien in den Entwicklungszuständen, die der Fruchtbildung unmittelbar vorangehen, sehr stark nach, sofern sie nicht völlig erlischt. Aber gerade die Plasmodien, die sich zur Sporenbildung anschicken, sind es, die auf die Oberfläche des Substrates heraufkriechen und darum wohl vornehmlich, wenn nicht ausschließlich zur makrochemischen Untersuchung Verwendung finden. SCHROEDER hält es dabei

nicht für unwahrscheinlich, „daß außer dem in saurer Lösung arbeitenden proteolytischen Enzym auch ein in neutraler oder alkalischer Lösung tätiges in jüngeren Entwicklungsstadien vorhanden ist".

b) Stärkeverdauung bei Myxomyceten.

Auch über Stärkeverdauung in Plasmodien liegen bereits aus älterer Zeit einige Erfahrungen vor. So hat Cienkowsky (31) schon 1863 die von *Chondrioderma difforme* aufgenommenen Stärkekörner beobachtet, ohne während kurzer Zeit irgendwelche Veränderungen an ihnen zu sehen. Später hat Wortmann (185a) Stärkekörner in Plasmodien von *Aethalium septicum* eingeführt und beschreibt die Korrosionen, die nach längerer Zeit entstehen. Dann untersuchte Lister (108) die Fähigkeit von *Badhamia utricularis*, aufgenommene Stärke in Lösung überzuführen und fand, daß nur gequollene Stärke der Verdauung anheimfällt. Bei den Versuchen, welche Čelakovsky (26) mit jungen, kleinen Plasmodien von *Chondrioderma* anstellte, ergab sich, „daß ungequollene Kartoffelstärke selbst nach 3-tägigem Aufenthalt in den Plasmodien nicht (oder nur selten ein einzelnes Korn) verändert wurde, während dieselbe Stärke, im aufgequollenen Zustande geboten, oft (aber keineswegs immer) der Verdauung verfiel. Als Zeichen einer eingeleiteten Verdauung wurden 8—12 Stunden nach der Aufnahme um die meisten gequollenen Stärkekörner Vakuolen sichtbar, deren Durchmesser im besten Falle annähernd ein Fünftel bis Viertel mehr betrug, als derjenige der Eiweißkörnchen. Am 2. Tage waren die meisten Körner bedeutend durchsichtiger, während sie ihre Form noch bewahrt hatten. Diese Skelette blieben jedoch auch am 3. Tage noch erhalten, obzwar sie womöglich noch durchsichtiger erschienen und kleinen Stückchen von Schleim nicht unähnlich sahen." Körner von Weizenstärke wurden in einigen Fällen auch ungequollen, im Plasma eingeschlossen, korrodiert, in anderen Fällen blieben sie aber ganz unverändert. Gequollene und mit Kongorot gefärbte Stärkekörner wurden in Vakuolen eingeschlossen, deren Färbung wieder neutrale oder nur ganz schwach saure Reaktion anzeigte.

B. Amöben.

a) Stärkeverdauung.

So günstig bei den Plasmodien der Myxomyceten die Verhältnisse für die makrochemische Untersuchung und besonders auch für Enzymstudien liegen, da man sich hier Plasma in großen Massen verschaffen kann, so wenig eignen sie sich für ein genaueres Studium der mikroskopischen Erscheinungen, welche den Verdauungsvorgang charakterisieren, zumal einzelne Verdauungsvakuolen in größeren Plasmodien schwer zu verfolgen sind. Hier bieten A m ö b e n und I n f u s o r i e n ein sehr viel günstigeres Material und wir verdanken Greenwood, le Dantec, Meissner u. a. bereits eine ganze Anzahl wertvoller Angaben über d i e i n t r a c e l l u l a r e V e r d a u u n g v o n P r o t o z o e n. Auch hier darf es als Regel gelten, daß die aufgenommenen Nahrungskörper, gelegentlich aber auch unverdauliche Substanzen von Vakuolen umschlossen werden, deren Inhalt sich gewöhnlich durch saure Reaktion gegen Lackmusfarbstoff auszeichnet.

Wie bei Myxomyceten, so scheint auch bei Amöben ungequollene Stärke unverdaulich zu sein. Sowohl GREENWOOD (65) wie später M. MEISSNER (115) sahen aufgenommene Stärkekörner nach tagelangem Aufenthalt unverändert in Form und Reaktion wieder nach außen entleert werden.

Um die Entwicklung von Bakterien bei diesen Versuchen möglichst zu verhindern, brachte MEISSNER den amöbenhaltigen pflanzlichen Detritus in eine zur Hälfte mit Wasser gefüllte kleine Glasdose und fügte etwas mit Wasser verrührte Reisstärke hinzu. Nach 2 Tagen enthielt fast jede Amöbe ein oder mehrere Stärkekörnchen, meist in Vakuolen eingeschlossen. Niemals ließ sich eine merkliche Veränderung an denselben konstatieren. Polarisation und Jodreaktion traten ebenso ein, wie bei normalen Körnern, obgleich die Amylumkörnchen oft länger als 8 Tage in den einzelnen Tieren eingeschlossen blieben. Dieses Ergebnis, daß Stärkekörner von Amöben nicht verdaut werden, steht auch mit früheren Befunden älterer Forscher in Uebereinstimmung. So bildet AUERBACH (1a) eine Amöbe ab, welche er mit Jod abgetötet hatte. Sie zeigte deutliche, durch Jod dunkelviolett gefärbte Amylumkörner, deren Vorkommen AUERBACH in Verwunderung setzte, was sich aber nach MEISSNERs Erfahrungen leicht erklärt, wenn man annimmt, daß es Reste verdauter, stärkehaltiger Pflanzenteile sind. Die Versuche von MEISSNER erstrecken sich auf *A. princeps*, *A. radiosa* und *Pelomyxa palustris*. Was die letztere, den Amöben nahe verwandte Form betrifft, so liegen allerdings von ŠTOLC (174) gegenteilige Angaben vor. Derselbe Autor gibt übrigens an, daß auch *Amoeba proteus*, welche unter möglichst natürlichen Verhältnissen kultiviert wurde, rohe Stärkekörner des Weizens, allerdings nur spärlich, aufnimmt, um dieselben im Laufe der Zeit in einer für diastatische Enzyme charakteristischen Weise zu korrodieren. Was speziell *Pelomyxa* anlangt, so durfte man das Vorhandensein einer Kohlehydratverdauung wohl vermuten, seitdem festgestellt ist, daß die immer und in großer Zahl im Plasma des Tieres enthaltenen sogenannten „Glanzkörper“ im wesentlichen aus Glykogen bestehen (GREEFF, 62). Es handelt sich dabei um kugelige, zuweilen auch mehr unregelmäßig geformte Körperchen, welche innerhalb einer farblosen Hüllmembran (wahrscheinlich aus einem schwer löslichen Kohlehydrat bestehend) Glykogen enthalten. Dafür sprechen sämtliche Reaktionen des letzteren: Bei Behandlung mit Wasser quellen die Körner eventuell bis zum Platzen der Hüllmembran, die, während sich der Inhalt im Wasser auflöst, als gefaltete Haut zurückbleibt. Mit Jod färbt sich diese, wie insbesondere auch der Inhalt, weinrot bis braunrot. In Kalilauge sind die Glanzkörper ganz löslich. Durch Zerreiben einer größeren Zahl der Tiere wurde ein Plasmabrei gewonnen, der nach längerem Kochen mit verdünnter Salzsäure mit FEHLINGscher Lösung eine sehr deutliche Zuckerreaktion gab. Isolierte Glanzkörper lösten sich beim Erwärmen mit konzentrierter H_2SO_4 unter Rotfärbung auf. Auch durch diastatisch wirkende Enzyme (pflanzliche Diastase, Pankreasdiastase, Ptyalin) wurde der Inhalt der Glanzkörper unter Zurückbleiben der Hülle aufgelöst.

Daß es sich bei diesen Glykogenkörnern in der Tat um ein Reservematerial handelt, ergibt sich sehr klar aus ihrem Verhalten in Individuen, welche längere Zeit in nahrungsfreiem Wasser gehalten werden. Immer macht sich dann eine sehr beträchtliche Verkleinerung der Glanzkörper unter gleichzeitigem Schwinden des Inhaltes bemerkbar und schließlich bleiben nur die auf ein Minimum reduzierten Hüllen zurück, die meist zu kleineren oder größeren Gruppen agglutiniert erscheinen. Durch Fütterung mit Stärkekörnern ließ sich immer eine neuerliche Füllung und Größenzunahme der Glanzkörper bis zum normalen Maße erzielen. Die Pelomyxen nehmen rohe Weizenstärke leicht und in großen Mengen auf und es treten dabei mit der Zeit typische und sehr mannigfaltige Korrosionsformen auf, von denen ŠTOLC eine reiche Musterkarte mitgeteilt hat (l. c.). Daß es sich dabei wirklich um

eine verdauende Wirkung dieses Rhizopoden und nicht etwa um Bakterienwirkungen handelt, ergibt sich nicht nur daraus, daß korrodierte Stärkekörner oft in Vakuolen gefunden werden, die keine Bakterien einschließen, sondern es spricht vor allem auch der völlig verschiedene Charakter der durch die letzteren bewirkten Korrosionsformen dagegen.

Während die noch unversehrten, nicht angedauten Stärkekörner im Innern der *Pelomyxa* unmittelbar im Plasma eingebettet liegen, erscheinen die durch Enzymwirkung angegriffenen oder mechanisch verletzten (zerbrochenen) Amylumkörner meist von Vakuolen umschlossen, deren Bildung offenbar, wie auch bei Myxomyceten-Plasmodien, von der Menge der gelösten (in Zucker übergeführten) Substanz abhängt. Viel rascher erfolgt die Verdauung und Vakuolenbildung, wenn Partikel verkleisterter und dann getrockneter Stärke verfüttert werden. Außerordentlich widerstandsfähig, man kann wohl sagen unverdaulich, erwiesen sich exzentrisch geschichtete Stärkekörner, wie insbesondere Kartoffelstärke. Selbst nach mehrtägigem und in einem Falle sogar mehrmonatlichem Verbleib im Innern der Tiere konnte Štolc keine sicheren Spuren von Korrosion nachweisen. Dennoch muß bis zu einem gewissen Grade Verdauung stattfinden, denn ausgehungerte (entleerte) Glanzkörper füllen sich auch bei Fütterung mit den genannten Stärkesorten wieder an.

Das negative Ergebnis von Meissner (115), welcher eine *Pelomyxa* 24 Stunden lang mit roher Reisstärke fütterte und keinerlei Veränderungen an den aufgenommenen Körnern nachweisen konnte, erklärt sich leicht, da auch Štolc diese Stärkesorte nur wenig angreifbar fand, obzwar er die Körner nach längerem Aufenthalt im Leibe der *Pelomyxa* deutlich korrodirt sah. Wenn Meissner darauf Gewicht legt, daß alle Körner nach 24 Stunden noch die deutlichste Jodreaktion gaben, so ist zu bemerken, daß nach Štolc auch die rohen Körner der Weizenstärke, selbst wenn sie im Leibe der *Pelomyxa* bis auf undeutliche Reste verdaut waren, am Ende dennoch die charakteristische Jodreaktion gaben. Im übrigen ist das Vorhandensein eines diastatisch wirkenden Enzyms neben einem peptischen (?) für den genannten Rhizopoden bereits von Hartog und Dixon (76) angegeben worden.

Bei Zimmerkulturen von *Pelomyxa* fiel es Štolc auf, daß sich die Tiere mit Vorliebe auf Stückchen sich zersetzenden Filtrierpapieres oder Baumwollflocken, die am Boden des Gefäßes lagen, festsetzten. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß sie immer massenhaft Cellulosefasern aufgenommen hatten, so daß andere Nahrungskörper dagegen fast in den Hintergrund traten. Hierbei erwiesen sich die Glanzkörper stets mit Inhalt gefüllt und gewöhnlich von sehr großen Dimensionen. Dies führte Štolc auf die Vermutung, daß auch wohl Cellulose von den Pelomyxen verdaut werden kann, und darauf gerichtete Versuche mit reinen Baumwoll- oder Papierfasern ergaben, daß das in der Tat der Fall ist. „Nach längerer Zeit erschien der Plasmaleib mit diesen Fasern vollgestopft, doch von irgendwelchen Veränderungen war an diesen selbst nach längerem Aufenthalt im Protoplasma keine Spur zu entdecken; werden die Fasern vor der Aufnahme mit Kongorot gefärbt, so läßt sich konstatieren, daß einzelne Cellulosefasern in roten Vakuolen eingeschlossen sind, was deutlich dafür spricht, daß die Fasern im Plasmaleibe der *Pelomyxa* gelöst werden". Daß die Lösungsprodukte aber auch tatsächlich assimiliert werden, ergaben Versuche mit vorher ausgehungerten Tieren, deren Glanzkörper völlig erschöpft waren und sich bei Cellulosefütterung regelmäßig wieder füllten und vergrößerten. Dies war auch der Fall, wenn Koniferinkriställchen verabreicht wurden, ein Glukosid, dessen eine Komponente (Koniferylalkohol) für die Tiere voraussichtlich unschädlich war. Es scheint daher, daß *Pelomyxa* neben einer Amylase und Cytase (Cellulase), sowie einer Protease auch noch ein dem Emulsin ähnliches, glukosidspaltendes Enzym erzeugt, welches das Koniferin zerlegt, dessen Zuckerkomponente zur Bildung von Glykogen verwendet wird. „Im

Schlamme der *Pelomyxa*-haltigen Pfützen finden sich häufig isolierte Holzfasern u. dergl. vor, welche durch Mazeration verschiedener Pflanzenteile, Laubblätter, Koniferennadeln) entstanden sind. Da die verholzten Elemente der Pflanzen unter anderem auch Koniferin enthalten, so ist die Annahme wahrscheinlich, daß dieses auch unter natürlichen Verhältnissen gleichzeitig mit der Celluloseverdauung ein oder das andere Mal von *Pelomyxa* verarbeitet wird.“ (Štolc.) Versuche, welche direkt mit löslichen Kohlehydraten (Zuckerarten) angestellt wurden, lieferten bezüglich des Einflusses auf den Glykogengehalt keine sicheren Ergebnisse. Ganz resultatlos blieben auffallenderweise auch alle Bemühungen, durch Fütterung mit Eiweiß und eiweißähnlichen Substanzen (koaguliertes Eieralbumin, Globulinkriställchen, Fibrin, Caseïn, Nukleïn, Gelatine) Glykogenbildung zu erzielen. Alle die genannten Stoffe wurden in geeigneter Form und Größe gern und reichlich aufgenommen, auch von Vakuolen umschlossen und sicher verdaut, wie sich aus deren allmählicher Lösung ergibt, niemals aber zeigte sich an erschöpften Glanzkörpern irgendein Zeichen der Restitution, wohl aber war dies der Fall, wenn Eiweißpartikel verfüttert wurden, an welche vorher Glykogen mechanisch gebunden wurde. Zu diesem Zwecke wurde reichlich Glykogen in flüssigem Eiereiweiß gelöst, dieses dann durch Hitze koaguliert und nach dem Trocknen pulverisiert.

Auch für Foraminiferen (*Orbitolites* u. a.) ist durch Jensen (85) eine wirkliche Verdauung dargebotener Stärkekörner nachgewiesen worden. Sie bleiben nach ihrer Aufnahme zunächst am Schalenrande liegen, treten aber nach einigen Tagen in das Pseudopodiennetz über und werden in demselben sowohl zentrifugal wie zentripetal umhergeführt. 4—6 Tage nach ihrer Verfütterung lassen sich dann an ihnen Veränderungen erkennen, die auf eine Verdauung hinweisen, indem sie mehr oder weniger korrodiert erscheinen und durch Jod in allen Uebergängen von dem tiefen Schwarz-Blau der unversehrten Stärke bis zur fast völligen Farblosigkeit tingiert werden. Im letzteren Falle ist meist nur noch ein unregelmäßig schwammiges Gerüst übrig. Da, wie erwähnt, die Stärkekörner außerhalb des Orbitolitengehäuses liegen blieben und vielleicht nicht immer vom Protoplasma umhüllt werden, so könnten möglicherweise Bakterien mit im Spiele sein, von denen es ja bekannt ist, daß sie Stärke angreifen. In der Tat konnte Jensen an Stärkekörnern, welche eine Woche lang in ausgesucht bakterienreichem Meerwasser gelegen hatten, geringe Veränderungen nach Art der geschilderten Verdauungserscheinungen feststellen, doch bleiben diese im hohen Maße hinter denjenigen zurück, welche durch die Orbitoliten schon in viel kürzerer Zeit bewirkt worden waren. „Die von den Bakterien angegriffenen Amylumkörner zeigten nach einer Woche kaum eine schwächere Jodfärbung als normale und waren nur hin und wieder am Rande mit kleinen Einkerbungen versehen. Daß übrigens auch Cellulose von Rhizopoden verflüssigt werden kann, geht aus Beobachtungen von Schaudinn (155) an *Calcituba polymorpha* hervor, welche auf Ulvenblättern lebt und dieselben oft vollständig durchlöchert. Wie verschieden aber das Assimilationsvermögen selbst bei nahe verwandten Formen ist, zeigt am besten die früher schon erwähnte Tatsache, daß *Amphistegina Lessonii* Stärke überhaupt nicht aufnimmt.“ (Jensen l. c.)

Auch *Trichosphaerium Sieboldi*, dessen amöbenähnliche Nahrungsaufnahme schon oben geschildert wurde, scheint nach Schaudinns Beobachtungen Stärke und Cellulose nicht zu verdauen. Alle, sowohl die verdaulichen wie die unverdaulichen aufgenommenen Stoffe werden auch hier im Innern des Plasmakörpers in Vakuolen

eingeschlossen, und es geht innerhalb derselben die Verdauung vor sich. „Auf Schnitten durch Schizonten und bei den Sporonten ohne weiteres am lebenden Objekt kann man leicht die Stadien der Verdauung konstatieren. Hier liegt noch eine unversehrte Alge mit glatter Cellulosemembran, grünem Chlorophyll und vakuolisiertem Plasma, daneben eine andere schon halb verdaute. Nur die Membran, der Kern und die Stärkekörner haben noch Widerstand geleistet. Schließlich findet man in der großen Nahrungsvakuole nur noch eine ganz zerknitterte Membran und ein Häufchen von Amylumkörnern, die unverdaulichen Ueberreste der Algenzelle.“ (Schaudinn.) Für Heliozoen liegen gleichfalls Beobachtungen vor, welche es zweifelhaft erscheinen lassen, ob Stärke verdaut wird. (*Actinosphaerium* nimmt Stärkekörner nur sehr ungern und schwer auf, auch verbleiben solche nur kurze Zeit im Innern des Tierkörpers und werden nach Greenwood unverändert wieder ausgestoßen. Meissner fand einmal zwei konjugierte Individuen von *Actinophrys*, die in einer gemeinschaftlichen Vakuole ein großes Stärkekorn enthielten [Fig. 13]. Es zeigte nach 3 Stunden, mit Jod behandelt, noch dunkelviolette Färbung.)

b) Fettverdauung.

Auch Fett scheint von Amöben zwar aufgenommen, aber nicht verdaut zu werden. Greenwood wie auch Meissner verwendeten Milch, der letztere auch künstliche Emulsionen von mit Alkanna rot gefärbtem Olivenöl. Im allgemeinen schienen die gefärbten Fetttröpfchen von den Amöben weniger gern aufgenommen zu werden, als die Stärkekörner. Immer wurden sie in Vakuolen eingeschlossen und erschienen rot, selbst wenn die Alkannatinktur vorher durch Alkalien gebläut wurde. Trotz vielstündigem Aufenthalt im Plasmakörper ließen sich niemals irgendwelche Veränderungen an den Fetttropfen erkennen.

c) Eiweißverdauung.

Es scheint nach diesen Erfahrungen, daß Eiweißstoffe die wesentlichste organische Nahrung der meisten Amöben darstellen. Der großen Bedeutung, welche besonders Bakterien in dieser Hinsicht zukommt, wurde schon früher gedacht. *Amoeba verrucosa* ernährte sich in Kulturen nach Rhumbler hauptsächlich von Zooglöen, Rotatorieneiern, abgestorbenen Rotatorien, Euglenen und vor allem von Oscillarien. Meissner (115) verfolgte das weitere Schicksal eines von *A. princeps* aufgenommenen Bakteriums und stellte fest, daß „schon nach Verlauf einer halben Stunde dasselbe als solches nicht mehr zu erkennen und breiig zerfallen war. Nach ungefähr 40 weiteren Minuten war die Vakuole noch deutlich sichtbar, vom Bakterium waren nur noch einige stärker lichtbrechende Pünktchen in derselben zu sehen. Nachdem ca. 50 Minuten seit der Nahrungsaufnahme verflossen waren, war die Vakuole mit Inhalt verschwunden. Das Bakterium war verdaut.“ Zellen mit einer Cellulosehülle bleiben nach ihrer Aufnahme zwar der Form nach sehr lange erhalten, doch scheint der Inhalt vor den verdauenden Agentien nicht völlig geschützt zu sein, denn es ließen sich sowohl Veränderungen der Plasmastruktur wie auch insbesondere bei chlorophyllhaltigen Zellen (*Protococcus*, Algenzellen) eine Verfärbung der Chlorophyllkörper von Grün zu Braun beobachten. Aus der Intaktheit der Cellulosehülle schließt Greenwood (65), daß die Verdauung des Inhaltes nicht durch unmittelbare Kontaktwirkung des Protoplasmas

erfolgt, sondern vielmehr mit Hilfe einer sezernierten Flüssigkeit, welche durch Diffusion die Hülle durchdringt. Zu der gleichen Anschauung gelangte GREENWOOD auch in bezug auf *Actinosphaerium*.

Es scheint mir dies aber mit Rücksicht auf gewisse Beobachtungen von RHUMBLER doch zweifelhaft, zumal die Diffusionsfähigkeit von Enzymen im allgemeinen sehr gering ist. Wie NERESHEIMER (130) mitteilt, läßt sich an Amöben gelegentlich beobachten, daß sie nur einen Teil eines Algenfadens umfließen und ein Stück aus dessen Mitte herausverdauen (Fig. 56). Die Aufnahme langer, im Amöbenkörper sich aufknäuelnder Oscillarienfäden durch *A. verrucosa* bietet oft vortreffliche Gelegenheit, den Hergang der Verdauung an einem und demselben Faden zu studieren.

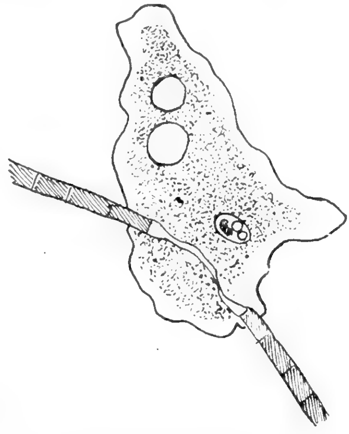


Fig. 56. *Amoeba Dofleini*, welche ein Stück aus der Mitte eines Algenfadens verdaut hat (nach NERESHEIMER).

„Eine schrittweise Verfolgung des Fadens von außen nach innen zum verdauten Ende führt die einzelnen Verdauungsstadien vor Augen. Das hellbläuliche Grün des freien Fadenendes geht allmählich innerhalb der Amöbe in Dunkelgrün über, das dann besonders dunkel erscheint, wenn mehrere Fadenschlingen übereinander liegen. Das Dunkelgrün wandelt sich dann in Hellgelb um, das Hellgelb in Gelbrot, das Gelbrot in Braun, das Braun schließlich in Braunrot. Im Gebiete des Gelbrot, Braun und Braunrot verliert die Alge ihre Fadennatur, sie zerbricht in unregelmäßig zusammengebackene Stücke, die schließlich früher oder später in braunrote Krümel zerfallen. Diese, die bei gänzlicher Verdauung des ganzen Fadens nunmehr nur noch einen zusammengeballten Haufen darstellen, dessen Kleinheit der Größe des anfänglichen Fadenknäuels wegen auffällt, bezeichnet die Endstufe der Algenverdauung in Amöbenkörper, sie werden als Fäkalien ausgestoßen.“ Der ganze Verdauungsvorgang dauert bei sehr langen *Oscillaria*-Fäden mehrere (3—5) Tage.

Nach diesen Beobachtungen RHUMBLERS darf es wenigstens für den gegebenen Fall als sicher gelten, daß die Cellulose der Algenzellen gelöst und verdaut wird, während die Farbenänderungen offenbar auf einer allmählichen Umwandlung und Zersetzung des Chlorophylls beruhen.

ZOPF (188) hat eine derartige Bildung roter und rotbrauner Farbstoffe bei der Verdauung chlorophyllhaltiger Substanzen im Körper eines amöbenartigen Organismus, der *Woronina glomerata*, beschrieben. Sie findet sich als Parasit auf *Vaucheria*-Arten und nimmt das Plasma, Chlorophyllkörner und Zellkerne ihrer Wirtspflanze mittels Pseudopodien in sich auf. Infolge dieser Nahrung erscheinen die Amöben mehr oder weniger intensiv grün gefärbt. ZOPF hat nun das Schicksal der aufgenommenen Nahrungsstoffe verfolgt und gefunden, daß dieselben bereits nach 5 Stunden eine starke Umwandlung erfahren: „Man sieht, daß das Chlorophyll fast vollständig verdaut und in kleine, unregelmäßig rundliche, rotbraune Körner umgewandelt wird, welche an der Oberfläche des Plasmakörpers bereits ausgestoßen worden sind. Die allmähliche Umwandlung des Chlorophylls in zunächst schön rote, dann rotbraune Körner oder Klümpchen läßt sich an allen den amöboiden Zuständen stets beobachten.“

Schon Stein und Geza Entz haben die roten und braunroten Pigmente, die im Körper vieler Protozoen gebildet werden, als Zersetzungsprodukte der aufgenommenen Algenfarbstoffe angesehen. Auch die Beziehung der grünen Chlorophyllfärbung vieler Flagellaten zu den roten Körperpigmenten der letzteren scheint zweifellos. Es wurde von verschiedenen Forschern beobachtet, daß die grüne Färbung mancher Flagellaten unter gewissen Umständen in eine rote übergeht. Ein solcher Farbenwechsel findet, wie Bütschli erwähnt, namentlich bei *Haematococcus* und bei *Euglena sanguinea* statt. Es zeigt sich außerdem, daß eine Rotfärbung grüner Flagellaten sehr häufig bei den ruhenden Zuständen dieser Protisten eintritt, einerlei, ob diese auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege entstanden sind. Ein sehr interessantes Verhalten bieten manche Vampyrellen.

Bei *V. lateritia* (*V. spirogyrae* Cienk.) zeigt das Plasma meist eine lebhaft ziegelrote Färbung, doch finden sich auch Individuen, die farblos erscheinen. Schon Cienkowsky (33) gelangte zu der Ansicht, daß jene Färbung durch die von den Tieren aufgenommene Nahrung verursacht wird, und zwar scheint sie vom Chlorophyll herzurühren, während hellere Nuancen bezw. Farblosigkeit bei einer aus Diatomeen bestehenden Nahrung vorkommen. Auch die gelegentlich vorkommende rote Färbung der den Vampyrellen verwandten Heliozoen wird von verschiedenen Autoren (Schaudinn, 156a, Penard) mit Bestimmtheit den Zersetzungsprodukten des Chlorophylls zugeschrieben. Hoogenraad (82) fand, daß bei *V. lateritia*, welche *Spirogyra*-Zellen aussaugt, die aufgenommenen Chromatophoren ihre grüne Farbe fast unmittelbar nach der Einverleibung in das Plasma verlieren. Die Folge dieser Erscheinung ist, daß die *Vampyrella* niemals und nur äußerst selten eine von der eingeschlossenen Nahrung herrührende grüne Färbung zeigt, wie dies bei anderen Protozoen so oft der Fall ist.

Es sind alle diese Beobachtungen deswegen von besonderem Interesse, weil, wie später gezeigt werden wird, ähnliche Farbenwandlungen aufgenommenen Chlorophylls auch bei höheren Tierformen (Insekten, Mollusken) vorkommen.

Sehr schnell erfolgt die Verdauung nackter Plasmakörper. Schon Leidy (106) beobachtete, wie ein von einer Amöbe umschlossenes *Urocentrum* sehr bald bewegungslos und nach einiger Zeit innerhalb einer Verdauungsvakuole aufgelöst wurde. In einem anderen Fall war eine *A. verrucosa* von einer viel größeren *A. proteus* aufgenommen worden. Nach etwa 7 Stunden war die erstere innerhalb einer runden Vakuole in 5 Stücke zerfallen, deren weitere Veränderung nicht festgestellt wurde.

Bei *Trichosphaerium Sieboldi* kommt es, wie schon erwähnt, sogar vor, daß von größeren Individuen kleinere derselben Art gefressen werden, und Schaudinn (154) fand auf Schnittserien dieselben häufig in verschiedenen Stadien der Verdauung. „Sofort nach der Aufnahme in den Weichkörper bildet sich um das gefressene Tier ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum, d. h. es wird in eine große Vakuole eingeschlossen (Fig. 10). Die Vakuolenflüssigkeit muß ziemlich stark sauer sein, denn nach wenigen Minuten waren die Stäbchen (welche aus $MgCO_3$ bestehen) der Hülle bereits gelöst .... Nach ungefähr 6—8 Stunden ist der Weichkörper so weit verdaut, daß nur die in demselben enthaltenen unverdaubaren Nahrungsreste und die Kerne übrig sind. Die letzteren leisten am längsten Widerstand, doch erleiden sie beim weiteren Fortschreiten der Verdauung eigentümliche Strukturänderungen.“ Wenn der Weichkörper schon völlig aufgelöst ist, zeigen die Kerne noch immer annähernd normales Aussehen; „man kann noch ein Liningerüst unterscheiden, wenn auch das Chromatin schon etwas diffuser verteilt ist. Beim weiteren Fortschreiten der Verdauung wird zuerst das Linin gelöst, und das Chromatin sinkt hierbei, der Schwerkraft folgend, auf eine Seite des Kerns, wo es meist Kugelform annimmt und allmählich auch gelöst wird. Schließlich bleibt nur die Kernmembran übrig.“

„Die nicht verdaubaren Nahrungsreste werden von den Trichosphärien allmählich zu größeren Klumpen zusammengeballt und dann ausgestoßen, oft bleiben

sie aber noch lange Zeit im Innern des Weichkörpers und werden durch eine vom Plasma abgeschiedene Kittsubstanz zu stark lichtbrechenden, kugeligen Körpern (‚Sterkome' SCHAUDINN) umgebildet, wie sie auch sonst bei schlickbewohnenden Rhizopoden sehr verbreitet sind."

GREENWOOD (65) sah Flagellaten (*Monas Dallingeri*) durchschnittlich 7 Minuten nach ihrem Einschluß in eine Verdauungsvakuole von Amöben bewegungslos werden, sie verloren dann ihre regelmäßige Begrenzung, wurden trübe und zerfielen schließlich körnig. Die Substanz des Flagellums erwies sich merklich widerstandsfähiger als der Körper. Die Verdauungsvakuole wurde im Verlaufe der Verdauung immer kleiner und verschwand durchschnittlich nach einer Stunde unter Rücklassung einiger grober, stark lichtbrechender Körnchen. Nach Versuchen von M. MEISSNER (115) hat es den Anschein, daß Amöben nicht imstande sind, gekochtes (koaguliertes) Eiweiß aufzulösen. Er brachte gekochte Dotterkügelchen von Hühnereigelb zu einem Tropfen amöbenhaltigen Wassers. Sie wurden nur in vereinzelten Fällen aufgenommen, doch konnte in zwei Fällen ein Verweilen derselben im Plasma des Amöbenkörpers während 24 Stunden beobachtet werden, ohne daß eine Veränderung an den bald darauf ausgeschiedenen Dotterkügelchen konstatiert werden konnte.

Aehnlich wie bei den Amöben scheint die Verdauung aufgenommener tierischer Organismen auch bei Heliozoen vor sich zu gehen.

Schon KÖLLIKER (96) hat hier die Aufnahme von Nahrungskörpern, ihren Einschluß in Vakuolen und ihre weiteren Veränderungen bei *Actinophrys* beschrieben. MEISSNER (l. c.) beobachtete bei *Actinophrys sol* einen in einer Vakuole eingeschlossenen Flagellaten, der schon halb aufgelöst war. Im Verlauf einer Stunde nahm das Tier noch 3 Flagellaten auf. „Sobald ein solcher den Achsenfaden des Heliozoons gereizt hatte, wurde er durch einen schnell sich vorstülpenden Protoplasmafortsatz ergriffen und in den Körper hineingezogen. Die Verdauung ging sehr schnell vor sich. Schon nach 10 Minuten war die Form des Tieres nicht mehr zu erkennen, das Chlorophyllkörnchen, welches sie enthielten, war zwar noch grün, wurde aber bald braunrot. Nach ca. 25 Minuten war die Verdauung beendet, die Vakuole verschwand bei der darauffolgenden Ausscheidung der Chlorophyllreste. In einem anderen Falle hatte ein *Actinophrys* in einer seine eigene Körpergröße überragenden Vakuole eine losgerissene Vorticellenknospe oder Vorticelle selbst eingeschlossen. Das gefangene Tier machte noch zuckende Bewegungen und seine Wimpern schlugen. Nach 15 Minuten trat Ruhe ein. Bei der nun beginnenden Verdauung leisteten die Cilien am längsten Widerstand. Nach etwa 70 Minuten war die Vorticelle als solche nicht mehr sichtbar. Es war fast alles gelöst. Man erblickte in der Vakuole nur noch einen Haufen granulierter Substanz. (MEISSNER.) Viel langsamer erfolgte die Verdauung einer grünen *Euglena* durch ein *Actinosphaerium* (GREENWOOD).

Wie sich aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt, werden bei Amöben und Heliozoen die Nahrungskörper in der Regel in Vakuolen eingeschlossen, deren flüssiger Inhalt wohl zum großen Teil als ein Sekret des Protoplasmas aufzufassen ist, obschon ein gewisser Anteil der Außenflüssigkeit bei dem Nahrungsimport mit aufgenommen wird. Handelt es sich um ruhende Körper, so wird nach GREENWOOD (65) nur wenig Flüssigkeit mit eingeschlossen. Führt dagegen die Beute aktive Bewegungen aus, so wird eine ziemlich große Wassermenge abgegrenzt. Die Menge der Vakuolenflüssigkeit scheint daher akzidentell und von der Geschicklichkeit abhängig zu sein, mit der die Beute erfaßt worden ist. Bezüglich der Reaktion des Vakuoleninhaltes herrschen noch geteilte Meinungen. ENGELMANN (44) sah

blaue Lackmuskörnchen innerhalb weniger Minuten nach ihrer Aufnahme durch Amöben rot werden. „Kurze Zeit darauf beobachtete Brandt (12) die Einwirkung von Hämatoxylin auf lebende Amöben. Während die Kerne eine blaßviolette Färbung annehmen, erscheint der Inhalt der pulsierenden Vakuolen erst farblos, dann gelblich und schließlich braun. Da durch Säuren Bräunung einer violetten Hämatoxylinlösung bewirkt wird, zog Brandt aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß eine Säure in die Vakuolenflüssigkeit ausgeschieden werde. Demgegenüber sah Greenwood blaue Lackmuspartikel auch nach 7-stündigem Verweilen im Innern lebender Amöben (*A. proteus*) unverändert bleiben. Hofer (80) fand bei Vitalfärbung mit Bismarckbraun (1 : 20000 — 30000), daß von *Amoeba proteus* aufgenommene Nahrung (Paramäcien) sich um so intensiver gelbbraun färbte, je weiter die Verdauung vorgeschritten war. Metschnikoff (121) konnte dies bestätigen, indem er zeigte, daß Bakterien, die von Amöben (oder Infusorien) aufgenommen worden waren, unter dem Einfluß stark verdünnter Vesuvinlösung eine braune Farbe annehmen, während die lebenden Bakterien der Umgebung ungefärbt bleiben. F. Le Dantec (39) wies dann auf gewisse Fehlerquellen hin, welche bei Anwendung von Lackmus das Resultat trüben können, vor allem die alkalische Reaktion der Flüssigkeit, in der die Protisten leben, die sich aber vorsichtig neutralisieren läßt, dann aber auch der alkalische Charakter des Lackmusfarbstoffes selbst. Er empfiehlt daher die Anwendung von Alizarinsulfat. Trocken ein braunes Pulver, löst es sich in Wasser mit gelbbrauner Farbe, die bei Anwesenheit von Alkalien in Violett, von Säuren oder sauren Salzen in Gelb umschlägt.

Fügt man zu Wasser, in welchem zahlreiche Amöben sind (Le Dantec untersuchte zwei verschiedene Arten), eine Lösung von Alizarinsulfat, welche durch Stehen an der von Ammoniak nicht freien Laboratoriumsluft violett geworden ist, so findet man nach einigen Stunden in fast allen Amöben Vakuolen von rötlicher Färbung, was wiederum auf die Bildung von Säuren oder sauren Salzen seitens des umgebenden Plasmas hindeutet. Le Dantec konnte bisweilen direkt die Aufnahme kleiner, violetter Alizarinpartikel beobachten, welche dann sofort von einer Vakuole umschlossen wurden, deren Färbung zunächst noch der violetten des äußeren Mediums (der Außenflüssigkeit) entsprach, aber allmählich unter den Augen des Beobachters in Rosa umschlug, indem die alkalische Beschaffenheit mehr und mehr abnimmt, bis schließlich saure Reaktion eintritt. In allen Fällen erfolgte Sekretion von Säure auch dann, wenn keine verdaulichen Substanzen eingeführt wurden. Im Gegensatz hierzu behauptet Greenwood, daß feste, unverdauliche Körper keine Vakuolenbildung und Säuresekretion bedingen. Bei seinen Fütterungsversuchen mit *Pelomyxa* sah A. Stolc (174) den Inhalt der Verdauungsvakuolen, die sich um Partikel von trockenem, mit Lackmus gefärbtem Stärkekleister gebildet hatten, anfangs violett und später deutlich rot gefärbt, und auch die Reste der zuerst violetten Nahrungspartikel erschienen rot. Rohe Weizenstärke läßt sich mit Kongorot färben, und es fand sich in solchem Falle, daß die aufgenommenen Stärkekörner in roten Vakuolen eingeschlossen waren, auch wenn sich bereits deutliche Spuren der Enzymwirkung daran erkennen ließen. Wurden jedoch Partikel von verkleisterter Stärke verfüttert, die sich mit Kongorot sehr gut tingieren läßt, so wurden dieselben anfangs zwar auch von roten Vakuolen umschlossen, doch trat in der Folge Violettfärbung ein. Ebenso erscheinen die zurückbleibenden Stärkereste rotviolett. Man darf aus diesen Beobachtungen schließen, daß der Inhalt der Nahrungsvakuolen auch bei Aufnahme von Kohlehydraten sauer

wird. H. MOUTON (126) verwendete das von EHRLICH zuerst eingeführte Neutralrot, welches nur bei saurer Reaktion rot erscheint, um die von Amöben aufgenommenen Bakterien zu färben. Es ergab sich, daß die in Vakuolen eingeschlossenen Bakterien sich intensiv rot färbten, sobald sie abgestorben waren, und auch von aufgenommenen Hefezellen (*Saccharomyces exiguus*) erschienen nur diejenigen Zellen rot, welche bereits angedaut waren. Die im Verlaufe des Verdauungsprozesses eintretenden Veränderungen der Nahrungskörper lassen sich am besten nach Fütterung mit Staphylokokken durch Doppelfärbung mit Methylenblau-Silberoxyd (bleu BORREL) und Eosin studieren (Methode von LAVÉRAN). Während eben aufgenommene Mikroben schön violett gefärbt sind, erscheinen sie in älteren Vakuolen gequollen und blaß-lila, und noch später als beinahe farblose Granula. Daß der Inhalt der Verdauungsvakuolen auch bei Foraminiferen deutlich sauer reagieren kann, lehrt die schon erwähnte Beobachtung SCHAUDINNS, daß nach Aufnahme kleiner Exemplare von *Trichosphaerium Sieboldi* seitens größerer die aus ($MgCO_3$) bestehenden Stäbchen der Gallerthülle im Innern der Verdauungsvakuole rasch gelöst werden.

Mit Rücksicht auf alle diese Befunde bedürfen wohl auch die Angaben GREENWOODS über neutrale Reaktion der Verdauungsvakuolen von *Actinosphaerium*, sowie die gleichlautenden von METSCHNIKOFF bezüglich *Noctiluca miliaris* der Revision.

Das von MOUTON (126) dargestellte proteolytische Enzym von Amöben soll später besprochen werden (p. 374 f.).

C. Radiolarien.

Wenn man lediglich den Bau des Protoplasmakörpers berücksichtigt, so erscheint es von vornherein am wahrscheinlichsten, daß die Verdauung und Assimilation bei den Radiolarien in ganz ähnlicher Weise erfolgt wie bei anderen Sarkodinen, und es liegen in der Tat eine Reihe von Beobachtungen vor, welche diese Annahme zu bestätigen scheinen. Der diesbezüglichen Beobachtungen von HAECKEL (73), der sah, wie die mannigfaltigsten Nahrungskörper, teils ganze einzellige Tiere oder Pflänzchen, teils Bruchstücke von solchen und anderer Organismen durch zentripetale Plasmaströmung aufgenommen und in den sogenannten Mutterboden eingeführt wurden, wurde schon früher gedacht. Als solche Nahrungskörper fanden sich namentlich häufig Diatomeen und Infusorien, speziell die an der Oberfläche des Meeres so häufigen Tintinnoïden. Auch K. BRANDT (11) gibt an, daß man bei Untersuchung von Sphärozoen, die zusammen mit anderen pelagischen Tieren gefischt sind und stundenlang in einem Glase gestanden haben, oft Diatomeen, Infusorien, Peridineen und kleine Radiolarien, zuweilen aber auch größere, mit bloßem Auge sichtbare Tiere, wie Ostracoden, Copepoden, Larven von Decapoden, Appendicularien, Echinodermenlarven etc., an oder in ihnen sieht. Wenn man dann eine solche Kolonie in filtriertem Meerwasser weiter beobachtet, so kann man nicht selten wahrnehmen, daß Pseudopodien der Kolonie in das abgestorbene Tier eindringen, und daß nach kurzer Zeit der Weichkörper des letzteren fast vollständig verschwunden ist.

„In einem Falle z. B. hatte sich ein kleiner Ostracode in die Gallerte eines *Sph. punctatum* eingebohrt und arbeitete mit seinen Beinen noch mühsam in der zähen Masse herum. Die Pseudopodien der Kolonie waren in ihrem Verlauf noch unverändert und strahlten gleichmäßig nach der Gallertoberfläche aus. Am nächsten Tage war

der Ostracode tot. An ihm befand sich ein Netz von dicken Plasmasträngen. So bedeutende Ansammlungen von Rindensubstanz wie in der unmittelbaren Umgebung der Beute fanden sich sonst nirgends in der Kolonie; außerdem strahlten alle übrigen Pseudopodien der Randpartien einfach nach der Gallertoberfläche aus. Ein Teil des Plasmanetzes befand sich innerhalb der Ostracodenschale, und hatte augenscheinlich die fast vollständige Beseitigung der Weichteile besorgt." (K. Brandt.) Auch Cienkowsky (32) überzeugte sich von der Aufnahme von Tintinnoïden in das extrakapsuläre Plasma und deren Verdauung, indem er das gelbe Pigment der Beutetiere das umgebende Radiolarienplasma, gelb färben sah. „In die Zentralkapsel dringt, wie begreiflich, die Nahrung nie ein, wie es andererseits auch natürlich erscheint, daß bei Radiolarien mit feinmaschiger, allseitig geschlossener Skelettschale größere Nahrungspartikel nicht ins Schaleninnere aufgenommen werden können, sondern außerhalb derselben ihrer assimilierbaren Bestandteile beraubt werden, ähnlich wie das bei zahlreichen Rhizopoden ebenfalls statthat" (Bütschli, 19).

Niemals — und es ist dies besonders zu betonen — finden sich solche Nahrungskörper bei Radiolarien in Vakuolen eingeschlossen.

Wenn es auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen kaum zu bezweifeln sein dürfte, daß Radiolarien und speziell die Sphärozoen andere zufällig mit ihnen in Berührung gekommene Organismen zu verdauen imstande sind, so machte doch Brandt Bedenken geltend, ob dies auch unter normalen Verhältnissen der Fall ist und „ob man auf Grund der Beobachtungen an gefangenen Tieren behaupten darf, daß auch im freien Meer die Sphärozoen häufig andere Organismen festhalten und verdauen."

Brandt ist geneigt, den parasitischen sogenannten „gelben Zellen" die wesentlichste Bedeutung für die normale Ernährung der Radiolarien zuzuschreiben. Auch Pütter (142) hält es für sicher, „daß ein Teil der Nahrung der Sphärozoen durch die Assimilationstätigkeit ihrer kommensalen Algen gedeckt wird", doch glaubt er ihren ernährungsphysiologischen Wert nicht zu hoch veranschlagen zu sollen, denn erstens sind die gelben Zellen durchaus kein konstanter Bestandteil des Radiolarienkörpers, und vor allem ist ihre Menge außerordentlich variabel und auch Tiere mit ganz geringen Mengen von Algen können leben. Es wird von diesen Wechselbeziehungen zwischen Radiolarien und den in ihnen lebenden „gelben Zellen" noch später ausführlich zu handeln sein.

D. Flagellaten und Ciliaten.

a) Bildung der primären Nahrungsvakuole.

Bei den Flagellaten und namentlich den Ciliaten ist die Bildung von Nahrungsvakuolen die Regel. Ob alles, was man bei den ersteren als „Aufnahmevakuolen" beschrieben hat (vergl. oben), auch wirklich als solche zu deuten ist, darf als zweifelhaft gelten, jedenfalls findet man in sehr vielen Fällen echte „Nahrungsvakuolen" im Endoplasma, die als solche ohne weiteres durch ihren Inhalt charakterisiert sind. Es gilt dies namentlich von denjenigen Formen, welchen eine eigentliche Mundöffnung fehlt und die sich ihrer Beute mittels jener sogenannten „Empfangsvakuolen" bemächtigen. Doch scheinen auch hier unter Umständen Nahrungskörper frei im Plasma eingebettet zu liegen. „Dagegen bilden die mit höher entwickelten Mund- und Schlundeinrichtungen versehenen Formen der Euglenoidinen und Heteromastigoden sehr selten Nahrungsvakuolen" (Bütschli, 19).

Nach STEIN scheint *Urceolus* solche Vakuolen zu erzeugen, auch bildet er solche bei *Zygoselmis* ab. Gewöhnlich liegen jedoch auch bei diesen Formen größere Nahrungskörper direkt im Plasma. Nach FINK liegen auch bei *Bodo jaculans* die Nahrungskörper nach der Aufnahme nicht in Vakuolen, sondern frei im Cytoplasma, durch dessen Strömungen sie hin- und hergeschoben werden. Es schließt dies natürlich nicht aus, daß auch in solchen Fällen nicht sowohl das Plasma als solches, sondern vielmehr ein von ihm geliefertes, enzymhaltiges Sekret das verdauende Agens darstellt, welches nur infolge Mangels von miteingeschlucktem Wasser keine Vakuole bildet und sozusagen unverdünnt zur Wirkung kommt. Wie sehr übrigens die Bildung der Nahrungsvakuolen von der Menge miteintretenden Wassers abhängt, läßt sich besonders deutlich bei Ciliaten beobachten, deren mikroskopisches Bild in vielen Fällen durch die Vakuolen (die „Mägen" EHRENBERGS) geradezu charakterisiert erscheint. In der Mehrzahl der Fälle bilden dieselben auch hier kugelige Tropfen; nur wenn umfangreiche, namentlich lange Nahrungskörper von einer verhältnismäßig geringen Flüssigkeitsschicht umschlossen werden, ist dies nicht der Fall. Die Flüssigkeit adhäriert dann der Oberfläche des umhüllten Körpers und schließt sich daher dessen Gestalt mehr oder weniger an, kann sich also nicht kugelig abrunden (BÜTSCHLI). Entsprechend den zwei Hauptkategorien der Nahrungsaufnahme lassen sich bei den Ciliaten nach BÜTSCHLI auch zwei verschiedene Arten der Bildung der Nahrungsvakuolen unterscheiden. Die erste Kategorie, diejenigen Formen, welche mit unbewehrtem Schlunde verhältnismäßig umfängliche, zum Teil sogar sehr große Nahrungskörper verschlingen (Schlinger, Captantia), wie die Enchelinen, Trachelinen und Chlamydodonten, nimmt in der Regel kein oder nur wenig Wasser mit der Nahrung auf. Die Nahrungskörper werden daher zunächst dem Entoplasma direkt eingelagert (BÜTSCHLI). Dennoch findet man auch bei solchen Infusorien (*Nassula, Lionotus*) oft Nahrungsvakuolen, welche dann hauptsächlich durch nachträgliche Sekretion von Flüssigkeit entstanden sind. Wie BÜTSCHLI bemerkt, hat schon LACHMANN hervorgehoben, daß die Nahrung der erwähnten Ciliaten „oft selbst ohne mitverschlungenes Wasser" in das Entoplasma gelange. Ebenso berichtet STEIN, daß die Nahrungskörper direkt vom Entoplasma umschlossen werden, ohne daß eine Lücke im Parenchym bliebe. Auch MAUPAS (114) gibt an, daß bei den schlingenden Infusorien gewöhnlich keine Vakuolen gebildet werden, führt aber andererseits *Leucophrys patula*, einen typischen, überaus gefräßigen Schlinger, als eine Form mit großen Nahrungsvakuolen an. STEIN bemerkt, daß sich hier bei dem Verschlingen großer Nahrungskörper eine lange „Lacune" bildet, welche EHRENBERG für den „Darm" hielt. Der Nahrungsvakuolen entbehren auch im allgemeinen die parasitisch lebenden Ciliaten (*Balantidium*, Isotrichinen, Ophryoscolecinen, *Bütschlia*), sowie die Suctorien. Dagegen stehen die Nahrungsvakuolen im Vordergrunde des Interesses bei der zweiten Kategorie, allen denjenigen Ciliaten, welche einen mit Ernährungsorganellen versehenen (bewimperten) Schlund besitzen und sich der meist kleinen Nahrungskörper durch Erzeugung eines zuführenden „Nahrungsstrudels" bemächtigen.

Nach BÜTSCHLI lassen sich bei genauerer Verfolgung der Bildung von Nahrungsvakuolen durch Einstrudelung zwei Vorgänge unterscheiden. Der erste Modus findet sich typisch bei den Paramecinen, Pleuroneminen und häufig auch bei Hetero- und Hypotrichen. „Der Vorgang vollzieht sich folgendermaßen: Der durch die Schlundbewimperung resp. die adorale Spirale erregte und gewöhnlich ununterbrochen fortdauernde Wasserstrom dringt durch Mund und Schlund ein und strömt aus dem Schlundende ins Endoplasma" ..... „da das dem Schlund entströmende Wasser sich nicht mit dem Endoplasma mischt, häuft es sich am Schlundende im Endoplasma als ein Tropfen an, welcher die Nahrungskörper umschließt. Der Tropfen steht natürlich mit dem zuströmenden Wasser des Schlundes

in Kontinuität. Der Vorgang entspricht zweifellos dem, was sich ereignen wird, wenn ein Flüssigkeitsstrom langsam aus einem engen Rohr in eine dickflüssige Masse (Endoplasma) eindringt. Durch fortgesetzten Zustrom von Wasser und suspendierten Nahrungskörperchen schwillt der Tropfen (Nahrungsvakuole) langsamer oder schneller bis zu einem gewissen, für die verschiedenen Formen ziemlich konstanten Volumen an. Nachdem er dies erreicht, löst er sich schließlich vom Mundende ab, nimmt dann eine durchaus kugelige Form an und wird im Endoplasma langsamer oder rascher fortgeführt. Diese Ablösung der Nahrungsvakuole vom Schlundende gleicht im allgemeinen ganz dem Abfallen eines Tropfens von einer Röhre bei langsamem Wasserzufluß unter Wirkung der Schwere. Im Ciliatenkörper kann natürlich von der Ablösung des Tropfens durch seine Schwere nicht die Rede sein. Was diese Abtrennung der Nahrungsvakuole bewirkt, ist zurzeit noch nicht sicher festgestellt (Kontraktion des Schlundendes?).“ (Bütschli.) Die Bildung der Nahrungsvakuolen bei Paramäcien ist später wieder von Prowazek (140) untersucht worden. „Das Wasser, in dem Bakterien und andere Protophyten stets in Menge fortgeführt werden, gelangt bei der ziemlich lebhaften Bewegung der undulierenden Membran an der Dorsalseite des Schlundes gegen das das Schlundende begrenzende Endoplasma, mit dem es aber keine Mischung eingeht, und sich derart unter dem Druck des immer nachströmenden Wassers am Schlundende zu einem Tropfen formt, der alsdann langsam bis zu einer bestimmten Größe heranwächst; in diesem werden die Nahrungsteilchen, falls sie klein sind, von den innen entstehenden Strömungen herumgewirbelt. Auch größere Teile, wie Spirillen, Algenfragmente etc., sind stets von dem Tropfen, der infolgedessen oft eine längliche Gestalt annehmen muß, ja manchmal auch in eine Spitze ausgezogen erscheint, umhüllt. . . . . Die Größe der Vakuole (d = ca. 0,071 mm) ist unter normalen Verhältnissen fast immer gleich.“ Unter Umständen scheint in dieser Weise bloß Wasser ohne Nahrungskörper eingeführt zu werden, und schon Stein gedenkt solcher „Wasservakuolen“ bei *Nyctotherus cordiformis* und *Plagiotoma Lumbrici*. H. Wallengreen (182) hat beobachtet, daß Colpidien, welche in reinem, keine Nahrungsstoffe enthaltenden Wasser gehalten werden, trotzdem fortfahren, Wasser aufzunehmen und am unteren Ende des Oesophagus (Schlundes) fortdauernd Flüssigkeitsvakuolen, aber ohne Nährstoffe bilden. Wenn diese dann die bestimmte Größe erreicht haben, werden sie nach hinten befördert. Daher sieht man bei diesen Infusorien, abweichend von Paramäcien, während der ganzen Inanitionszeit immer einige Flüssigkeitsvakuolen im Endoplasma, welche ganz ebenso wie echte Nahrungsvakuolen entstehen. Uebrigens werden, wie neuerdings Nierenstein gezeigt hat (bei *Stentor*), auch unter ganz normalen Verhältnissen oft enorme Vakuolen gebildet, die zunächst bloß Wasser enthalten und in die erst nachträglich die Nahrungskörper hineingestrudelt werden. Schewiakoff (158) will Paramäcien in einer bakterienfreien (??) Heuabkochung, der ein Stück Fleisch zugesetzt wurde, mit Erfolg gezüchtet haben. Er gibt an, daß derart gefütterte Paramäcien Nahrungsvakuolen enthalten, welche „vollkommen klar und durchsichtig sind (zum Unterschied von den mit Bakterien gefüllten Nahrungsvakuolen), so daß die Nahrungsstoffe vermutlich im flüssigen Zustande aufgenommen werden“ (? B.). Mit Rücksicht auf die früher besprochenen Versuche an Amöben erscheinen Zweifel an der Richtigkeit dieser Angaben wohl sehr berechtigt.

Bei den Vorticellinen und einigen Heterotrichen schildert Bütschli die Bildung der Nahrungsvakuolen folgendermaßen: „Der durch die Zone und ihre Fortsetzung ins Vestibulum erregte Nahrungsstrom führt Wasser und Nahrungskörperchen in den Schlund (Pharynx, Lachmann). Viele Nahrungskörperchen werden jedoch aus dem Vestibulum wieder ausgeworfen, nur ein Teil gelangt in den Schlund. So füllt sich letzterer unter Anschwellung allmählich und ziemlich langsam an. Seine Füllung kann bis $^1/_4$ Stunde in Anspruch nehmen, geschieht jedoch

meistens rascher. Alsdann kontrahiert er sich peristaltisch von vorn nach hinten und treibt seinen Inhalt, Wasser samt Nahrungskörper, meist vollständig aus; seltener nicht völlig, indem der vordere Teil des Inhaltes bei der Kontraktion ins Vestibulum zurücktritt. (STEIN, 1857.) Bei den Vorticellinen mit deutlichem Schlundrohr als Fortsetzung des Schlundes (*Epistylis*, *Umbellaria* und *Phrydium*) tritt die Nahrung aus dem Schlund in das Rohr und durcheilt es mehr oder weniger rasch. Bekanntlich ist das Schlundrohr (Schlundspalt) bei Nichtgebrauch völlig kollabiert, erst die eindringende Nahrung öffnet es. Das den Schlundspalt mit einer gewissen, durch die Kontraktion hervorgerufenen Schnelligkeit durcheilende Wasser samt Nahrung bewirkt eine spindelförmige Erweiterung des Spalts, wie zu erwarten, wenn ein Flüssigkeitstropfen durch einen Spalt mit fester, plastischer Begrenzung in eine zähflüssige Masse gepreßt wird. Vorn und hinten wird sich dem spindeligen Tropfen ein allmählich auslaufender Flüssigkeitsfaden anschließen. Der vordere ist der vor dem eindringenden Wasser in Erweiterung begriffene Teil des Spalts, der hintere der sich unter der elastischen Wirkung der festen Grenzschicht allmählich schließende Spaltteil. Hat die Flüssigkeit den ganzen Schlundspalt durchströmt, so tritt sie aus dessen Ende in das Endoplasma. Er wird sofort von dem Endoplasmastrom ergriffen und weitergeführt.“ (BÜTSCHLI, 19.) Zumeist nimmt die aus dem Schlund getriebene Nahrung nicht sofort kugelige Tropfengestalt an, wie es sein müßte, wenn sie direkt in das flüssige Endoplasma gelangte, sondern bewahrt auf eine kürzere oder längere Strecke die spindelige Gestalt. Es hängt dies nach GREENWOOD wesentlich von der Größe der Nahrungskörperchen ab, und ist die Spindelform hauptsächlich an die Einfuhr sehr kleiner Körper geknüpft.

In etwas anderer Weise schildert neuerdings E. NIERENSTEIN (131) die Bildung und Ablösung der Nahrungsvakuolen. Die Bildung derselben erfolgt bei Paramäcien so, „daß das im Grunde des Schlundes zutage liegende Endoplasma sich halbkugelig aushöhlt, wodurch die den Schlund füllende Flüssigkeit in Form eines Tropfens ins Innere des Zellkörpers hineingezogen wird. Die ins Endoplasma hineinragende Nahrungsvakuole ist von einer sehr feinen Membran — der Vakuolenhaut — überzogen, die sich an der inneren Schlundmembran begrenzt. Diese Vakuolenhaut stellt eine Differenzierung der oberflächlichsten Endoplasmaschicht dar, deren Bildung durch den Kontakt mit dem Wasser veranlaßt werden dürfte. Die Ablösung der Nahrungsvakuole geschieht nun in der Weise, daß sich zunächst der Tropfen in eine Spitze auszieht (Fig. 57). Diese Erscheinung kann nur durch eine Zugwirkung des Endoplasmas bedingt sein. Während bei der Bildung der Nahrungsvakuole die im Grunde des Oesophagus befindliche Endoplasmalamelle in ihrer ganzen Ausdehnung einen gleichmäßigen Zug von innen her erfährt, wodurch eben die halbkugelige Aushöhlung zustande kommt, scheint sich bei der Vakuolenablösung der Angriffspunkt der Zugwirkung bloß auf eine umschriebene Stelle der Vakuole zu beschränken. Daher die zipfelartige Ausziehung des Tropfens. Dieser Gestaltveränderung des Tropfens folgt sehr bald die Ablösung vom Schlunde. Es geschieht dies in der Weise, daß sich das die Schlundmündung umgebende Endoplasma konzentrisch zusammenzieht und so die Vakuole vom Schlunde abschnürt. Da nun aber dieses Endoplasma im Bereiche der inneren Schlundmündung mit der Vakuolenhaut zusammenhängt, so bewirkt dessen Kontraktion, daß der sich ablösende Tropfen auch an jener Stelle, die mit der Schlundflüssigkeit zusammenhing, von der Vakuolenhaut überzogen wird, ganz ähnlich wie ein Tabaksbeutel über seinen Inhalt zusammengeschnürt wird. So erhält die abgelöste Vakuole eine allseitige Umhüllung

Fig. 57. *Paramaecium.* Abschnürung der Nahrungsvakuole (nach NIERENSTEIN).

von seiten der Vakuolenhaut und kann, nachdem auch der Zusammenhang zwischen der Vakuolenhaut und dem Endoplasma, das jetzt den Grund des Schlundes bildet, gelöst wurde, von der Schlundmündung hinwegrollen“ (NIERENSTEIN).

NIERENSTEIN hat diese Vorgänge auch bei *Stentor coeruleus* untersucht. Hier lassen sich zwei verschiedene Arten der Nahrungsaufnahme unterscheiden. In einem Falle werden kleinere oder größere Nahrungskörper (Bakterien, Flagellaten, Infusorien, Rotatorien) zugleich mit Wasser eingestrudelt, und es kommt dann zur Bildung von oft sehr ansehnlichen Nahrungsvakuolen. Anderenfalls dagegen erfolgt die Nahrungsaufnahme ohne Mitführung von Wasser und daher auch ohne Bildung von Nahrungsvakuolen. „Während der letztere Vorgang der Nahrungsaufnahme der typischen Schlinger nahekommt, erinnert der erstere an die Vakuolenbildung bei Paramäcien.“ Gelangt ein Infusorium mit dem durch die adorale Wimperzone erzeugten Strudel in die sogenannte Peristomtasche eines *Stentor*, so nähern sich die Ränder der Tasche fast bis zur Berührung. Der Flüssigkeitswirbel treibt dann die Beute immer tiefer in den spiraligen Schlund und aus diesem ins Endoplasma. Dieses beginnt dann alsbald im Grunde des Schlundes sich immer tiefer halbkugelig auszuhöhlen, und so kommt es oft zur Entstehung enormer (den Durchmesser etwa eines *Colpidium* weit übertreffender) Vakuolen, deren Inhalt mit der den Schlund füllenden Flüssigkeit durch die weite Schlundmündung kommuniziert. Die Vakuole bleibt zunächst leer oder richtiger, sie enthält bloß Wasser. Wird schließlich die Beute durch einen kräftigen Wirbel aus dem Schlundende in die Nahrungsvakuole hineingetrieben, so erfolgt die Abschnürung der letzteren ganz ähnlich wie be- *Paramaecium*. Entgegen der bisher geltenden Auffassung ist daher NIERENSTEIN der Meinung, daß bei der Bildung der Nahrungsvakuolen das Wasser (mit oder ohne Nahrungskörper) nicht durch die Tätigkeit der Wimpern, sowie der undulierenden Membranellen des Schlundes (resp. Vestibulums) hineingepreßt wird und das Endoplasma passiv zurückdrängt (nach Art einer Stempelwirkung), sondern die Flüssigkeit würde vielmehr dadurch, daß sich das den Grund des Oesophagus bildende Endoplasma **aktiv** nach innen aushöhlt, ins Innere in Form eines Tropfens hineingesogen oder geschlungen. Zugunsten einer solchen Unabhängigkeit der Vakuolenbildung von der Tätigkeit der nutritiven Organellen scheint auch der Umstand zu sprechen, daß dieselben bekanntlich ununterbrochen tätig sind, während die Bildung der Nahrungsvakuolen nur gelegentlich und anscheinend auf besondere Reize hin erfolgt.

Man sieht leicht, daß nach der Auffassung NIERENSTEINs der Gegensatz zwischen der Ernährungsweise der Schlinger und der einen Nahrungsstrudel erzeugenden Ciliaten mehr oder weniger ausgeglichen wird. Bei den typischen Schlingern erfolgt ja nach BÜTSCHLI, wie früher schon bemerkt wurde, die Nahrungsaufnahme in der Weise, daß sich der Mund infolge einer Kontraktion des umgebenden Ektoplasmas weit eröffnet, während „gleichzeitig eine grubenförmige Aushöhlung des den Mundspalt unterlagernden Plasmas“ stattfindet, wobei der dem Munde anliegende Nahrungskörper durch einen Saugakt aufgenommen wird. In ganz ähnlicher Weise erfolgt auch die Ablösung einer Nahrungsvakuole vom Ende des kurzen, sich konisch verjüngenden und mit zwei undulierenden Membranellen versehenen Schlundes bei *Colpidium Colpoda*.

b) Weitere Schicksale der primären Nahrungsvakuole (Aggregation).

Die weiteren Schicksale der Nahrungsvakuole und ihres Inhaltes sind zuerst von GREENWOOD (64) sehr eingehend bei *Carchesium polypinum* studiert worden, dessen Durchsichtigkeit es trotz der häufigen Stielkontraktionen zu einem sehr geeigneten Objekte machen.

Sobald die mit Nahrungspartikelchen gefüllte Vakuole sich vom Cytopharynx abgelöst hat, wandert sie nach abwärts bis zum Scheitel des hufeisenförmigen Kernes. Hier wird die Bewegung zunächst sistiert, und die Vakuole bleibt nun etwa 20 Sekunden lang ruhig liegen. Die bislang über die ganze Vakuole zerstreuten Partikel werden nun plötzlich, wie in den vorerwähnten Fällen, zentral gruppiert, während klare Flüssigkeit in der Umgebung der zentral gelegenen Masse erscheint. Dieser Zusammenballung (Aggregation) unterliegen unterschiedslos alle vom Tier eingestrudelten Partikelchen, Substanzen, die für das Tier wertlos sind, ebenso wie der Ernährung dienende Stoffe. Der auf diese Weise gebildete Ballen enthält zuweilen in seinem Innern feine Tröpfchen, die im Laufe der weiter zunehmenden Schrumpfung des ganzen Ballens verschwinden, während die einzelnen, die Nahrungskugel zusammensetzenden Partikelchen sich immer enger aneinander schließen. Den Vorgang selbst stellt sich Greenwood in der Weise vor, daß in die Vakuole eine Flüssigkeit abgesondert wird, die plötzlich gerinnt, wodurch die in dieselbe eingeschlossenen Inhaltskörper der Vakuole bewegungslos und dann, da sich der geronnene Körper stark kontrahiert, zu einem Ballen zusammengeschweißt werden.

Im wesentlichen übereinstimmend schildert auch Nierenstein (131) die Erscheinungen der „Aggregation“ bei *Paramaecium*. Hat man es mit einer Vakuole zu tun, die mit beweglichen Bakterien mäßig dicht erfüllt ist (Fig. 60, p. 370), so ist das erste, was man nach Ablösung derselben vom Schlunde beobachten kann, das Unbeweglichwerden der Bakterien. Gleichzeitig besteht eine Tendenz der ursprünglich gleichmäßig verteilten Bakterien, sich zu Haufen zu ballen.

„Zuweilen vereinigen sich Gruppen von Bakterien zu 2—3 Haufen, die voneinander getrennt bleiben, während zahlreiche Bakterien isoliert bleiben; in anderen Fällen vereinigt sich die Mehrzahl der Bakterien entweder unmittelbar oder nach vorausgegangener Bildung mehrerer distinkter Ballen, die dann verschmelzen, zu einem einzigen ganz unregelmäßigen Bakterienhaufen; endlich können sich sämtliche Inhaltskörper der Vakuole zu einem annähernd rundlichen Ballen zusammenschließen, so zwar, daß die diesen Ballen in Form eines ring- oder halbmondförmigen Hofes umgebende Vakuolenflüssigkeit von korpuskulären Elementen vollkommen frei erscheint. In keinem Falle erfolgt — und dies ist ein wesentlicher Unterschied gegenüber ähnlichen Vorgängen bei anderen Infusorien — die geschilderte Haufenbildung plötzlich, sondern immer allmählich.“ (Nierenstein.) Auch kann die Aggregation bisweilen ganz ausbleiben. Nach und nach werden die Konturen der Bakterien immer undeutlicher, besonders wenn es zur Zusammenballung kommt. „Man hat den Eindruck, daß sie von einer trüben Masse eingehüllt sind, die sie dem Auge des Beobachters mehr oder weniger verdeckt.

Auch bei *Colpidium Colpoda* werden die in einer Nahrungsvakuole eingeschlossenen beweglichen Bakterien sehr bald nach der Ablösung derselben plötzlich bewegungslos und zu einem kugeligen Haufen zusammengeballt, den das Vakuolenwasser als ring- oder halbmondförmiger Hof umgibt. Immer erfolgt der Eintritt der Unbeweglichkeit zunächst im Zentrum des ganzen Haufens und schreitet von hier gegen die Peripherie fort. Es ist nicht leicht, über die Ursache der „Aggregation“ ins klare zu kommen. Man könnte an eine agglutinierende Wirkung der Vakuolenflüssigkeit denken, indessen spricht

dagegen, daß, wie Nierenstein hervorhebt, in dem Falle, wenn die Nahrungsvakuole nur vereinzelte Bakterien enthält, dieselben (bei *Colpidium*) plötzlich und vollkommen gleichzeitig miteinander verkleben und ein kleines, im Zentrum der Vakuole gelegenes rundes Klümpchen bilden, dem man seine Entstehung aus Bakterien nicht mehr ansehen kann.

Etwas der „Aggregation" Aehnliches ist auch bei Aufnahme von *Oscillaria*-Fäden durch Amöben (*A. verrucosa*) zu beobachten, indem dieselben zu einem äußerst dichten Knäuel zusammengepreßt werden. Es geschieht dies, wie Rhumbler (vergl. S. 291) beschreibt, in einem nach außen vorspringenden Bruchsack der Amöbe, der durch starke Kontraktion den Knäuel auf einen minimalen Raum zusammendrückt.

An isolierten Nahrungsballen von *Colpidium* konnte sich Nierenstein von dem Vorhandensein einer membranösen Hülle überzeugen, indem er beobachtete, wie bisweilen „ein kugeliger, scharf konturierter Ballen von homogener Beschaffenheit plötzlich an einer Stelle eine konische Vortreibung bekam, an deren Spitze eine feine Oeffnung entstand, durch die ein Haufen von Bakterien mit einem Ruck hinausgeschleudert wurde. Die Mehrzahl der Bakterien verblieb im Nahrungsballen; während aber dieser vor der Ruptur der Hülle aus einer homogenen Masse zu bestehen schien, in der sich die Umrisse der einzelnen Bakterien nicht unterscheiden ließen, waren jetzt die einzelnen Bakterien vollkommen distinkt geworden."

Es kann hiernach kein Zweifel darüber bestehen, daß die Bakterien innerhalb der sie umschließenden Hülle tatsächlich unter der Wirkung eines Druckes stehen. Der Umstand, daß die Vakuolenflüssigkeit vor dem Eintritt der Ballung oft ihre klare, durchsichtige Beschaffenheit verliert und ein trübes, grauweißes Aussehen annimmt, scheint darauf hinzuweisen, daß eine besondere Substanz in die Vakuole abgesondert wird („Vakuolenschleim"), worauf dann „von seiten des umgebenden Protoplasmas eine überaus zarte, hyaline Membran gebildet wird". „Das so gebildete Bläschen löst sich von der protoplasmatischen Vakuolenwand ab und verkleinert sich in konzentrischer Richtung. Infolgedessen rücken die eingeschlossenen Partikel immer enger aneinander, während der flüssige Inhalt wie durch die Maschen eines Filters ausgepreßt wird und sich außerhalb der Hülle ansammelt. Bei Paramäcien kommt es zu einer solchen Hüllenbildung um die Nahrungsballen nur bei sehr dichter Erfüllung der Vakuolen mit Nährmaterial, und es erfolgt daher auch die Aggregation niemals so plötzlich wie bei *Colpidium*. (Nierenstein.)

Sobald die Aggregation vollendet ist, beginnt nach Greenwood (64) bei *Carchesium* die Nahrungsvakuole oralwärts zu wandern und erreicht in 1—2 Minuten die Körpermitte, wo sie vorläufig zur Ruhe kommt. Während dieser Zeit verkleinert sich nun die Vakuole durch langsame Resorption des flüssigen Inhaltes, und der zu einem dichten Ballen geformte feste Inhalt bleibt nun zunächst unverändert liegen ($^1/_2$—20 Stunden). Auch bei *Paramaecium* und *Colpoda* liegt nach vollendeter Aggregation der Nahrungsballen innerhalb eines mehr oder weniger ansehnlichen Flüssigkeitshofes, der sich dann durch Resorption seitens des umgebenden Plasmas allmählich verkleinert und oft vollkommen bis auf eine kapillare Schicht schwindet. Die Zeit, innerhalb deren (bei *Colpoda*) der Flüssigkeitshof seine maximale Verkleinerung erfährt, beträgt etwa 5 Minuten, und es können dann die Nahrungsballen eine Stunde und länger unverändert bleiben. Damit ist die erste Periode des Verdauungsaktes abgeschlossen.

c) Bildung der sekundären Nahrungsvakuole.

Nach Ablauf der in ihrer Dauer sehr wechselnden Ruhezeit tritt nun ein neues Ereignis ein, welches die zweite Periode der an einer Nahrungsvakuole zu beobachtenden Vorgänge einleitet, indem sich dieselbe plötzlich wieder unter Aufnahme einer wässerigen Flüssigkeit stark vergrößert und sehr bald ein Volumen erreicht, welches das ursprüngliche übertrifft. Infolgedessen bildet sich neuerdings ein Flüssigkeitshof um den Nahrungsballen, der zunächst noch unverändert bleibt, bald aber charakteristische Veränderungen erfährt. Greenwood beschreibt ein Durchsichtigwerden und Aufquellen unter stetiger Verkleinerung desselben. Nierenstein (131) dagegen beobachtete sowohl bei *Paramaecium* wie *Colpoda* einen Zerfall des ganzen Ballens in die einzelnen ihn zusammensetzenden Bakterien, was darauf (vgl. Fig. 60, p. 370) zu beruhen scheint, daß der sie umhüllende und verklebende „Vakuolenschleim" verschwindet. Die dünnflüssige Beschaffenheit der Nahrungsvakuole gestattet den Bakterien lebhafte Molekularbewegung, während ihre Eigenbewegung dauernd aufgehoben bleibt. Der flüssige Inhalt dieser sekundär entstandenen „Verdauungsvakuolen" ist völlig farblos und stimmt in seinem Lichtbrechungsvermögen durchaus mit dem Inhalt der kontraktilen Vakuolen überein. Es handelt sich also wohl sicher um Wasser resp. eine wässerige Lösung. An den Bakterien selbst konnte Nierenstein keine weiteren Veränderungen beobachten. „Sie behalten ihre ursprüngliche Form; körniger Zerfall oder Auflösungserscheinungen sind nicht zu bemerken, und die ausgestoßenen Bakterien unterscheiden sich in nichts von den eben aufgenommenen. Dennoch muß wohl in Anbetracht des Umstandes, daß Bakterien die Hauptnahrung der genannten Infusorien bilden, eine Ausnützung gewisser Bestandteile des Bakterienkörpers stattfinden, sie entzieht sich jedoch dem Nachweise (Nierenstein).

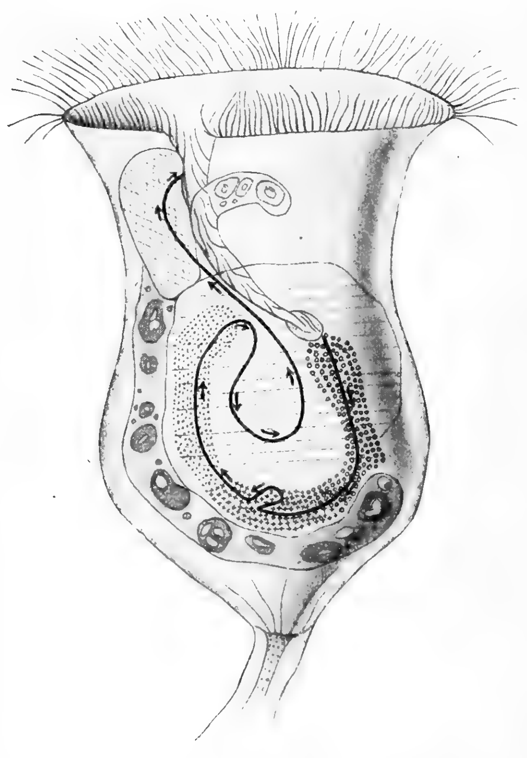


Fig. 58. *Carchesium polypinum* L. Schema des Weges, welchen die aufgenommene Nahrung nimmt, bis zur Verdauung und zur Entleerung der Exkremente. Das Nähere im Text. Nach Greenwood.

d) Wanderung der Vakuole (Cyclose).

Alle die geschilderten Veränderungen spielen sich ab, während

die Nahrungsvakuolen vom Schlunde aus bis zum Orte ihrer endlichen Ausstoßung einen mehr oder weniger langen und verwickelten Weg im Endoplasma des betreffenden Tieres durchlaufen. Die vorstehende Fig. 58 zeigt nach Greenwood (64) bei *Carchesium* den Verlauf der Bahn, welche bei dieser „Zyklose“ von den Nahrungsvakuolen durchlaufen wird. Jede solche Vakuole wandert, wie beschrieben, zunächst nach hinten (kleine Kreise der Figur), bis sie, in der Konkavität des hufeisenförmigen Makronucleus angelangt, zum ersten Male zur Ruhe kommt (Kreuzchen der Figur). Hier erfolgt auch die Aggregation. Nun wandern die so gebildeten Nahrungsballen, umschlossen von der zugehörigen Vakuole in ziemlich bestimmter Richtung (Punkte der Figur), aber während verschieden langer Zeit durch das Plasma. Hier erfolgt dann irgendwo im Endoplasma (innerhalb des wagerecht schraffierten Gebietes) die eigentliche Verdauung nach Resorption der primären Vakuolenflüssigkeit und Bildung der eigentlichen „Verdauungsvakuole“. Die unverdaulichen Reste gelangen dann (kreuzweise schraffierte Stelle) an eine bestimmte Stelle des Vestibulums, wo sie durch den Zellafter in dasselbe entleert werden und nach außen gelangen.

Wie es scheint, sind Strömungserscheinungen des Endoplasmas allen ciliaten Infusorien eigen, wenigstens allen denen, welche feste Nahrung aufnehmen, indem ja die auszuwerfenden Nahrungsreste stets, wenn auch oft nur sehr langsam, zum After geschafft werden müssen, was nur durch Verschiebungen des Endoplasmas möglich ist. (Bütschli.) Seit langem bekannt ist die unregelmäßig strömende Bewegung oder zirkulierende Bewegung (Zyklose) des Endoplasmas bei *Paramaecium bursaria*. Bei *P. Aurelia* verläuft die Rotation viel langsamer. Rasche energische Zyklose zeichnet namentlich auch *Nassula aurea* und *elegans* aus; bei anderen Arten der Gattung geschieht sie langsamer. Recht langsam erfolgt die Zyklose bei *Frontonia leucas, Glaucoma, Colpidium, Urocentrum, Pleuronema*. Beispiele energischerer Strömung bieten dagegen wieder *Colpoda cucullus, Didinium nasutum* und *Balbianii, Entodinium, Balantidium Entozoon* sowie die Vorticellinen (Bütschli). Cohn bestimmte die Umlaufszeit bei *Paramaecium bursaria* auf $1^1/_2$—3 Minuten, Eberhard auf 1 Minute. $1^1/_2$—2 Minuten Umlaufszeit entspricht ca. 2—2,5 μ Weg pro Sekunde. Bei den Vorticellinen ist die Strömung beträchtlich langsamer. (Bütschli, 19.) „Die Rotationsrichtung scheint“, wie Bütschli bemerkt, „stets in gewisser Beziehung zum Mund zu stehen, zum mindesten ist sie so gerichtet, daß die am Schlundende in das Endoplasma tretenden Nahrungskörper oder Vakuolen von der Strömung erfaßt und weitergeführt werden. Wenn der Schlund daher, wie bei den meisten der angeführten Infusorien, deutlich nach hinten gerichtet ist, so streicht die Strömung längs des Schlundes nach hinten und führt die Nahrungskörper mit sich.“ Dagegen soll nach Maupas das Endoplasma bei *Colpoda cucullus* längs der Bauchseite nach vorn fließen, um auf der Rückseite zurückzukehren.

Bei *Paramaecium bursaria* hat neuerdings H. Wallengreen (182) die „Zyklose“ eingehend untersucht. Sobald hier eine Nahrungsvakuole sich vom Schlundende abgelöst hat, wird sie nach hinten getrieben und hierauf vom Hinterende des Tieres längs der linken Seite wieder nach vorn geführt. In dem vorderen und hinteren Ende gehen die Strömungen ineinander über. Längs der Mittellinie des Körpers sieht man die Grenze zwischen diesen beiden in entgegengesetzten Richtungen gehenden Strömen. Hier ist auch die Bewegung langsamer und unregelmäßiger. Oft kann man beobachten, wie Körnchen oder kleinere Nahrungsballen von dem einen Strome in den anderen eingepreßt und mit diesem weiter transportiert werden. Die beiden Ströme biegen sich um den Makronucleus herum. Dieser ist

also an jeder Seite von in entgegengesetzter Richtung sich bewegenden Strömen umflossen." (WALLENGREEN.)

Nach E. NIERENSTEIN (131) folgt die Nahrungsvakuole bei *Paramaecium* nur selten genau der Plasmaströmung, sondern gelangt mit der vom hinteren Plasmapol ausgehenden, längs der linken Seite des Tieres nach vorn gerichteten Strömung „nur eine Strecke weit nach vorn, und zwar bis zu einem Punkte, der bald an der Grenze des hinteren und mittleren Körperdrittels, bald in der Mitte des Tieres, seltener weiter nach vorn gelegen ist. Hier biegt die Nahrungsvakuole in scharfer Kurve um und kehrt in ziemlich gerader Richtung in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurück, d. h. sie gelangt an die linke Seite der am Schlunde hängenden Vakuole. So pflegt sich eine größere Zahl von Nahrungsvakuolen in jener Körperpartie anzuhäufen, die hinter dem Kern, links neben dem Schlunde und dorsal von den zur Ausscheidung bestimmten Nahrungsballen liegt (Fig. 59 A u. B). Sehr häufig gelangt die Nahrungsvakuole gar nicht über den hinteren linksseitigen Körperabschnitt hinaus, ihre Wanderung bleibt auf die „kleine Umlaufsbahn" (Fig. 59 A) beschränkt. In anderen Fällen gelangt dagegen die Nahrungsvakuole, nachdem sie die kleine Umlaufsbahn ein oder mehrere Male durchmessen hat und eine gewisse Zeit in der retronukleären Region gelegen war, mit der längs des linken Körperrandes nach vorn ziehenden Strömung zum Vorderende des Tieres und von hier längs des rechten Körperrandes zum Hinterende. In diesem Falle durchwandern also die Vakuolen neben der kleinen auch die große Umlaufsbahn durch das ganze Tier.

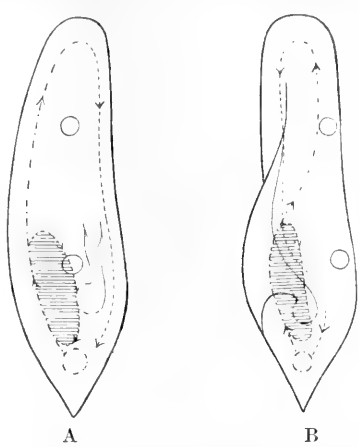


Fig. 59. *Paramaecium*, Schematische Darstellung der Bahn der Nahrungsvakuolen; A stellt die Dorsal-, B die linke Seitenansicht des Tieres dar. Die Richtung nach vorn ist durch Punkte und Striche, die nach hinten nur durch Striche angedeutet. Die Kurve, die die gestreifte Fläche umgrenzt, entspricht der kleinen Umlaufsbahn (nach NIERENSTEIN).

e) Veränderungen des Vakuoleninhaltes während der Wanderung.

Im Verlaufe der Fortführung erleidet nun der Inhalt der Nahrungsvakuolen, und zwar sowohl die Flüssigkeit wie die festen Nahrungspartikel, sehr auffallende, mit dem Verdauungsprozeß in Zusammenhang stehende Veränderungen. In ersterer Hinsicht kommt vor allem die Reaktion in Betracht. Schon ENGELMANN (44) sah mitunter blaue Lackmuskörnchen innerhalb weniger Minuten nach der Aufnahme ins Endoplasma von *Stylonichia pustulata* und *mytilus*, sowie von *Paramaecium Aurelia* rot werden und weiterhin bleiben, was er freilich auf eine saure Reaktion des Plasmas selbst zu beziehen geneigt war. METSCHNIKOFF (120) überzeugte sich jedoch bei *Stylonichia*, daß nur der Inhalt der Nahrungsvakuolen deutlich sauer reagiert, während das Plasma alkalisch ist. Analog verhielt sich auch *Vorticella convallaria*, ein Infusorium, das sich fast ausschließlich von Bakterien ernährt. Die kleinen aufgenommenen Zooglöen nehmen alsbald saure Reaktion an. In der Folge hat dann auch LE DANTEC (39) die Reaktionsverhältnisse der Nahrungsvakuolen geprüft.

Bringt man Stentoren in ein Uhrglas mit Körnchen von neutralem Lackmus, so findet man bald Individuen, welche rot gefärbte Vakuolen enthalten. Beim Sprengen derselben durch Druck tritt sofort Blaufärbung ein, desgleichen, wenn das Tier die roten Körnchen spontan entleert. Die Säurebildung scheint unabhängig von der Aufnahme verdaulicher Partikel zu sein, denn oft findet sich in einer Vakuole nichts als Lackmuskörnchen. Gelegentlich kann man beobachten, daß ein aufgenommenes blaues Lackmuskörnchen noch einige Zeitlang blau bleibt und dann plötzlich sich rötet. Auch an *Euplotes, Paramaecium, Leucophrys* und *Amphileptus* machte LE DANTEC analoge Beobachtungen. Sehr gute Resultate lieferten auch Versuche mit Alizarinsulfat. Bei Kolonien von *Carchesium,* welchen während einiger Zeit wenig Nahrungsmaterial geboten wurde, findet man dann sehr bald Vakuolen, welche rötlich bis gelb gefärbt erscheinen, was auf eine ausgesprochen saure Reaktion hinweist. In der Regel genügen 25—30 Minuten, um eingeführte violette Partikel von Alizarinsulfat als gelbe Vakuolen auftreten zu sehen.

Aehnlich rasch sah LE DANTEC violettes Alizarin sich auch im Körper von *Vorticella convallaria* und *microstoma* gelb färben, während bei *V. nebulifera* nur rötliche Vakuolen auftraten und die Tiere bald abstarben. Wurde jedoch bereits rot gefärbtes Alizarinsulfat verfüttert, so traten auch in diesem Falle gelbe Vakuolen auf. Die Geschwindigkeit, mit der die Reaktion wechselt, scheint je nach der Art sehr verschieden zu sein. Während bei *Paramaecium bursaria* etwa eine Stunde vergeht, bevor ein aufgenommenes violettes Alizarinpartikelchen gelb wird, dauert es bei *Colpoda cucullus* etwa 3 Stunden.

Wurden Paramäcien mit Milch, die durch Alizarinsulfat violett gefärbt war, oder mit Reisstärke in einer violetten Alizarinlösung gefüttert, so nahmen sie sowohl das Milchfett wie die Stärkekörnchen reichlich auf und enthielten schon nach kurzer Zeit zahlreiche Nahrungsvakuolen, deren flüssiger Inhalt in verschieden Nuancen gefärbt erschien.

Das Fett wie die Stärke wurde später unverdaut wieder ausgeschieden. Es hängt also auch hier die Säuresekretion keineswegs von der Verdaulichkeit des eingeführten Materials ab. Auch bei den schlingenden Ciliaten fand LE DANTEC die Reaktion der Nahrungsvakuolen, welche hier bei Alizarinfütterung immer auch organische Nährstoffe umschlossen, deutlich sauer (*Glaucoma, Prorodon, Nassula, Coleps*).

GREENWOOD und SAUNDERS (66) verfolgten bei *Carchesium* genauer die sukzessiven Aenderungen der Reaktion, welche die Nahrungsballen, die mit Lackmus, Alizarinsulfat oder Kongorot eingeführt waren, während der „Zyklose“ erleiden. Die Tiere nahmen aus einer blauen Lackmuslösung, die feste Eiweißpartikel suspendiert enthielt, diese letzteren reichlich auf. Die schwach blauen Einfuhrvakuolen nehmen sauren Charakter an, sobald sie weiter im Endoplasma vordringen, und die von ihnen umschlossenen Nahrungspartikel erscheinen während der ganzen Dauer des Ruhestadiums („storage“) deutlich rot. Sobald aber die Bildung der Verdauungsvakuolen und damit der eigentliche Verdauungsprozeß beginnt, ändert sich die Färbung abermals in Violett und schließlich vor der Ausscheidung in Blau. Bei Verfütterung der violetten nadelförmigen Kristalle von Alizarinsulfatkalk kann man sie noch eine Strecke weit innerhalb der Einfuhrvakuolen als solche erkennen, weiterhin verschmelzen sie aber dann zu einer klumpigen, amorphen Masse, die während des Ruhestadiums rot erscheint. Schon LE DANTEC beobachtete bei Alizarinfütterung auch rein gelbe Vakuolen als Zeichen saurer Reaktion, und GREENWOOD und SAUNDERS haben dies be-

stätigen können, wenn sie bereits rot gefärbtes Alizarinsulfat darboten. Die Farbe änderte sich dann vom Rot durch Orange zu Gelb. Aufgenommene Partikel von Kongorot wurden im Endoplasma von *Carchesium* allmählich fleischrot, violett und endlich blau. Doch ist dieses Blau ebensowenig wie das Rot des Lackmusfarbstoffes beständig, sondern schlägt im weiteren Verlauf der Verdauung wieder in Rot um. H. Mouton (126) gibt an, daß nach kurzem Verweilen von Paramäcien (*P. Aurelia*) in einer verdünnten Lösung von Kongorot sich die Nahrungsvakuolen sehr rasch in verschiedenen Nuancen zwischen Rot (neutral oder alkalisch) und reinem Blau (sauer) färben. Es weist dies darauf hin, daß es bei den ciliaten Infusorien in einem gewissen Stadium der Verdauung tatsächlich zur Bildung **einer freien Säure** kommt, aber wie bei den Plasmodien der Myxomyceten fällt dieser Vorgang zeitlich nicht zusammen mit dem Beginn der Verdauung, sondern geht ihm voran.

Neuerdings hat Nierenstein (131) die Veränderungen des Kongorotes bei der Verdauung von *Paramaecium* näher untersucht. Die neutrale Lösung des Farbstoffes ist scharlachrot; auf Zusatz von Mineralsäuren tritt eine rein blaue Färbung ein, während organische Säuren den Umschlag erst in Konzentrationen bewirken, die im vorliegenden Falle nicht in Betracht kommen. Auch an Eiweiß gebundene HCl verändert die rote Farbe des Indikators nicht, ein Verhalten, dem das Kongorot seine Verwendung bei der chemischen Untersuchung des Mageninhaltes als Reagens auf freie HCl verdankt. „Versucht man nun die Reaktion der Nahrungsvakuolen mittels Kongorot in der Weise festzustellen, daß man die Paramäcien in eine klare Kongorotlösung bringt, so erhält man keine Resultate (Mouton macht die gegenteilige Angabe) .... Man ist somit darauf angewiesen, durch Verteilung einer größeren Farbstoffmenge im Wasser eine Suspension des Indikators herzustellen und darin die Tiere zu untersuchen. Die roten Farbstoffkörnchen werden von den Infusorien in großer Menge aufgenommen und sehr bald nach Ablösung der Vakuole zu dunkel-schwarzroten, kompakten Ballen geformt." Dies erschwert sehr wesentlich die Beobachtung eines etwaigen Farbenumschlages. Viel geeigneter fand Nierenstein die Verwendung des Kongorotes in einer Form, die auf dem Prinzip der Reagenspapiere beruht. Schon in der Kulturflüssigkeit der Paramäcien findet sich oft organischer Detritus, der sich mit Kongo lebhaft rot tingiert. Gelangt derselbe ins Innere einer Vakuole, so ändert sich seine Farbe in deutliches Blau. Aehnliche Resultate erhält man bei Anwendung gewisser, in Kongorotlösung suspendierter Nährstoffe (Dotterkörnchen, koaguliertes Eiweiß), die den Farbstoff mechanisch oder chemisch binden. Es scheint demnach, daß die anfängliche saure Reaktion der Nahrungsvakuolen tatsächlich durch eine freie Mineralsäure bedingt wird.

Eine sehr bemerkenswerte Beobachtung hat H. Wallengreen (182) bei Vitalfärbung von Paramäcien mit einer schwachen Lösung von Kongorot gemacht. Er fand, „daß in denjenigen Nahrungsvakuolen, in welchen die Nahrungsstoffe ursprünglich schwach rot gefärbt waren, solange sie im hinteren Teile des Körpers lagen, diese eine blaue Färbung annahmen, sobald die Vakuolen in die Nähe des Kernes kamen". Es scheint daher der Reaktionsumschlag vom Kern aus beeinflußt zu werden. Die „Zyklose" durch welche, wie oben erwähnt wurde, das Endoplasma nebst seinen Einschlüssen in innige Beziehung zum Makronucleus gebracht wird, gewinnt von diesem Gesichtspunkte aus große Bedeutung für den Verdauungsvorgang, dessen Abhängigkeit vom Kern aus den angeführten Beobachtungen hervorzugehen scheint. Auch bei *Carchesium* beginnt die saure Reaktion, sobald die Nahrungsvakuolen in der Konkavität

des hufeisenförmigen Makronucleus angelangt sind. Ferner beobachtete Prowazek (140) bei *Paramaecium*, daß die anfangs großen Nahrungsvakuolen, die bei mit Neutralrot gefärbten Individuen anfangs schwach diffus gefärbt erscheinen, bei ihrem Vorrücken nach der Mitte und dem Ende des Tieres durch Verminderung ihres Wassergehaltes bis auf eine geringe Menge an Volumen abnehmen, während der Nahrungsinhalt sich ungefähr in der Mitte der Bahn dunkler färbt, „bei welchem Vorgang die Tätigkeit des Großkernes irgendwie eine Rolle spielen dürfte". A. Brass (Biolog. Studien, Heft II) stellte seinerzeit sogar die Behauptung auf, daß der Kern feste Teile der Nahrung direkt aufnehme. Er will bei Infusorien, die er mit „einer hellen organischen Substanz" fütterte, gesehen haben, wie dieselbe in den Nucleus eindrang (??). Bütschli hat diese sogar durch eine Abbildung belegte Behauptung bereits kritisiert (23, p. 229) und darauf hingewiesen, daß Brass jedenfalls die Verschmelzung des Nebenkernes mit dem Kern gesehen, und diesen Vorgang mit der Verdauung verwechselt hat.

Sehr geeignet als Säureindikator fand Nierenstein auch das Dimethylamidoazobenzol. Dasselbe stellt ein in Wasser nur in Spuren, hingegen leicht in Alkohol lösliches Pulver dar, dessen neutrale und alkalische Lösung gelb ist. Mineralsäuren bewirken schon in minimalen Konzentrationen einen Farbenumschlag in Fuchsinrot, der selbst dann sehr deutlich ist, wenn die neutrale oder alkalische Lösung so verdünnt war, daß sie farblos erscheint. Wie beim Kongorot bewirken organische Säuren erst bei sehr viel höherer Konzentration einen Farbenumschlag. Gegen CO_2 ist der Indikator ganz unempfindlich, ebenso gegen an Eiweiß gebundene Mineralsäuren. Werden Paramäcien in Wasser gebracht, welchem einige Tropfen einer konzentrierten alkoholischen Lösung des Indikators zugesetzt wurden, so erscheint ihr Plasma nach einigen Stunden in diffuser Weise hellgelb gefärbt. Die Nahrungsvakuolen dagegen nehmen bald nach ihrer Ablösung vom Schlunde einen hellfuchsinroten Farbenton an. „Kommt es zu keiner Ballung des Vakuoleninhaltes und bewahrt die Nahrungsvakuole ihre ursprüngliche Tropfenform, so behält die rote Färbung der Vakuolenflüssigkeit ihren hellen Ton. Die Dauer der Rotfärbung ist in diesem Falle sehr kurz. Sie beträgt $^1/_4$—3 Minuten. Findet jedoch ausgesprochene Ballenbildung und völlige Resorption des Vakuolenwassers statt, so pflegt die Rotfärbung des Nahrungsballens länger anzudauern (5—30 Minuten) und viel intensiver zu sein." (Nierenstein.)

Ganz analoge Resultate ergab auch die Anwendung des Methylorange (das Na-Salz der Dimethylamidoazobenzolsulfosäure). Die verdünnte Lösung des Indikators wird durch Mineralsäuren rot, durch Alkalien gelb gefärbt. Etwa 2—3 Minuten nach Ablösung der Nahrungsvakuole vom Schlunde „erfolgte gleichzeitig mit dem Deutlichwerden des roten Farbentones der Vakuolenflüssigkeit die Bildung langer dunkelroter Nadeln, die sich während der ganzen Zeit der sauren Reaktion der Vakuole erhielten und sich erst bei Eintritt der alkalischen Reaktion rasch auflösten. Diese Nadeln sind durch die abgeschiedene Mineralsäure in Freiheit gesetzte Dimethylamidoazobenzolsulfosäure, die in Wasser viel schwerer löslich ist, als ihr Salz, das Methylorange, und daher ausfällt." (Nierenstein.)

Endlich wurde auch das Tropäolin 00 geprüft. Die gelbe wässerige Lösung färbt sich mit Mineralsäuren gelbrot bis rot. Nach Glaser (Indikatoren der Acidimetrie und Alkalimetrie, Wiesbaden 1901) tritt in 100 ccm der Lösung ein deutlicher Umschlag in Rot ein, wenn 5 ccm einer $^1/_{10}$ normalen Schwefelsäure zugefügt werden (bei Dimethylamidoazobenzol genügen 0,3 ccm); es entspricht dies einem Gehalt von 0,0245 Proz. H_2SO_4. Es zeigt sich nun, daß bei manchen Paramäcien bei Anwendung von Tropäolin 00 alle Nahrungsvakuolen während einer bestimmten Periode rot gefärbt werden, während bei manchen Individuen keine Färbung eintritt, indem offenbar nicht soviel freie Säure vorhanden ist, um den Umschlag zu bewirken. „Man geht demnach wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß ein Gehalt

an freier Mineralsäure, der einer 0,018—0,03-proz. HCl entspricht, das durchschnittliche Maß der Säureabscheidung in den Nahrungsvakuolen des *Paramaecium* annähernd darstellt" (NIERENSTEIN).

Ein sehr bemerkenswerter Fortschritt in der Erkenntnis der Verdauungsvorgänge der Infusorien ist der Anwendung des Neutralrots zu verdanken, eines Farbstoffes, der von EHRLICH in die mikroskopische Technik eingeführt und von METSCHNIKOFF zuerst als Indikator bei biologischen Untersuchungen verwendet wurde. Das Neutralrot (Dimethylamidotoluphenylazinchlorhydrat) besitzt eine außerordentliche Empfindlichkeit gegen Säuren und Alkalien. Eine genau neutrale Lösung ist ziegelrot, Spuren von Säure verwandeln die Farbe in Fuchsinrot, solche von Alkali in Gelb. Setzt man einen kleinen Tropfen sehr schwacher Neutralrotlösung (0,001-proz.) zu einem kleinen Quantum (ca. 5 ccm) Kulturflüssigkeit mit gut genährten Paramäcien, so färbt sich, wie PROWAZEK (140) und PÜTTER (vgl. auch COSTAMAGNA, 36) gezeigt haben, innerhalb des schwach gelblichen Körperplasmas die Nahrungsvakuolen tiefrot. NIERENSTEIN (131) bestätigte diese Beobachtungen durchaus, konnte aber noch eine Reihe weiterer wichtiger Tatsachen feststellen. Handelte es sich (bei *Paramaecium*) um Vakuolen ohne Ballung des Inhaltes, so zeigte sich immer die ganze Vakuolenflüssigkeit in diffuser Weise hellfuchsinrot gefärbt, und zwar während der ganzen Dauer der früher erwähnten ersten Periode der Verdauung. Mit dem Beginn der zweiten Periode erfolgte aber regelmäßig die plötzliche Entfärbung der Vakuole, infolge des Eintretens alkalischer Reaktion. In Fällen, wo die Nahrungskörper zu einem Klumpen geballt in der Vakuole liegen, färbt sich nur die den Ballen einhüllende schleimige Masse (Vakuolenschleim) tiefdunkel-fuchsinrot. Es beruht daher wohl die rote Färbung der Nahrungsballen auf der Färbung des „Vakuolenschleimes", der offenbar sauer reagiert, während die mit der Neubildung flüssiger Vakuolen einhergehende Gelbfärbung oder Entfärbung der roten Ballen auf eine alkalische Reaktion der um den Nahrungsballen abgeschiedenen Flüssigkeit schließen läßt. Der Vakuolenschleim besitzt, so lange er sauer reagiert, eine maximale Verwandtschaft zum Neutralrot. (NIERENSTEIN.)

Bei seinen Versuchen mit Neutralrot beschreibt PROWAZEK, wie „nach kurzer Zeit am äußeren Rande einer sich eben bildenden Nahrungsvakuole eine schwach rötlich gefärbte, zarte Zone auftritt, die aus sehr feinen Körnchen zu bestehen scheint. Nach einiger Zeit werden diese Körnchen immer deutlicher, bis sie bestimmte Umrisse und eine bestimmte Farbennuance erlangt haben; sie sind dann schwach lichtbrechend, doch kommen vielfach neben ihnen größere, fettähnliche, lichtbrechende, runde, dunkle Körnchen vor, die den Farbstoff ziemlich stark speichern. Die sich ablösende Nahrungsvakuole führt diese Körnchen an ihrer Peripherie teilweise mit sich fort, doch werden viele durch die auftretenden Strömungen, sowie durch die 2—3malige Rotation der Nahrungsvakuole abgelöst und strömen längs des Bewegungsschattens der früheren Vakuole gegen die sich von neuem bildende Vakuole zurück." (PROWAZEK.) PROWAZEK ist geneigt, diese Granula zur Verdauung und Assimilation in Beziehung zu setzen, und hält die Annahme nicht für unberechtigt, „sie als Träger von Fermenten aufzufassen". PÜTTER (144a) bringt dieselben mit der Atmung in Zusammenhang, indem er eine Zunahme

der Zahl gefärbter Körnchen beobachtete, wenn die Tiere im zugekitteten Mikroaquarium einige Zeit verweilten und daher O-Mangel leiden. Er hält die abgeschiedene CO_2 für die Ursache der sauren Reaktion und damit der Färbung. Ich halte die Auffassung Prowazeks von vornherein für viel wahrscheinlicher, indem doch wohl die Atmung resp. CO_2-Bildung nicht an besonders geformte Elemente des Plasmas gebunden sein dürfte, sondern allenthalben stattfindet. Auch die Meinung Wallengreens, der die Körnchen als „Reservestoffe" deutet, da sie während eines Hungerstadiums „immer mehr verschwinden und wahrscheinlich verbraucht werden", scheint mir im Hinblick auf die Bedeutung des Glykogens als Reservematerial der Infusorien wenig wahrscheinlich. Durch die Untersuchungen Nierensteins ist übrigens die Annahme Prowazeks fast zur Gewißheit geworden.

Auch er findet die noch am Schlunde hängende Nahrungsvakuole (vgl. Fig. 60) dicht besetzt mit intensiv rot gefärbten Körnchen, die in einfacher Schicht sehr

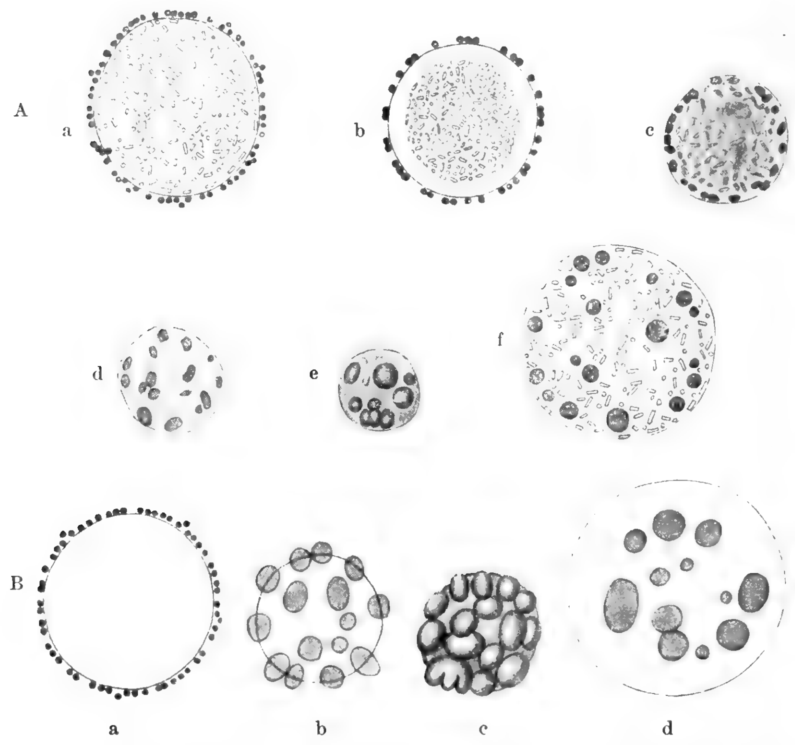


Fig. 60. *Paramaecium.* Nahrungsvakuolen mit Bakterien (Färbung mit Neutralrot). A a die Vakuole unmittelbar nach der Ablösung. Die (roten) Endoplasmakörnchen sitzen in ziemlich gleichmäßiger Anordnung der Vakuolenhaut auf. Die Bakterien noch deutlich erkennbar und diffus verteilt. b Die Vakuole kleiner geworden; der Körnchenbesatz zeigt Lücken; die Bakterien zu einem rundlichen Ballen vereinigt, der diffus rot gefärbt erscheint (graue Tönung). c Das Vakuolenwasser ist geschwunden; die Endoplasmakörnchen liegen im Innern der Vakuole; die einzelnen Körner vergrößert und zum Teil verklebt; die Intensität der Färbung hat zugenommen. d Der Nahrungsballen hat unter weiterer Verkleinerung eine unregelmäßige Form angenommen; die Körnerkonglomerate dunkelrot. e Der Ballen und die Körnerkonglomerate zu einem einheitlichen tiefdunkelroten Gebilde verschmolzen. f Neubildung einer flüssigen Vakuole, an Stelle des Ballens wieder vollkommen isolierte, zerstreute Bakterien sichtbar; Vakuoleninhalt farblos; die Körnchen in große tiefdunkelrote Tropfen umgewandelt. B etwas anderer Typus der Umwandlung (vergl. Text), (nach Nierenstein).

gleichmäßig aneinandergefügt und vollkommen unbeweglich sind. Sie stammen zweifelsohne aus dem umgebenden Endoplasma und werden der Nahrungsvakuole durch Strömungen zugeführt. „Sie lagern sich rings um die innere Schlundmündung, insbesondere in den einspringenden Winkel zwischen Vakuole und Schlundende, und bilden so einen die innere Schlundmündung umsäumenden Wall. Kurze Zeit nach Ablösung der Vakuole vom Schlunde tritt eine Aenderung in der Anordnung der Körnchen auf, indem zwischen denselben Lücken entstehen (Fig. 60 A a und b), dadurch, daß einzelne von ihnen ihre feste Verbindung mit der Vakuolenhaut verlieren und fortgeführt werden. Wenig später sieht man, daß die Körnchen, statt wie bisher außen der Vakuolenhaut anzuliegen, innerhalb derselben erscheinen (Fig. 60 A c). Der Vorgang erfolgt so rasch, daß sich die Einzelheiten desselben der Wahrnehmung entziehen.

Während des Eindringens der Körnchen in die Vakuole ändert sich in sehr auffälliger Weise ihr Aussehen. Jedes einzelne Korn wird größer, und benachbarte können miteinander verkleben. Es entstehen so aus Körnchenreihen hantel- oder stäbchenförmige Gebilde, denen man ihre Zusammensetzung aus einzelnen Granulis nicht mehr ansieht. Es wurde schon früher erwähnt, daß bald nach der Ablösung eine Verkleinerung der Vakuole anfängt, bedingt durch die Resorption des Vakuolenwassers. In dem Fig. 60 A c dargestellten Falle ist die ganze Flüssigkeitsmenge, die in Form eines Hofes (Fig. 60 A b) den Bakteriumballen umgab, verschwunden: es liegt daher die Vakuolenhaut mit den an ihrer Innenfläche befindlichen Körnchen dem Ballen direkt an. Die Färbung des Ballens hat zugenommen, steht jedoch an Intensität der der Körner nach. Sehr bald verschwindet dann dieser Unterschied, und Körner und Ballen scheinen eine einzige dunkelrot gefärbte Masse zu bilden, an deren Oberfläche eine undeutliche Zeichnung die Konturen der Körner zuweilen verrät. Gleichzeitig hat eine weitere Verkleinerung der ganzen Vakuole stattgefunden, so daß ihr Durchmesser oft kaum ein Drittel des ursprünglichen Durchmessers beträgt (Fig. 60 A e). Es kommen Fälle vor, wo die geschilderten Veränderungen nicht so weitgehende sind und die Vakuole ihre Tropfenform nicht einbüßt. Wieder anders gestaltet sich der Vorgang in dem (Fig. 60 B a—d) dargestellten Falle. Hier erfahren bald nach der Ablösung der Vakuole (die Bakterien sind nicht mitgezeichnet) die Granula eine kolossale Vergrößerung und rücken nun derart nach dem Innern der Vakuole vor, daß sie zur Hälfte innerhalb, zur Hälfte außerhalb der Vakuolenhaut zu liegen kommen (B b). Der Vakuoleninhalt bleibt farblos, die Bakterien ungeballt. Unter rasch zunehmendem Schwund des Vakuolenwassers kommt es zu einer dichten Aneinanderlagerung der Körner, wobei die in der Vakuole enthaltenen Bakterien ins Innere des Körnerhaufens eingeschlossen und der Wahrnehmung ganz entzogen werden. Die Vakuole mit ihren großen, dicht aneinander gelagerten Kugeln von dunkelroter Farbe hat ausgesprochene Maulbeerform angenommen (Fig. 60 B c).

Die Zeit, während deren sich alle diese Veränderungen vollziehen, beträgt, vom Momente der Ablösung der Vakuolen an gerechnet, etwa 4—6 Minuten. Damit ist das Ende der ersten Periode im früher erwähnten Sinne erreicht, und es beginnt nach einer gewissen Zeit der Ruhe die zweite durch Absonderung der alkalischen Verdauungsflüssigkeit charakterisierte Periode. Das Verhalten der roten Granula ist dabei ein sehr eigentümliches. Die miteinander und dem Bakteriumballen verschmolzenen Körnchen und Körnchengruppen werden wieder distinkt und quellen merklich auf. Im Gegensatze zum Nahrungsballen, der sich entfärbt, bewahren die Körner ihre dunkelrote Farbe. „So gehen aus den Körnchen Gebilde hervor, die sich als vollkommen homogene, stark glänzende, dunkelrot gefärbte Kugeln präsentieren, denen man mit Rücksicht auf ihr Aussehen und ihre Tendenz, miteinander zu größeren Kugeln zusammenzufließen, flüssige Beschaffenheit zuerkennen muß. Diese roten Tropfen bewegen sich ganz frei in der Vakuolenflüssig-

keit. Die weiteren Veränderungen der Verdauungsvakuole bestehen nun darin, daß sie sich jetzt wieder merklich verkleinert. Auch die roten Tropfen werden unter Beibehaltung ihrer Farbe immer kleiner und kleiner, bis schließlich von jedem nur ein gerade noch sichtbares Körnchen übrig bleibt, das sich entfärbt und verschwindet. Die Tropfen haben sich also in der Vakuolenflüssigkeit aufgelöst. Die kleinsten Tröpfchen verschwinden in Sekunden, die großen Tropfen in 1—6 Minuten.

Es war schon früher davon die Rede, daß bei *Colpidium* regelmäßig, bei *Paramaecium* nur bei sehr dichter Füllung der Vakuole mit Nahrungskörpern sich um den geformten Vakuoleninhalt eine sehr resistente membranöse Hülle bildet, und es fragt sich, wie sich in solchen Fällen das Verhalten der Körnchen gestaltet. Nach den Untersuchungen von Nierenstein legen sich bei *Paramaecium* diesfalls die dem Nahrungsballen aufsitzenden Körner unter starker Abplattung dem Ballen ganz flach an und entziehen sich so infolge der gemeinsamen intensiven Färbung leicht der Wahrnehmung. Im Uebrigen ist aber ihr Verhalten durchaus dem schon geschilderten entsprechend. Dagegen gestalten sich die Beziehungen der Körnchen zu den Nahrungsvakuolen bei *Colpidium* wesentlich verschieden. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot treten im Endoplasma rote Granula in Menge auf, dasselbe in unregelmäßiger Weise durchwandernd. Während aber bei *Paramaecium* schon die in Bildung begriffene Nahrungsvakuole von einem Mantel dicht gefügter Körnchen umgeben ist, bleibt die Vakuole bei *Colpidium* während ihrer Bildung und einige Zeit nach ihrer Ablösung von Körnchen frei. Erst 5—10 Minuten später treten Endoplasmakörnchen an sie heran. „Nur selten handelt es sich hierbei um eine größere Zahl von Granulis; meist sind es ein oder wenige Körnchen die sich der Peripherie der Nahrungsvakuole anlagern. Wie schon hervorgehoben wurde, besteht die Vakuole zu dieser Zeit aus der Nahrungskugel und dem sie umgebenden Flüssigkeitshof. Die Körnchen liegen zunächst der Vakuole dicht angelagert im Endoplasma, dringen dann in den Flüssigkeitshof ein, nähern sich allmählich der Nahrungskugel und verschmelzen schließlich unter starker Abplattung mit der Oberfläche der letzteren. Zu Beginn der zweiten Verdauungsperiode erfolgt auch hier Entfärbung des bis dahin intensiv roten Nahrungsballens, die aber immer wesentlich langsamer sich vollzieht als bei *Paramaecium*. Die Farbenänderung, die von Rot durch Rotgelb, Gelb zu Farblos geht, beweist natürlich auch hier, daß die abgeschiedene Flüssigkeit alkalisch reagiert, wodurch zunächst die Säure neutralisiert wird und dann die alkalische Reaktion auftritt. Bald nach Eintritt derselben lösen sich die mit der Oberfläche des Ballens verschmolzenen Granula von letzterem ab, werden kugelig und verschwinden schließlich (Nierenstein).

Die Untersuchungen Nierensteins haben demnach zu der wichtigen Erkenntnis geführt, daß bei der Verdauung der ciliaten Infusorien sich deutlich zwei verschiedene Perioden unterscheiden lassen, von denen die erste durch die Bildung des Nahrungsballens, die Aufsaugung der Vakuolenflüssigkeit, das Auftreten saurer Reaktion und das Eindringen von Endoplasmakörnchen charakterisiert ist, während die Neubildung einer flüssigen Vakuole, der Eintritt alkalischer Reaktion und Auflösung der Körnchen die zweite Periode kennzeichnen.

f) In welcher Periode sind typische Verdauungsvorgänge nachweisbar?

Die nächsten Fragen, welche sich nun aufdrängen, sind einmal die nach der Bedeutung der sauren Reaktion und ferner die nach dem eigentlichen Wesen der Körnchen.

Um dieselben zu entscheiden, erscheint es vor allem notwendig, festzustellen, in welcher Periode typische Verdauungsvorgänge wirklich nachzuweisen sind.

Da sich hierzu, wie schon erwähnt, die normale Nahrung der genannten Infusorien, die Bakterien nicht eignen, indem sichtbare Veränderungen an ihnen überhaupt nicht hervortreten, so prüfte NIERENSTEIN die Veränderungen künstlicher Nährstoffe, wie Eidotter oder koaguliertes Eiereiweiß. Dotterkörnchen werden leicht aufgenommen, wenn man Paramäcien in verdünnten Dotter bringt, dem eine geringe Menge stark verdünnter Neutralrotlösung zugefügt wird. Es ließ sich dann mit voller Sicherheit feststellen, „daß während der ganzen Zeit, wo die Nahrungsvakuole sauer reagiert, keine sichtbare Veränderung der Dotterkörner stattfindet, erst nach Eintritt alkalischer Reaktion beginnt die Verdauung derselben und erfolgt bis zum Schluß in einem alkalischen Medium". Sobald der durch Neutralrot gefärbte Nahrungsballen sich entfärbt hat, machen sich die ersten Veränderungen an demselben bemerkbar: „Einzelne Stellen des Ballens verlieren ihre opake, homogene, glänzende Beschaffenheit und bekommen ein durchscheinendes granuliertes Aussehen; das letztere rührt von den dicht aneinander gelagerten Dotterkörnchen her, die nun wieder sichtbar werden. Zunächst ist es das Balleninnere, das durch Vergrößerung und Zusammenfluß der hellen Stellen ein durchscheinendes Aussehen erhält und die vorläufig noch unveränderten Dotterkörner erkennen läßt, während die peripheren Schichten des Ballens, die ihr ursprüngliches Aussehen zunächst noch bewahren, in Form eines opaken, glänzenden Ringes oder Halbmondes das hellere Zentrum umgeben." Auch nach Beobachtungen von PROWAZEK scheint der Verdauungsprozeß zuerst im Zentrum der Nahrungsballen zu beginnen, während die äußere Partie derselben sich meist noch lange erhält. Schließlich nimmt auch die Peripherie des Ballens jene granulierte Beschaffenheit an, indem der die Dotterkörnchen einhüllende und verdeckende (saure) Schleim gelöst wird. Die Ballenhülle, die sich bei Fütterung mit Dotterkörnchen immer bildet, kann dauernd erhalten bleiben. Nach einer gewissen Zeit sind sämtliche Körnchen des gelben Dotters verschwunden, während die stark lichtbrechenden Elemente des weißen Dotters sich zu erhalten scheinen. Der Nahrungsballen schrumpft schließlich auf ein kleines durchscheinendes Klümpchen zusammen, das nur einzelne stark glänzende Körnchen umschließt. Die Vakuole gelangt dann schließlich in die Analgegend, konfluiert hier meist mit anderen und wird über kurz oder lang (zuweilen nach Stunden) entleert (NIERENSTEIN).

Wenn es somit als sichergestellt gelten kann, daß die Verdauung in keiner Beziehung zur vorhergehenden Säureabscheidung steht, so muß deren Bedeutung in anderer Richtung gesucht werden. Ohne den oben bereits besprochenen Anschauungen HEMMETERS beizutreten, hält es NIERENSTEIN doch für denkbar, „daß die Säure an der bakteriziden Wirksamkeit des ersten Vakuolensekretes beteiligt ist", allerdings nur in dem Sinne, „daß die Anwesenheit der Säure für das Zustandekommen der bakteriziden Wirkung eines toxischen Körpers notwendig ist, denn, daß die Säure als solche bakterizid wirken könnte, erscheint bei der geringen Konzentration ausgeschlossen. Jedenfalls aber erscheint

die erste Periode oder die Periode der sauren Reaktion charakterisiert durch die Abtötung aufgenommener lebender Organismen, die zweite oder die Periode der alkalischen Reaktion durch die eigentliche Eiweißverdauung" (Nierenstein).

g) Enzymatische Natur der Verdauungsvorgänge.

1. Proteolyse.

Daß es sich bei diesem letzteren Vorgange um einen enzymatischen Prozeß handelt, dürfte kaum zu bezweifeln sein, und es liegt um so näher, die Granula als Träger dieser Wirkung zu erachten, als es ja bekannt ist, „daß Enzyme — und gerade von den tryptischen gilt dies in erster Linie — auch bei Metazoen gewöhnlich in Form von Körnchen (Proenzyme, Zymogene) im Plasma der betreffenden Zellen auftreten. Im gegebenen Falle spricht dafür nicht nur der enge Anschluß der Körnchen an die Nahrungsvakuole, sondern vor allem auch ihr Eindringen in das Vakuoleninnere. „Mit dem Vorgange der Abtötung aufgenommener Organismen dürften sie wohl nichts zu tun haben, da sie oft erst zu einer Zeit in die Vakuole eindringen, wo die betreffenden Organismen bereits abgestorben sind. Ueberdies behalten die Körnchen während der ganzen ersten Periode ihre feste Konsistenz bei, was wohl auch dagegen spricht, daß sie während dieses Stadiums in Wirksamkeit treten." „Anderseits sieht man die Granula unter dem Einfluß der alkalisch reagierenden Vakuolenflüssigkeit in der zweiten Periode stark aufquellen, Tropfenform annehmen und sich schließlich im Vakuolenwasser auflösen. Es liegt daher sehr nahe, die verdauende Eigenschaft der Vakuolenflüssigkeit in der zweiten Periode eben auf die Auflösung der verflüssigten Granula zurückzuführen, d. h. die Körnchen als Träger eines tryptischen Enzymes aufzufassen." Wenn dem so ist, und die acidophilen Granula eine Vorstufe (Zymogen) des tryptischen Verdauungsenzymes darstellen, so liegt der Gedanke nahe, daß die Säuresekretion dem Zwecke diente, das Zymogen in wirksames Enzym umzuwandeln. Zugunsten einer solchen Auffassung ließe sich auch geltend machen, daß, wie Nierenstein bei *Colpidium* beobachtete, der Nahrungsballen zur Zeit, wo das Eindringen der ersten Körnchen erfolgt, manchmal noch ungefärbt ist. Erst mit dem Eintritt eines Granulums beginnt die Vakuolenflüssigkeit und noch mehr der Nahrungsballen sich zu röten.

Ueber das bei der Eiweißverdauung der Infusorien wirksame Enzym selbst sowie über die Produkte der Proteolyse besitzen wir leider noch kaum Erfahrungen.

Die einzigen genaueren Untersuchungen über proteolytische Enzyme von Protozoen, welche wir bisher, abgesehen von der schon erwähnten Arbeit Krukenbergs über das „Pepsin" der Plasmodien von *Aethalium* besitzen, verdanken wir Mouton (126), und obschon sich dieselben nur auf eine bestimmte Species von Amöben beziehen, dürfte es bei der sonstigen Uebereinstimmung der Verdauungserscheinungen vielleicht nicht ungerechtfertigt sein, ihre Ergebnisse auch für andere Protozoen, wenigstens im allgemeinen, als geltend anzusehen. Es war schon früher davon die Rede, daß Mouton Misch-

kulturen einer aus Gartenerde gezüchteten Amöbenart mit bestimmten ihr zur Nahrung dienenden Bakterien, inbesondere *B. coli* auf festem Nährboden (Gelatine) herstellte, und so in den Stand gesetzt war, durch geeignetes Verfahren relativ große Mengen reinen (d. h. nur mit einer Bakterienart vermischten) Amöbenmaterials sich zu verschaffen.

Es wurden zu diesem Zwecke große, flache Schalen, wie sie zur Zucht von Tuberkelbacillen im großen verwendet werden, mit einem Gemisch von 100 ccm Bouillon, 900 ccm Wasser und 10 g Gelatine beschickt, nachdem die Mischung leicht alkalisch gemacht war.

Nach Beimpfung mit einer vorbereiteten Amöben-Bakterienkultur erscheint im Verlauf von etwa einer Woche die ganze Oberfläche gleichmäßig mit beweglichen Amöben und Bakterien überzogen. In diesem Stadium der Entwicklung lassen sich dieselben durch vorsichtiges Abspülen mit Wasser als Emulsion gewinnen und durch darauffolgendes Zentrifugieren als weißes Sediment sammeln, welches durch wiederholtes Zentrifugieren von den beigemischten Bakterien ziemlich befreit werden kann. Eine einzige Schale liefert etwa $^1/_4$ ccm Amöbensediment, und es bedarf oft der Verarbeitung von mehr als 20 Kulturschalen, um eine genügende Menge von Enzym zu gewinnen. Mouton extrahierte dasselbe mit Glyzerin (2—3 ccm auf 1 ccm Amöbensediment) und verwendete hierauf eine wässerige Lösung des Alkoholniederschlages. Bei Vermischung von etwa 10 ccm des Extraktes mit 50 ccm 90-proz. Alkohols entsteht ein reichlicher flockiger Niederschlag, welcher durch Zentrifugieren als zusammenhängende Masse gewonnen werden kann. Längeres Stehen unter Alkohol ist möglichst zu vermeiden, und es wird daher nach raschem Dekantieren sofort in Wasser gelöst. Die leicht getrübte Flüssigkeit, welche man auf diese Weise erhält, zeigt bei mikroskopischer Untersuchung außer toten Amöbenkörpern noch eine erhebliche Anzahl abgestorbener Bakterien, welche mittels Zentrifugierens und mehrfacher Filtration durch Papier teilweise entfernt werden können. Die immer noch etwas getrübte, bakterienhaltige Lösung wird nach mehrstündigem Stehen völlig klar. Anstatt zunächst mit Glyzerin zu extrahieren, kann man auch das durch Zentrifugieren gewonnene Amöbensediment direkt in Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung aufschwemmen und erhält so nach Zusatz von etwas Chloroform, wodurch die Amöben abgetötet werden, eine Flüssigkeit von gleicher verdauender Wirkung.

Man sieht leicht, daß in beiden Fällen wohl der berechtigte Einwand gemacht werden könnte, es seien die zu beobachtenden Enzymwirkungen der Lösung nicht sowohl den Amöben, als vielmehr den immer mitverarbeiteten Bakterien zuzuschreiben, und es erscheint daher sehr wesentlich, bei der Auswahl der mitgezüchteten Bakterienart auf diesen Punkt Rücksicht zu nehmen. Von *Bact. coli* ist es nun bekannt, daß es kaum proteolytische Enzyme bildet und jedenfalls Gelatine nicht verflüssigt, während dagegen *B. anthracis* oder Cholerabacillen lebhaft Erscheinungen der Eiweißverdauung darbieten und durch Autolyse leicht zerfallen.

Schon Beijerinck (6) war es bei seinen Kulturversuchen von *Amoeba zymophila* aufgefallen, daß die auf Gelatine gemeinsam mit Hefepilzen oder Essigbakterien gezüchteten Amöben eine lebhafte Verflüssigung des Substrates bewirkten, die er auf Sekretion einer Protease seitens der Amöben bezog, da weder die Hefezellen noch die Bakterien für sich allein eine solche Wirkung zeigten. Es handelte sich somit unzweifelhaft um einen extracellularen Verdauungsvorgang, wie er bis dahin bei Amöben nicht beobachtet worden war.

Daß etwas Derartiges bei Protozoen gelegentlich vorkommt, kann füglich nicht bezweifelt werden, und sei nur daran erinnert, wie gewisse amöboid bewegliche Flagellaten-Formen (*Dimorpha alternans* Klebs) Algenzellen anbohren, um sich des Inhaltes zu bemächtigen. Es kann dies natürlich nur geschehen, wenn an der betreffenden Stelle die Cellulosemembran durch eine nach außen abgeschiedene „Cytase" (Cellulase) gelöst wird. Das gleiche gilt von *Vampyrella*-Arten. Es war daran zu denken, ob nicht im vorliegenden Falle die durch Amöben bewirkte Gelatineverflüssigung in gleicher Weise zu deuten war, wie anderenfalls die bakterielle Proteolyse, nämlich als Nahrungserwerb. Dem widerspricht aber der Umstand, daß alle Versuche, dieselben Amöben mit gelösten organischen eiweißartigen Substanzen zu ernähren, erfolglos blieben. Da es nun äußerst unwahrscheinlich ist, daß die nach außen abgegebene Protease ein nutzloses Exkret darstellt, so bleibt es wohl die wahrscheinlichste Annahme, daß sie ursprünglich einen Bestandteil des Inhaltes der Verdauungsvakuolen bildete, und bei Ausscheidung der unverdaulichen Reste mit in das umgebende Medium gelangt.

Dagegen scheint es sich bei den Myxamöben von *Dictyostelium mucoroides* tatsächlich um einen Fall von extracellularer Verdauung zu handeln (Potts, 138). Es wurde schon früher erwähnt, daß die *Dictyostelium*-Amöben in ihrem Wachstum und ihrer Vermehrung durchaus abhängig sind von der Anwesenheit gewisser Bakterien, obschon sie nachweislich dieselben weder in ihr Inneres aufnehmen, noch auch sich von Stoffwechselprodukten derselben ernähren. Es bleibt daher nur die Annahme übrig, daß die Amöben Enzyme nach außen absondern, welche die Bakterien verdauen, und daß sie die Produkte dieser Bakterienverdauung für ihre eigenen Zwecke verwerten. Die Richtigkeit dieser Vermutung ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Tatsache, daß *Dictyostelium* auffallende Veränderungen in den Bakterienkolonien, in denen es gedeiht, verursacht. „Bei den Kulturen auf Nähragar, die N in verschiedenen Formen enthielten, zeigte es sich (besonders auf KNO_3-Agar), daß die Bakterienkolonien, in denen *D. mucoroides* wuchs, völlig durchsichtig waren, während die auf derselben Platte befindlichen, in welchen *D. mucoroides* nicht vorhanden war, sehr undurchsichtig erschienen." Auf Peptonagar war die Erscheinung weniger deutlich. Bei genauerer Untersuchung zeigte sich, daß die Kolonien, in denen *D. mucoroides* gewachsen war, fast ganz aus Bakterienresten bestanden; die weniger unversehrt gebliebenen Bakterien waren stark angeschwollen und hatten verschiedene abnorme Gestalten (Involutionsformen). Am deutlichsten waren dieselben in Mischkulturen mit *Bac. megatherium* zu erkennen. In diesem Falle bestanden die Involutionsformen aus ungewöhnlich großen, abnorm gestalteten Formen, die vielfach in Stücke zerfallen und schließlich den Hauptteil des Gesichtsfeldes bedecken. Man erinnert sich hier unwillkürlich der „Bakteroïden" aus den Wurzelknöllchen der Leguminosen, deren Entstehung wohl in ähnlicher Weise zu deuten sein dürfte. Handelt es sich bei diesen Vorgängen wirklich um eine extracellulare Verdauung, so war zu erwarten, daß *Dictyostelium* nicht notwendig lebende Bakterien braucht, sondern daß es sich auch von mit Chloroform getöteten zu ernähren vermag, wie es sich auch tatsächlich herausstellte.

Nach Frosch (55) soll sich auch *Amoeba nitrophila* durch extracellulare Verdauung, und zwar ebenfalls von Bakterien, ernähren.

Die von Mouton dargestellte „Amöboprotease" erwies sich auf Gelatine in derselben Weise wirksam, wie die lebende *Amoeba zymophila* Beijerincks. Eine 20-proz. Gelatine, welche durch Zusatz der wässerigen Lösung des Enzyms auf 10 Proz. verdünnt

wird, verliert nach mehrstündigem Stehen bei 37° C die Fähigkeit, fest zu werden, während die gleiche Mischung nach vorherigem Erhitzen der Enzymlösung leicht gelatiniert. Viel widerstandsfähiger erwiesen sich Fibrinflocken (Fibrin aus Schweineblut, in Glyzerin konserviert und vor dem Gebrauch 2 Stunden in 0,7-proz. Kochsalzlösung auf 58° C erwärmt), welche von einer mit destilliertem Wasser bereiteten Enzymlösung überhaupt nicht merklich angegriffen wurden, sich dagegen leicht lösten, wenn an Stelle des Wassers eine 0,7-proz. NaCl-Lösung trat. Dieser fördernde Einfluß des Kochsalzes macht sich hier in ungleich höherem Grade geltend als bei proteolytischen Enzymen höherer Tiere. Koaguliertes Eiereiweiß wird auch bei feinster Verteilung nur sehr wenig angegriffen, dagegen wirkt die Amöboprotease sehr energisch auf tote Bakterienleiber ein. Fügt man zu gleichen Mengen einer Bakterienemulsion einerseits frische, andererseits gekochte Enzymlösung, so bemerkt man nach einigen Stunden, daß die anfänglich gleiche Trübung in dem mit wirksamer Enzymlösung beschickten Röhrchen mehr oder weniger abnimmt, und bei mikroskopischer Untersuchung finden sich die vorher durch Chloroformwasser abgetöteten Bakterien in allen Stadien des Zerfalles, eine Erscheinung, die keinesfalls auf eine autolytische Zersetzung derselben bezogen werden kann, da *B. coli*, wie schon erwähnt, einer solchen nicht fähig ist. Während abgetötete Bacillen leicht und rasch verdaut werden, leisten dieselben, solange sie lebendig sind, den entschiedensten Widerstand und werden selbst bei sehr langem Aufenthalt in einer mit Wasser oder NaCl-Lösung bereiteten Enzymlösung nicht verändert. Auch übt eine solche keine agglutinierende Wirkung aus, obschon dies, wie erwähnt, der Inhalt der pulsierenden Vakuole tut.

Mit Rücksicht auf den Säuregehalt der normalen Verdauungsvakuolen sind die Versuche über den Einfluß der Reaktion auf die Wirkung künstlich bereiteter Enzymlösungen von besonderem Interesse. Als Indikatoren verwendete Mouton neben Lackmus vor allem Methylorange und als empfindlichstes Alkalireagens Phenolphtaleïn. Gleiche Portionen von Gelatine wurden durch Zusatz von H_3PO_4 resp. Soda, die eine eben sauer für Methylorange, die andere eben alkalisch für Phenolphtaleïn gemacht. Beide wurden dann in verschiedenem Verhältnis gemischt und der Wirkung des Enzyms ausgesetzt. Dabei ergab sich, daß Verflüssigung (Verdauung) erfolgte, wenn die Gelatinemischung sauer für Phtaleïn, aber alkalisch für Methylorange war. Am günstigsten erwies sich eine Reaktion, die zwischen der Neutralität für Phenolphtaleïn und jener für Lackmus gelegen ist. Doch trat auch noch Verflüssigung ein, wenn die Mischung für Lackmus schwach sauer war. Das gleiche ergab sich bei Versuchen mit Fibrin. Die Verdauung war Null, wenn die Alkalinität stärker war als die, welche den Farbenumschlag von Phenolphtaleïn bewirkt. Von hier aus bis zur Neutralität für Lackmus und selbst ein wenig darüber äußert sich die verdauende Wirkung. Dieselbe hört wieder auf, sobald man sich der Grenze nähert, bei welcher durch Methylorange saure Reaktion angezeigt wird, und darüber hinaus zeigt zwar das Fibrin Zeichen der Quellung, wird aber vom Enzym nicht gelöst. Es wirkt demnach die Amöbenprotease auf Gelatine, Fibrin und tote Bakterienleiber in einem Medium,

welches für Lackmus alkalisch, für Phenolphtaleïn sauer ist. Aus diesem Verhalten läßt sich kein sicherer Schluß auf die Natur des Enzymes ableiten. Auf einen typischen Charakter weist aber wohl die Art der Zersetzung der Eiweißstoffe hin. Fibrinflocken erscheinen sehr bald graulich verfärbt und zerfallen ganz wie unter der Einwirkung von Trypsin pulvrig in kleinste Stückchen, welche sich als Sediment absetzen, um sich in der Folge bei Vorhandensein einer ausreichenden Enzymmenge fast ohne Rückstand zu lösen. Bei vorsichtigem Eindampfen der Verdauungsflüssigkeit erhielt Mouton kleine, in charakteristischer Weise zu Büscheln gruppierte Kristalle, welche sich nach ihren Reaktionen als Tyrosin auswiesen. Auch die Tryptophan-Reaktion (Rosafärbung und violettflockiger Niederschlag bei Zusatz von Bromwasser) konnte mit Erfolg angestellt werden. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß immer auch zugleich Kontrollversuche mit reinen amöbenfreien Colikulturen angestellt wurden. Es kann nach diesen Ergebnissen kaum zweifelhaft sein, daß man es bei der Amöboprotease mit einem richtigen Amöbotrypsin zu tun hat, und es liegt die Vermutung sehr nahe, daß ein gleiches oder wenigstens sehr ähnliches Enzym auch in den Verdauungsvakuolen der Myxomyceten-Plasmodien und wohl auch der Infusorien enthalten ist. Auf alle Fälle scheinen mir die Angaben Krukenbergs über das „Pepsin" der Plasmodien von *Aethalium* dringend der Nachuntersuchung bedürftig. Bedenken gegen den peptischen Charakter des betreffenden Enzyms flößt schon der Umstand ein, daß, soweit einwandsfreie Beobachtungen vorliegen, die proteolytischen Enzyme bei allen wirbellosen Tieren in ihrer Wirkung dem Trypsin ähnlich sind. Uebrigens hatte schon Beijerinck das Enzym, welches in seinen Versuchen mit *A. zymophila* die Verflüssigung der Gelatine bewirkte, als „Trypsin" bezeichnet und stützte sich dabei hauptsächlich darauf, daß jene Erscheinung immer dann am deutlichsten war, wenn die die Amöben begleitenden Mikroben keine Säure produzierten (Hefezellen).

Höheren Temperaturgraden gegenüber erwies sich Amöbotrypsin sehr empfindlich. Schon unter 55° C macht sich eine Verzögerung der Wirkung bemerkbar; $^3/_4$-stündiges Erwärmen auf 54° C setzt die Kraft des Enzyms auf etwa $^1/_{10}$ ihrer ursprünglichen Größe herab. Am günstigsten scheinen Temperaturen zwischen 30 und 50° C zu wirken. Unterhalb 25° ist die Wirkung immer abgeschwächt, aber auch bei Abkühlung auf 8° noch merklich.

Mesnil und Mouton (117) haben auch aus *Paramaecium Aurelia* ein proteolytisches Enzym extrahiert, indem sie die Infusorien unter Benützung ihrer galvanotaktischen Eigenschaften sammelten und mit Chloroform extrahierten (Konservierung in Glyzerin). Die Wirkung des Enzyms entfaltet sich am besten bei (gegen Lackmus) neutraler Reaktion, auch bei schwach saurer oder schwach alkalischer ist sie noch bemerkbar. Einwirkung von 56° C durch eine Stunde setzt die Wirkung herab, 64° C durch eine Stunde setzt sie auf $^1/_{10}$ herab. Gelatine wird gelöst und bei 35° C auch langsam Fibrin, das vorher auf 58° C erhitzt war.

2. Stärkeverdauung.

Wie bei Rhizopoden, scheint Stärke auch von ciliaten Infusorien im allgemeinen nur schwer verdaut und assimiliert zu

werden. Für gewisse Flagellaten, *Protomonas amyli* (*Bodo angustatus* Dj.), *Phyllomitus amylophagus* u. a., bildet dagegen Stärke ein sehr wesentliches Nahrungsmittel, und verfügen die betreffenden Organismen daher auch sicher über die Mittel zur Auflösung und Verzuckerung derselben.

Meissner (115) brachte Stentoren in reines, Stärkekörner enthaltendes Wasser und ließ sie darin, bis sie solche aufgenommen hatten. Dann wurden die Tiere isoliert sich selbst überlassen. Nach 24 Stunden zeigten sich an einzelnen der verschluckten Amylumkörnchen deutliche Korrosionserscheinungen, und in einem Falle ergab die Prüfung mit Jodlösung nur noch eine rotviolette Färbung. Meist gingen aber die gefütterten Stentoren schon nach 48 Stunden zugrunde oder sie schieden, wenn sie nachträglich mit Pflanzen gefüttert wurden, die veränderten Stärkekörner wieder aus. Günstiger erwiesen sich Exemplare von *Climacostomum virens*, die als Resultat ergaben, „daß diese Tiere, wenn ihnen andere Nahrung entzogen wird, nach ca. 24 Stunden die Stärke in einen Stoff überführen, der sich mit Jod rotviolett bis weinrot färbt“ (Dextrin?) und später löst. Vorher treten typische Korrosionserscheinungen auf. Auch *Vorticella nebulifera* nahm die kleinen Körner des Reismehles auf, die dann in Vakuolen eingeschlossen lagen. Meissner beobachtete einmal das Zerfallen eines Stärkekorns in zwei Teilstücke, die sich mit Jod noch dunkelviolett färbten. In einem anderen Falle trat nur noch eine rotviolette Färbung ein. „Ließ man die Tiere während 24 Stunden ruhig verdauen, so zeigte eine spätere Einwirkung von Jodlösung keine weitere Färbung mehr als die gelbe bis braune, die jedes Plasma unter Einwirkung dieses Reagens annimmt: die sich rotviolett färbende Substanz war anscheinend gelöst.“

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte auch Fabre-Domergue (50) bei seinen Untersuchungen an Paramäcien. Wurden die Tiere nach Aufnahme von Stärkekörnern mit Jodserum behandelt, so färbte sich die Stärke blau und um jeden Nahrungsballen war eine Zone geröteten Endoplasmas zu beobachten. Die Rötung wird auf die Bildung von Erythrodextrin bezogen. In den Nahrungsballen und im Endoplasma waren kleine rot gefärbte Körnchen zu beobachten, welche Reste vollkommen verdauter Amylumkörnchen zu sein schienen.

3. Fettverdauung.

Ganz erfolglos blieben alle Versuche Meissners, Fettverdauung bei ciliaten Infusorien festzustellen. Gefärbte (wie auch ungefärbte) Milchkügelchen wurden von Stentoren überhaupt nur selten aufgenommen und meist wieder aus dem Schlunde herausgeschleudert. Aber auch wenn einige davon ins Innere des Plasmakörpers gelangten, wie es namentlich in einigen Fällen bei *Climacostomum virens* geschah, blieben sie völlig unverändert und wurden auch nicht in Vakuolen eingeschlossen. Die mit Alkanna rot gefärbten Fetttröpfchen nahmen zum Teil eine fliederblaue Färbung an als Zeichen der alkalischen Reaktion des sie unmittelbar umgebenden Protoplasmas. Auch Fabre-Domergue (50) sah Milchkügelchen nach kurzer Zeit ($^1/_4$ Stunde) wieder ausgestoßen werden.

Ganz neuerdings hat Nierenstein (132) mit Erfolg Fütterungsversuche mit Fett angestellt, wobei sich herausstellte, daß Paramäcien aus einer Oelemulsion enorme Mengen von Fett aufnehmen und speichern, daß sie aber auch Fett aus anderen Substanzen (Kohlehydrat in Form von Reisstärke, sowie auch anscheinend aus Eiweißkörpern) zu bilden imstande sind. Ein Teil des aufgenommenen Fettes wird sicher verdaut, d. h. hydrolytisch gespalten. Dies ergab

sich am deutlichsten bei Dotterfütterung. „Eine kleine Menge Eigelb wird mit Wasser zu einer milchartigen Emulsion angerührt und letztere der die Tiere enthaltenden Flüssigkeit zugesetzt. Die einzelnen Körnchen des gelben Dotters enthalten, wie die Sudanreaktion lehrt, neben Eiweiß ziemlich viel Fett.“ Untersucht man die gebildeten Nahrungsballen in den einzelnen Perioden der Verdauung, so läßt sich zunächst feststellen, „daß das Fett während der Dauer der ersten Periode ganz unverändert bleibt; die in den Nahrungsballen eingeschlossenen Dotterkörner geben die Sudanreaktion ganz in derselben Weise, wie nicht eingestrudelte Körner. Mit dem Einsetzen der zweiten Verdauungsperiode beginnen dann die Dotterkörnchen zu schwinden, und zwar nicht nur deren eiweißartiger Bestandteil, sondern auch das Fett. Letzteres nimmt immer mehr ab und ist am Schlusse der Verdauung, wenn der Nahrungsballen zu einem kleinen Klümpchen zusammengeschrumpft ist, vollkommen verschwunden. Es findet also eine wirkliche Fettverdauung innerhalb der Nahrungsvakuole statt und sie fällt in dieselbe Periode, in welcher, wie früher ausgeführt wurde, die Proteolyse vor sich geht.“

Es spricht alles gegen die Resorption des genuinen Fettes in Form von Tröpfchen, und zugunsten der Annahme einer Auflösung, d. h. einer Zerlegung des Fettes in seine Komponenten, wie es ja auch bei Metazoen der Fall ist, was außerdem noch dadurch als erwiesen gelten darf, daß die Verfütterung von Glyzerin und Fettsäure ebenfalls Fettspeicherung bewirkt.

h) Assimilationsprodukte (Reservestoffe) der Infusorien.

1. Reserveglykogen.

Wie jede normal ernährte Zelle, verfügen auch gut genährte ciliate Infusorien über ein gewisses Maß von Reservestoffen in Form organischer Verbindungen, die jedoch nur zum kleinsten Teil genauer bekannt sind. Schon 1880 bemerkte Certes (28), daß zahlreiche Ciliaten bei Behandlung mit Jodserum eine mahagonibraune oder weinrote Färbung annehmen. Er schloß hieraus auf die Gegenwart von Glykogen. Auch zeigte er, daß die Färbung, wie es bei Glykogen der Fall ist, durch Erwärmung schwindet und beim Erkalten wiederkehrt. Ueber die Form, in der das Glykogen im Plasma vorkommt, sowie über seine Lokalisation haben zuerst Maupas (112) und Barfurth (2) genauere Angaben gemacht. Ersterer studierte speziell *Paramaecium Aurelia* und fand (mittels Jodfärbung) gelöstes Glykogen im Endoplasma diffus verbreitet. Bald färbt sich letzteres total, bald nur stellenweise braun, oder die Färbung beschränkt sich auf bestimmte Körperstellen. Beim Pressen solcher Tiere quillt das Glykogen als braune Masse hervor und löst sich im umgebenden Wasser auf, so daß das Plasma schließlich grünlichgelb gefärbt zurückbleibt. Barfurth fand Glykogen bei *Opalina ranarum*, *Paramaecium Aurelia*, *Bursaria*, sowie bei *Vorticella microstoma*. Es gelang ihm, das Vorhandensein des Glykogens bei den Infusorien nicht nur mikrochemisch, sondern auch durch die chemische Analyse festzustellen, indem er eine Kultur von *Glaucoma scintillans* in Amnionwasser der Kuh herstellte, welches bald zu faulen begann. Später wurde noch ab und zu „eine dünne Lösung von Salzen (NaCl, K_3PO_4,

Na_2CO_3) und von Zucker zugefügt. Die Tiere gediehen in der Lösung so gut, daß nach etwa 8 Tagen jedes Tröpfchen, unter dem Mikroskop betrachtet, von Infusorien wimmelte.“ Dann wurde die ganze Flüssigkeit eingedampft und nach der BRÜCKEschen Methode auf Glykogen verarbeitet. Eine Probe des Niederschlages wurde in eine gelblichbraune LUGOLsche Lösung gebracht: „es umgab sich sofort mit einem rotbraunen Hof; eine Probe der Lösung wurde in ein weißes Porzellanschälchen gebracht und ein Jodsplitterchen zugefügt; die Flüssigkeit in der Umgebung desselben färbte sich schnell braunrot; eine andere Probe wurde mit verdünntem HCl gekocht und lieferte dann eine schwache, aber deutliche TROMMERsche Reaktion.“ Hierdurch hält BARFURTH das Vorhandensein von echtem Glykogen in Infusorien für bewiesen.“ Von den glykogenhaltigen „Glanzkörpern“ der *Pelomyxa* war schon früher die Rede.

Außerordentlich reich an einem glykogenähnlichen Reservestoff in Form dunkler. stark lichtbrechender Körner ist das Endoplasma der Gregarinen.

Wir verdanken BÜTSCHLI (21) und MAUPAS (112) eingehende Untersuchungen dieses als „Paraglykogen“ bezeichneten Kohlehydrates. Die meist rundlichen Körner, welche sich in ähnlicher Form auch bei einigen ebenfalls endoparasitisch lebenden ciliaten Infusorien finden (*Nyctotheres* und *Balantidium*), zeigen sehr verschiedene Größe (1—20 μ) und sind auch in ihrer Form ziemlich variabel (sphärisch, oval abgeplattet, scheibenförmig oder unregelmäßig), für eine bestimmte Art aber konstant und charakteristisch. Bisweilen erscheinen die größeren Körner deutlich geschichtet, ähnlich wie Pflanzenstärke. Zwischen gekreuzten Nicols zeigen sie, wie Stärkekörner, ein dunkles Kreuz. Mit Jod behandelt, färben sie sich braun bis braunviolett, nach Zusatz von Schwefelsäure schön weinrot bis veilchenblau. Ganz unlöslich in kaltem Wasser, lösen sie sich leicht beim Erhitzen. Die Lösung opalisiert gewöhnlich und färbt sich bei Jodzusatz weinrot bis purpurrot. Durch zugesetzten Speichel wird das Paraglykogen rasch verändert, liefert aber keinen reduzierenden Zucker; dagegen ist dies der Fall bei längerem Kochen mit verdünntem H_2SO_4. Bezüglich der physiologischen Bedeutung dieses in den Gregarinen meist massenhaft abgelagerten Körpers vertritt BÜTSCHLI die Ansicht, daß er wie das in Flagellaten eingelagerte Amylum oder Paramylum als ein gespeicherter Nahrungsstoff anzusehen ist.

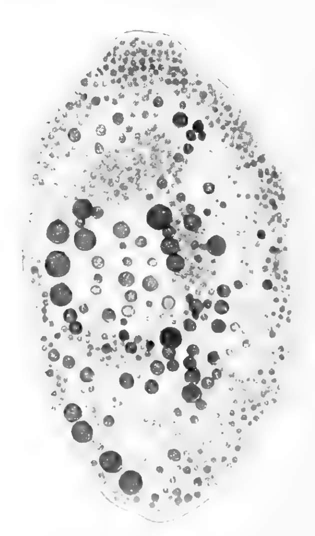


Fig. 61. Fettreiches *Paramaecium* aus Heuaufguß (nach NIERENSTEIN).

2. Reservefett.

In jüngster Zeit hat NIERENSTEIN (132) den Nachweis geliefert, daß Infusorien (*Paramaecium caudatum*), wenn sie sich unter natürlichen Ernährungsbedingungen befinden, auch stets eine mehr oder minder erhebliche Menge von Fettkörnchen enthalten. „Durch Wahl einer geeigneten Nahrung konnte die Menge des im Endoplasma

gespeicherten Fettes bis zu einem solchen Grade gesteigert werden, daß das Endoplasma von dicht gedrängten Fettkörnchen ganz erfüllt war. Der Nachweis gelingt leicht bei Anwendung einer Lösung von Sudan III in 80-proz. Alkohol und nachträglichem Zusatz von verdünnter Lauge, wobei in dem gequollenen Körper jedes einzelne Fetttröpfchen aufs schärfste hervortritt (Fig. 61).

Die Bedeutung dieses Fettes als Reservestoff ergibt sich aus dem Umstande, daß es durch Hungern zum Schwinden gebracht wird.

i) Inanitionserscheinungen.

Die außerordentlich lebhaften Bewegungen der meisten ciliaten Infusorien machen ihre erstaunliche Gefräßigkeit ohne weiteres verständlich, und es erscheint daher auch begreiflich, daß sie bei Nahrungsentziehung rasch tiefgreifende Veränderungen erleiden, die in vieler Beziehung von großem Interesse sind und namentlich von H. Wallengreen (182) einer eingehenden Untersuchung unterworfen wurden.

Um die Infusorien (*Paramaecium caudatum*, *Colpidium*) zum Hungern zu bringen, müssen sie in reines, möglichst nahrungsfreies Wasser übertragen werden; es wurde hierbei ihre negative Geotaxis benutzt.

„Ein Quantum der Infusionsflüssigkeit (Heuinfus) wurde in ein langes Glasrohr gegossen, welches dann mit reinem Leitungswasser aufgefüllt, etwas umgeschüttelt und danach senkrecht aufgestellt wurde. Nach einigen Stunden waren die meisten Paramäcien und eine große Menge Colpidien am oberen Ende des Rohres angesammelt. Mit einer Pipette wurden sie hier aufgefangen und in ein zweites gleichartiges Glasrohr gebracht. Dieses wurde wieder ebenso mit reinem Wasser aufgefüllt usw. Dies Verfahren wurde so oft (5—6mal) wiederholt, bis die Infusorien in vollkommen reines Wasser überführt waren.“ Dann wurden sie in kleinere Glasröhrchen verteilt und in diesen mit Watte verschlossen aufbewahrt.

Von einer völligen Bakterienfreiheit der Kulturen kann natürlich auch in diesem Falle nicht die Rede sein, da es außerordentlich schwer, wenn überhaupt möglich ist, Paramäcien wirklich frei von Bakterien zu bekommen. Indessen haben sich dieselben niemals nachweisbar vermehrt und daher auch die Resultate wohl nicht wesentlich beeinflußt.

Nach einigen Hungertagen findet man bei den meisten Paramäcien und Colpidien keine Nahrungsvakuolen mehr. Auch die Nahrungsballen, welche am Anfang des Hungers zahlreich im Endoplasma vorhanden waren, sind verschwunden. Infolgedessen erscheint der Körper bei durchfallendem Licht ziemlich hell und durchscheinend und außerdem schmäler, mehr abgeplattet und verkleinert. „Die Paramäcien, welche am Anfang der Inanition eine Körperlänge von 0,25 bis 0,3 mm und eine Breite von 0,07—0,08 mm hatten, sind während der ersten Hungerzeit kleiner und schlanker geworden. Nach einer 10 Tage dauernden Inanition waren sie nur noch 0,16—0,17 mm lang und 0,028—0,042 mm breit. „Es kann diese Verkleinerung nicht auf Teilung der Individuen beruhen, da diese Vermehrungsart in den Hungerkulturen fast ganz sistiert, und muß daher wohl auf eine starke Abnahme des Endoplasmas zurückgeführt werden. Infolgedessen legt sich die Körperoberfläche oft in ziemlich tiefe Furchen und scharfe Falten. „Erst wenn alle Reservestoffe des Endoplasmas verbraucht

sind und dieses selbst angegriffen ist, dann werden auch andere Teile des Plasmakörpers geopfert, um das Leben so lange wie möglich zu erhalten.“ Damit beginnt die zweite Periode der Inanition, die vor allem durch das Auftreten von Flüssigkeitsvakuolen mit einem wasserhellen Inhalt charakterisiert ist. Dieselben treten als kleine Bildungen an verschiedenen Stellen des Endoplasmas auf und füllen unter gleichzeitiger oft gewaltiger Größenzunahme schließlich das ganze Innere des Körpers aus (l. c., Taf. I, Fig. 67). WALLENGREEN hält es für wahrscheinlich, daß es sich bei der Bildung dieser Hungervakuolen um die Entstehung osmotisch wirkender Zerfallsprodukte handelt, die nicht hinreichend schnell durch die kontraktile Vakuole ausgeschieden werden können. Um diese Zeit lassen sich dann auch Veränderungen am Ektoplasma konstatieren. „Seine innersten Schichten werden hier und da zur Seite oder zwischen zwei aneinander liegende Vakuolen gedrückt, kleine Teile davon kommen in das Endoplasma hinein und werden mit den Plasmaströmungen fortgeführt. Anscheinend ist das früher ziemlich feste Ektoplasma durch das eingedrungene Wasser weicher oder flüssiger geworden, und darum geht dieser Resorptionsprozeß jetzt verhältnismäßig schneller vor sich. Immer neue Schichten werden angegriffen, losgerissen und dem Unterhalten des Lebensprozesses geopfert. So nimmt das Ektoplasma während der letzten Hungertage an Mächtigkeit ab und wird schließlich sehr dünn.“ Schließlich werden die demselben eingelagerten Trichocysten durch die fortdauernde Plasmaströmung losgerissen und gelangen in das Endoplasma, in dem sie nun durch die Strömung herumgeführt werden. „Bei Vitalfärbung mit Neutralrot nehmen die Trichocysten der normalen Paramäcien und diejenigen, welche bei ausgehungerten Tieren im Ektoplasma gelegen sind, keinen Farbstoff auf, sondern erscheinen auch in stärkeren Lösungen ganz hell. Anders verhält es sich aber mit denjenigen Trichocysten, die bei den ausgehungerten Paramäcien in das Endoplasma gelangt sind, sie färben sich nämlich tief rot auch in einer schwachen Lösung. Aus diesem Verhalten darf man wohl den Schluß ziehen, daß die Trichocysten im Endoplasma von den Verdauungssäften angegriffen sind und also als Nahrung verbraucht werden.“ „Auf jeden Fall wird mit dem Material, welches das Ektoplasma liefert, der Lebensprozeß der letzten Hungertage unterhalten“ (WALLENGREEN). Mit diesen zu einer sehr auffallenden Deformation des Körpers führenden Veränderungen gehen auch Zerfallserscheinungen des Kernes (Makronucleus) Hand in Hand. Durch den Druck der „Hungervakuolen“ wird derselbe zersprengt und zerfällt schließlich unter Freiwerden des in seinem Inneren gelegenen runden Kernkörpers, der als der einzige Teil des Makronucleus sich bis zum Ende der Hungerperiode erhält und allen den letzten durchgreifenden Veränderungen im Körper zu widerstehen vermag.

Selbst stark vakuolisierte und deformierte Paramäcien können sich bei vorsichtiger Zufuhr von Nahrung wieder erholen und eine normale Körperform annehmen, vorausgesetzt, daß die Veränderungen lebender Substanz nicht so durchgreifend sind, daß das Protoplasma schon mehr oder weniger körnig zerfallen ist. „Wenn man verhungerte Infusorien in die Nährflüssigkeit überführt, nehmen sie schon nach einigen Stunden ein wenig Nahrung auf. Damit beginnt auch der Assimilationsprozeß. Es bildet sich wieder neue lebende Substanz. Da bei diesen verhungerten und entkräfteten Infusorien der Stoffwechsel während den ersten Stunden

vermutlich noch nicht einen so großen Umfang erreicht, wie bei normalen Individuen, so können die kontraktilen Vakuolen auch die im Endoplasma noch zurückgebliebenen osmotisch wirkenden Zerfallsprodukte gleichzeitig mit der Ausscheidung der neuen Zersetzungsprodukte fortschaffen. Infolgedessen verkleinern sich während der ersten Auffütterungszeit die Hungervakuolen immer mehr, um zuletzt ganz zu verschwinden. Die stark angeschwollenen Paramäcien werden infolgedessen wieder schlank und dünn, ein Zustand, der jedoch nur kurze Zeit andauert. Es werden jetzt immer mehr Nahrungsvakuolen aufgenommen, und somit erreichen die Tiere während der beiden ersten Tage wieder ihren normalen Körperumfang" (Wallengreen).

Ueber die durch Hunger bedingten Rückbildungserscheinungen bei *Trichosphaerium*, einer eigenartigen Foraminiferen-Species, hat Schaudinn (154) einige Angaben gemacht. „Die ersten Veränderungen gegenüber normalen Tieren bestehen darin, daß am 2. oder 3. Tage alle Pseudopodien eingezogen werden. Nachdem die im Weichkörper vorhandenen Nahrungskörper vollständig verdaut sind, werden die unverdaubaren Reste allmählich ausgestoßen, bis das Plasma vollkommen von Fremdkörpern befreit ist. Zugleich mit diesen Vorgängen beginnen die Zellkerne sich an einzelnen Stellen zu kleinen Gruppen zusammenzulagern. Nachdem das Plasma ganz rein geworden ist, wird dasselbe grob vakuolisiert und zwar scheint diese Vakuolisierung von der Peripherie gegen das Zentrum vorzuschreiten. Im weiteren Verlaufe vereinigen sich die einzelnen Kerngruppen zu einer einzigen großen Gruppe, und die Zelle rundet sich kugelig ab. Die Vakuolisierung nimmt immer mehr zu, und zwar werden jetzt umgekehrt wie zu Anfang die zentralen Vakuolen immer größer ... Schließlich zerfällt das Plasma (nach etwa 3 Wochen) in eigentümlicher Weise, indem es sich zunächst in wenige große Kugeln zerteilt, die wieder in kleinere sich auflösen, welche dann ganz verschwinden. Der Kernhaufen bleibt schließlich allein in der zusammengefalteten Gallerthülle übrig und leistet noch lange Widerstand" (Schaudinn).

Unter allen Umständen sind wieder die Kerne die widerstandsfähigsten Teile der Trichosphärien, was mit dem Verhalten der Kerne bei Verdauung gefressener Individuen, wie es früher geschildert wurde, übereinstimmt.

E. Zusammenfassung.

Versucht man, sich auf Grund der zahlreichen im vorstehenden mitgeteilten Erfahrungen über die Verdauungsvorgänge bei Protozoen ein Bild davon zu machen, wie sich die Ausnützung und Verwertung der wichtigsten organischen Nährstoffe (Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette) bei diesen einzelligen Organismen gestaltet und inwiefern sich etwa Vergleichspunkte mit Metazoen herausstellen, so erscheint es, wenn man von gewissen noch zu besprechenden Flagellaten-Formen absieht, die sich teils holophytisch, teils saprophytisch zu ernähren vermögen, vor allem bemerkenswert, daß, soweit wir wissen, die Aufnahme geformter fester Nahrungskörper für die Erhaltung des Lebens unbedingt erforderlich ist. Dies gilt von allen Rhizopoden (Amöben, Foraminiferen, Heliozoen, und wohl auch den meisten Radiolarien), von der Mehrzahl der Flagellaten und allen Infusorien (mit Ausnahme der parasitisch lebenden Formen). Auch die Suctorien (Acineten) fallen eigentlich nicht aus der Reihe, indem sie sich von der Leibessubstanz anderer Infusorien ernähren, freilich nur soweit dieselbe flüssig ist. Die bei weitem wichtigste Rolle als Nährstoffe scheinen unter allen Umständen die Eiweißkörper zu spielen, und es steht daher auch

die „Proteolyse“ im Vordergrunde der Verdauungserscheinungen. Geformte (und wohl auch gelöste) Eiweißstoffe werden gelöst resp. chemisch umgewandelt, wobei die gleichen Agentien in Wirksamkeit treten, wie bei Metazoen oder bei der intracellularen Eiweißverdauung in Pflanzenzellen, nämlich proteolytische Enzyme. Ueber die Beziehungen derselben zum Protoplasma des Zellkörpers waren die Ansichten bis in die neueste Zeit sehr geteilt, und man neigte zunächst der Auffassung zu, daß Enzym und Plasma zu einem untrennbaren Ganzen verschmolzen, die Verdauung der Eiweißkörper daher eine „protoplasmatische“ sei, d. h. die lebende Substanz an sich besorge bei den Protisten die Verflüssigung und weitere Umwandlung des aufgenommenen Nahrungseiweißes. So stellte Krukenberg in seinen „Grundzügen einer vergleichenden Physiologie der Verdauung“ (1886) die protoplasmatische oder cellulare Verdauung der sekretorischen, extracellularen gegenüber. Nur die letztere sollte auf Wirkung abgesonderter Enzyme beruhen, die erstere hingegen einen rein „vitalen“ Vorgang darstellen. Noch neuerdings (1904) äußerte sich auch Gurwitsch (Morphologie und Biologie der Zelle) in ähnlichem Sinne. („Bei der intracellularen Verdauung seitens der Protozoen suchen wir vergebens nach einer räumlichen Sonderung oder speziellen Behältern von Fermenten.“ „Der Schluß ist nicht zu umgehen, daß bei den Protisten dem Zellplasma als solchem die fermentative Wirkung zufällt, daß dasjenige, was wir bei den Metazoen als totes Sekret, als einen chemischen Begriff aufzufassen gewöhnt sind, als integrierender Bestandteil des Plasmas sich innerhalb einer Zelle befindet.“ „Die intracellulare Verdauung ist nicht etwa mit innerer Sekretion eines Fermentes, d. h. einer räumlichen Trennung desselben aus dem Plasmagefüge verbunden, sondern wird vom Plasma selbst ohne Beeinträchtigung seiner stofflichen Tätigkeit oder Stoffverlust vollzogen.“)

Eine derartige Auffassung, die ja auch in bezug auf die intracellularen Verdauungsprozesse bei pflanzlichen Zellen lange Zeit herrschend war, läßt sich nicht länger aufrecht halten, seitdem Enzyme bekannt geworden sind, welche zwar sehr fest am Plasma haften und unter normalen Verhältnissen ihre Wirkungen nur intracellular entfalten, durch geeignete Maßnahmen aber doch isoliert werden können. Buchners Entdeckung der „Zymase“ hat der Vorstellung, daß bei den intracellularen Verdauungsvorgängen das „lebende“ Plasma in einer besonderen, nicht näher zu definierenden Weise beteiligt sei, allen Boden entzogen. Das Studium der mikroskopisch erkennbaren Erscheinungen, welche die Verdauung der Protozoen begleiten, bildet nun zu der rein chemischen Untersuchung der intracellularen Enzyme eine sehr erwünschte Ergänzung, indem sie es ermöglichen, nicht nur über die Art des Wirksamwerdens, sondern auch über die Bildung und Absonderung der betreffenden Enzyme näheren Aufschluß zu erhalten. Denn daß es sich bei der Protistenverdauung tatsächlich um eine intracellulare Absonderung wirksamer Verdauungssekrete handelt, kann nach den vorliegenden Untersuchungen nicht wohl bezweifelt werden. Damit verliert aber die Krukenbergsche Unterscheidung völlig ihre Berechtigung, und es darf als sicher gelten, daß die intra- und extracellulare Verdauung bei Pflanzen und Tieren Vorgänge darstellen, zwischen

denen kein Wesensunterschied besteht. „In beiden Fällen handelt es sich um die Wirkung von Enzymen, die von der lebenden Zelle produziert werden, und der Unterschied besteht nur darin, daß in dem einen Falle die nach außen sezernierten Fermente im umgebenden Medium zur Wirkung gelangen (fleischfressende Pflanzen, gewisse Pilzenzyme, Verdauungssekrete der Metazoen), während im anderen Falle die Enzyme im Innern der Zelle ihre Wirksamkeit entfalten“ (Nierenstein). Aber auch im letzteren Falle handelt es sich oft um eine Lokalisierung der Verdauung auf bestimmte Stellen des Plasmakörpers, und gerade dieser Umstand läßt die Protozoenverdauung so wichtig erscheinen für die Erkenntnis des wahren Wesens der intracellularen Verdauungsprozesse. So wenig die Ehrenbergschen „Mägen“ der Infusorien der Kritik vom morphologischen Standpunkte aus standzuhalten vermochten, so sind sie doch durch die physiologische Forschung in gewissem Sinne rehabilitiert worden, indem sich herausstellte, daß die Nahrungskörper nicht nur bei den Ciliaten, sondern auch bei Flagellaten und vielen Rhizopoden und Heliozoen zunächst in Vakuolen eingeschlossen werden, in deren Innerem sich weiterhin die „Verdauung“ vollzieht. Die Bildung dieser Nahrungsvakuolen erfolgt teils sofort bei der Aufnahme durch miteingeschlucktes Wasser, teils nachträglich durch Absonderung von Flüssigkeit seitens des Plasmas. Während der ersten Zeit reagiert der Vakuoleninhalt fast immer mehr oder minder deutlich sauer, wie es scheint infolge des Vorhandenseins einer freien Mineralsäure. Ueber die Bedeutung dieser Tatsache herrscht noch keine volle Klarheit. Während die Schule Metschnikoffs daran festhält, daß die Verdauung der Eiweißkörper in einem sauren Medium erfolgt und demnach peptischen Charakter zeigt, wofür hauptsächlich der vermeintliche Nachweis eines peptischen Enzyms im Plasmodium von *Aethalium* durch Krukenberg geltend gemacht wird, beginnt nach den neuesten vorliegenden Untersuchungen die Proteolyse immer erst, wenn die saure Reaktion durch nachträgliche Absonderung einer alkalischen Flüssigkeit neutral resp. schwach alkalisch geworden ist. Die Annahme eines trypsinähnlichen Enzyms wird auch dadurch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß es Mouton gelang, aus Amöben ein solches direkt darzustellen. Nach den Untersuchungen von Nierenstein würde man in gewissen, durch Neutralrot färbbaren Körnchen (Granula) des Endoplasmas der ciliaten Infusorien eine Vorstufe des proteolytischen Enzyms zu erblicken haben, indem er zeigen konnte, daß sich diese Granula zunächst außen um die Vakuole sammeln, dann eindringen und sich schließlich auflösen. Ob etwas Aehnliches auch bei anderen Protozoen vorkommt, bedarf weiterer Untersuchung, auch kann es vorläufig nur als eine Vermutung bezeichnet werden, daß die Säureabsonderung mit der Aktivierung des „Proenzyms“ (Zymogens) in Zusammenhang steht. Bezüglich der Kohlehydratverdauung kann es als sichergestellt gelten, daß das Vermögen, Stärke zu lösen, eine sehr weit (und vielleicht allgemein) verbreitete Eigenschaft der Protozoen darstellt. Da die Veränderungen, die die Stärkekörner hierbei erfahren, mit denjenigen übereinstimmen, die mit diastatischen Enzymen behandelte Stärke aufweist, so kann man wohl annehmen, daß es sich bei der in den Protisten stattfindenden Stärkeverdauung um die Wirkung analoger, von diesen Organismen abgesonderter (Endo-)Enzyme handelt. Die Aufspeicherung

gelöster und verzuckerter Stärke in Form von Glykogen und ihr Schwund bei Nahrungsentziehung wurde an *Pelomyxa* in überzeugender Weise sichergestellt. Auch findet sich Glykogen sonst sehr häufig als Reservematerial (Ciliata, Gregarinen).

Auch die Aufnahme, Speicherung und Ausnützung von Fett ist (für Infusorien) neuerdings durch NIERENSTEIN sichergestellt worden.

III. Der pflanzliche Ernährungstypus bei Protozoen.

Es darf zurzeit als sicher erwiesen gelten, daß Protozoenformen aus verschiedenen Klassen in einem symbiotischen Verhältnis mit gewissen einzelligen Algen stehen und sich auf Kosten derselben ernähren. Zu dieser eigenartigen physiologischen Vergesellschaftung leiten andere Formen über, welche durch den Besitz ihnen selbst zugehöriger, CO_2 assimilierender Pigmente in den Stand gesetzt sind, sich ausschließlich oder wenigstens unter Umständen nach Art echter Pflanzen zu ernähren. In dieser Beziehung bieten vor allem die Flagellaten zahlreiche interessante Beispiele, welche die Grenze zwischen Pflanze und Tier völlig verwischt zeigen und mit dem gleichen Rechte diesen oder jenen zugerechnet werden können.

A. Chromomonadinen.

Als „Chromomonadinen" (Fig. 62) hat KLEBS (94) eine größere Anzahl von Flagellaten zusammengefaßt, welche hauptsächlich dadurch charakterisiert

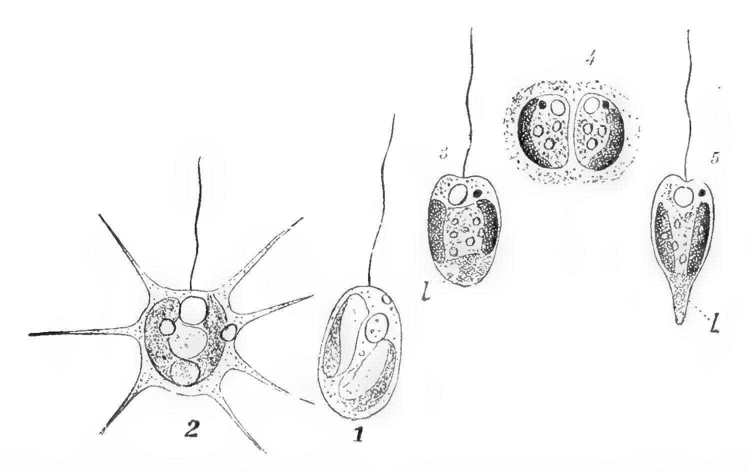


Fig. 62. *1, 2 Chrysamoeba radians* nach KLEBS. *3, 4, 5 Chromulina ovalis*, Leukosin (nach OLTMANNS aus DOFLEIN).

sind, daß sie in ihrem Plasmakörper in der Regel ein oder zwei gelbbraune Farbstoffplatten einschließen, mittels deren sie sich im Lichte meist pflanzlich (holophytisch) ernähren, d. h. CO_2 assimilieren.

Nur ein kleiner Teil der bekannten Arten besitzt noch die Fähigkeit, sich nach Art der Tiere durch Aufnahme fester Stoffe zu ernähren und so zu gleicher Zeit pflanzliche wie tierische Ernährungsweise zu vereinen. Das erste Beispiel entdeckte STEIN bei *Chrysomonas flavicans*, in deren Körper er andere Organismen vorfand, und von der er daher tierische Ernährung vermutete. Dies wurde von

WYSOTZKI und KLEBS bestätigt. Im Hinterende des Körpers befanden sich aufgenommene Algen (*Chlamydomonas*), ferner Diatomeen. Die Art und Weise der Aufnahme wurde nicht beobachtet. WYSOTZKI stellte auch für die Arten der Gattung *Ochromonas* die gleiche Ernährungsweise fest. Bei *O. triangulata* werden mit Hilfe von Pseudopodien Bakterien, Oeltropfen von *Pinus Cembra* aufgenommen und ins Hinterende geschafft. Vielleicht wirken aber, wie KLEBS, dem ich die vorstehenden Angaben entnehme, bemerkt, weniger Pseudopodien dabei mit als Vakuolen. Bei einer *Ochromonas* beobachtete er die Bildung einer solchen Nahrungsvakuole am Vorderende wie bei *Monas,* aber allerdings ohne daß in diesem Falle Nahrung erfaßt wurde. Dagegen beobachtete er sehr oft die Nahrungsaufnahme bei *Ochromonas crenata,* die sich ganz wie bei *Monas* (siehe „Flagellaten") vollzieht. Die Individuen, häufig sich an Algenfäden festsetzend, bilden von sich aus am Vorderende Vakuolen, die oft beträchtliche Größe erreichen. Durch die Bewegung der Hauptgeißeln oder von sich aus kommen Bakterien etc. in die Nähe, berühren die Blase und werden eingesogen. Ich kann auch hier den Verdacht nicht unterdrücken, daß es sich nicht sowohl um eine Vakuole als vielmehr um ein Pseudopodium gehandelt hat.

Leider sind wir über die physiologische Funktion der Chromatophoren, die ja ohne allen Zweifel als Assimilationsorgane aufzufassen sind, bis jetzt nicht näher unterrichtet. Sicher aber handelt es sich bei diesen gefärbten Körpern nicht wie in anderen später zu betrachtenden Fällen um parasitische Eindringlinge pflanzlicher Natur, sondern um autochthone Erzeugnisse der betreffenden Organismen, die sich immer scharf gegen das umgebende Plasma abgrenzen. Die Färbung beruht auf einem ihren Plasmakörper gleichmäßig durchtränkenden Farbstoff oder vielmehr einem Gemisch mehrerer verschiedener Pigmente.

Darauf scheint der Umstand hinzudeuten, daß das „Chrysochrom", wie KLEBS den gelben Farbstoff der Chrysomonaden bezeichnet, wie das sogenannte Diatomin bei Behandlung mit Alkohol zunächst grün wird, bevor die Auflösung erfolgt. „Wahrscheinlich wird also, wie bei den Bacillariaceen, durch den Alkohol zunächst ein brauner bis gelber Farbstoff entfernt, worauf die Chlorophyllfärbung, die durch ihn verdeckt wurde, sichtbar wird" (BÜTSCHLI). Leider ist über das spektroskopische Verhalten des Farbstoffes nichts bekannt. „Die Lage der Chromatophoren im Plasma scheint stets den Anforderungen ihrer Funktion, welche ja unter Einwirkung des Lichtes eintritt, zu entsprechen. Das heißt, sie liegen stets peripherisch, dicht unter der Körperoberfläche und erstrecken sich gewöhnlich über die ganze Länge der Körperseiten, indem sie sich mit ihren Längsrändern so nähern, daß nur ein schmaler, ungefärbter Zwischenraum zwischen ihnen bleibt". (BÜTSCHLI.) Minder regelmäßig ist die Stellung der beiden grünen bis braunen Farbstoffkörper bei der Gattung *Dinobryon.*

Als Assimilationsprodukt betrachtet KLEBS eine den Chrysomonadinen eigentümliche weiße, stark lichtbrechende Substanz, die bei anderen Flagellaten nicht vorkommt und die zuerst STEIN für *Dinobryon* und *Uroglena* als fettartig erklärte. KLEBS, welcher dieselbe bei allen, auch den tierisch sich ernährenden Arten beobachtete, bezeichnet sie als „Leukosin", ohne jedoch den chemischen Charakter genauer feststellen zu können. Jedenfalls handelt es sich nicht um Fett, da es in Wasser löslich ist. ROSTAFINSKI glaubte, daß es sich vielleicht um Zucker (Glykose) handle, was wohl ganz undenkbar ist, auch für die Eiweißnatur der flüssigen Masse fehlen bis jetzt alle Anhaltspunkte. „Das Leukosin kann in einzelnen Tropfen auftreten oder breitet sich, den Raumverhältnissen sich anschmiegend, in verschiedener Weise aus." Neben dem Leukosin kommen als Inhaltbestandteile in sehr wechselnden

Mengen kleine ölartige Tröpfchen vor, die unlöslich in Wasser, löslich in Alkohol sind. (KLEBS.)

Wie bei anderen chlorophyllführenden Pflanzen tritt dagegen bei den Cryptomonadinen, deren beide gelbbraune bis oliven- oder blaugrüne Chromatophorenplatten gewöhnlich die Seitenflächen so völlig überdecken, daß nur auf der Bauch- und Rückenseite eine zarte, ungefärbte Zwischenlinie bleibt, Stärke als Assimilationsprodukt auf, die sonst nirgends bei den Flagellaten resp. den Chrysomonadinen vorkommt, wohl aber bei den Dinoflagellaten, die sich wie jene mittels ihrer Chromatophoren im wesentlichen holophytisch ernähren. Die Färbung derselben ist bei den marinen Formen meist gelb bis braunrot, bei den in Süßwasser lebenden dagegen oft mit einer mehr oder weniger starken Beimischung von Grün. In der Regel handelt es sich wohl auch hier um das gleichzeitige Vorhandensein mehrerer Farbstoffe, die stets an protoplasmatische Gebilde (Chromatophoren) gebunden erscheinen, die manchmal so dicht gedrängt liegen, daß die ganze Zelle davon gefärbt erscheint, und dadurch leicht der Irrtum erweckt werden kann, als sei das ganze Plasma diffus gefärbt. Zwei große, dünne Chromatophorenplatten finden sich bei der Gattung *Exuviella*, während sonst meist zahlreiche kleine Chromatophoren vorhanden sind. Oft sind die Formen derselben so kompliziert, daß es eines eingehenden Studiums bedarf, um völlige Klarheit zu gewinnen.

B. Dinoflagellaten.

a) Farbstoffe.

Ueber die Farbstoffe der Dinoflagellaten (Peridineen) sind wir hauptsächlich durch F. SCHÜTT (170) näher unterrichtet. Er untersuchte verschiedene Peridineen der Kieler Bucht (***Ceratium tripos***, *fusus*, *furca*, *Peridinium divergens*), unter welchen *Ceratium tripos* bei weitem an Zahl überwog. Solange die Peridineen lebendig waren, erschien das Wasser durch sie rotbraun gefärbt, beim Absterben der Zellen änderte sich die Farbe, indem sie in ein unbestimmtes Grünlichgelb umschlug. „Gleichzeitig mit diesem, durch die Verfärbung der Chromatophoren bedingten Farbenumschlag geht eine schwache Rotfärbung der Flüssigkeit einher. Der im Leben einheitliche Farbstoff trennt sich also beim Absterben in zwei, einen rötlichen, ins Wasser hinausdiffundierenden und einen gelblichgrünen, in den Chromatophoren zurückbleibenden. Den ersteren Anteil bezeichnet SCHÜTT als „Phycopyrrin“, welches am besten durch mehrstündiges Stehenlassen der mit destilliertem Wasser zu einem Brei angerührten Peridineen als dunkelbraunrote Flüssigkeit erhalten wird. Das Absorptionsspektrum zeigt so große Aehnlichkeit mit dem des Chlorophylls, daß SCHÜTT auf eine nahe Verwandtschaft beider Farbstoffe zu schließen geneigt ist. Das Absorptionsmaximum zwischen B und C entspricht in seiner Lage ganz dem Absorptionsbande I. „Außer in diesem Bezirke im Rot findet noch eine starke Absorption im grünen und blauen Teil des Spektrums statt, eine Eigenschaft, die das Phycopyrrin gleichfalls mit Chlorophylllösungen gemein hat. Bei stärkerer Konzentration zeigte der Farbstoff noch ein weiteres Band bei λ 605—625, welches, bedeutend schwächer als Band I, dem Band II des Chlorophyllspektrums in seiner Lage entspricht.“ Durch seine Wasserlöslichkeit vom Chlorophyll verschieden, stimmt das Phycopyrrin mit jenem wieder in bezug auf die Löslichkeit in Alkohol, Aether und Benzol überein. Ohne wesentliche Aenderungen der Absorptionserscheinungen ist die Farbe der Benzollösungen gelb. Mit dem Farbstoff der Diatomeen („Diatomin“) ist das Phycopyrrin sicher nicht identisch.

Werden die mit Wasser ausgezogenen Peridineen mit Alkohol zu einem dicken Brei angerührt, so geben sie eine portweinrote Lösung, deren spektroskopische Prüfung ein vom gewöhnlichen Chlorophyll völlig verschiedenes Spektrum

liefert. Es fehlt vor allem die starke Absorption zwischen λ 65 und 68, d. h. das Band I. Die Endabsorption beginnt schon im Gelb, so daß das hauptsächliche Charakteristikum dieses Farbstoffes die starke Absorption des stärker brechbaren Spektralteiles ist. Schütt bezeichnet ihn als „Peridinin" und ist der Meinung, daß er bei den Peridineen die Stelle vertritt, die bei den chlorophyllgrünen Pflanzen das Xanthophyll einnimmt, indem er mit einem dritten, in Alkohol etwas schwerer löslichen gelbgrünen Farbstoff vergesellschaftet vorkommt, der ausgesprochenen Chlorophyllcharakter besitzt und der sich durch weitere wiederholte Extraktion der Peridineenmasse mit kaltem Alkohol gewinnen läßt. Ausnahmsweise können Peridineen statt der gewöhnlichen braunroten Färbung blaugrün (*Gymnodinium aeruginosum*) oder hell-gelbgrün (*Glenodinium oculatum*) erscheinen. Auch hier handelt es sich um bestimmt geformte Chromatophoren, deren Pigment in alkoholischer Lösung spangrün erscheint und mit dem der Phycochromaceen große Aehnlichkeit besitzt. Ueber seine chemischen und optischen Eigenschaften ist bisher nichts Näheres bekannt. Bütschli ist der Meinung, daß Chlorophyll und Diatomin in wechselnden Verhältnissen die eigentümliche Färbung dieser wenigen Formen bedingt.

Während bei den meisten Peridineen die Chromatophoren unmittelbar unter der Oberfläche des Plasmakörpers liegen, gibt es einige wenige Ausnahmen, und unter diesen *Gymnodinium aeruginosum*, bei welchen zwischen der Hautschicht des Plasmas und den Chromatophoren ein beträchtlicher Abstand besteht. „Die physiologische Aufgabe der Chromatophoren liegt in der Ernährung, welche sie durch CO_2-Assimilation unter dem wirksamen Einfluß des Sonnenlichtes bewirken. Ihre Erfüllung wird dadurch sehr wesentlich gefördert, daß die Organismen sich infolge des positiven Heliotropismus nach den am meisten beleuchteten Stellen hinbewegen und dort in großer Menge ansammeln. Das Produkt dieser Ernährungstätigkeit ist Stärke, welche in Form von einzelnen Körnchen durch die Chromatophoren gebildet und in denselben abgelagert wird. Sie ist mit Chloraljod besonders leicht nachweisbar, da dieses neben der Blaufärbung auch gleichzeitig eine Verquellung und Aufhellung des übrigen Zellinhaltes herbeiführt." (Schillings, 160.) Außerdem befindet sich im Innern des Plasmas noch Fett in beträchtlichen Mengen gespeichert in Form ölartiger Tropfen von gelber, brauner oder hochroter Farbe.

b) Dinoflagellaten mit tierischer Ernährungsweise.

Nach übereinstimmenden Angaben aller Beobachter nehmen die mit Chromatophoren versehenen beschalten Dinoflagellaten kaum jemals feste Nahrung auf, dagegen scheinen dies nach Beobachtungen von Schmarda, Stein und Bergh (vergl. Bütschli, 19, Bd. 1, p. 1017) einige nackte Formen zu tun.

So fand Stein im Innern von *Gymnodinium Vorticella* nicht selten Chlamydomonadinen, und auch in *Hemidinium nasutum* versichert er, mehrfach große, grüne Körper beobachtet zu haben. Stein stützte sich bei der Erörterung der Frage, ob Peridineen dem Tier- oder Pflanzenreich zuzuweisen sind, auf die Fütterungsversuche Ehrenbergs und die Beobachtungen Schmardas. Bei seinem *Gymnodinium Vorticella* will er auch „an der Stelle, wo die Längsfurche mit der Aequatorialfurche zusammenstößt, einen scharf umschriebenen Fleck wahrgenommen" haben, den er für den Mund hielt, und glaubte, daß der zarte Wimperkranz „sonach die Bedeutung einer adoralen Wimperzone" habe. Mit großer Bestimmtheit spricht sich auch Bergh (7) über die Nahrungsaufnahme der von ihm entdeckten Meeresformen *G. gracile* und *spirale*, sowie bei *Polykribos auricularia* aus. Er fand im Innern Nahrungsballen, ähnlich denen der ciliaten Infusorien, und „sehr häufig gefressene Organismen, Monaden u. a." *Gymnodinium marinum* spricht Kent (90)

eine räuberische Lebensweise zu, und zwar soll dasselbe Bodonen und andere Monaden mittels einer an der Insertion der Längsgeißel gelegenen Mundöffnung verschlingen, wobei letztere sich weit öffne. MAUPAS (111) machte gelegentlich die Bemerkung, daß eine kleine marine Peridineen-Form sich an große ciliate Infusorien anlegen und einen an die Tentakel der Acineten erinnernden Saugfaden in deren Leibessubstanz einsenken soll, mit dem sie das Infusor aussaugt.

Alle diese in der Folge oft bezweifelten Angaben über animalische Ernährungsweise der sonst durchaus holophytisch lebenden Peridineen erfuhren in neuerer Zeit erwünschte Bestätigung durch Beobachtungen von A. J. SCHILLINGS (160) an *Gymnodinium hyalinum* (Fig. 63). Der stark asymmetrische, einer festen Hülle entbehrende

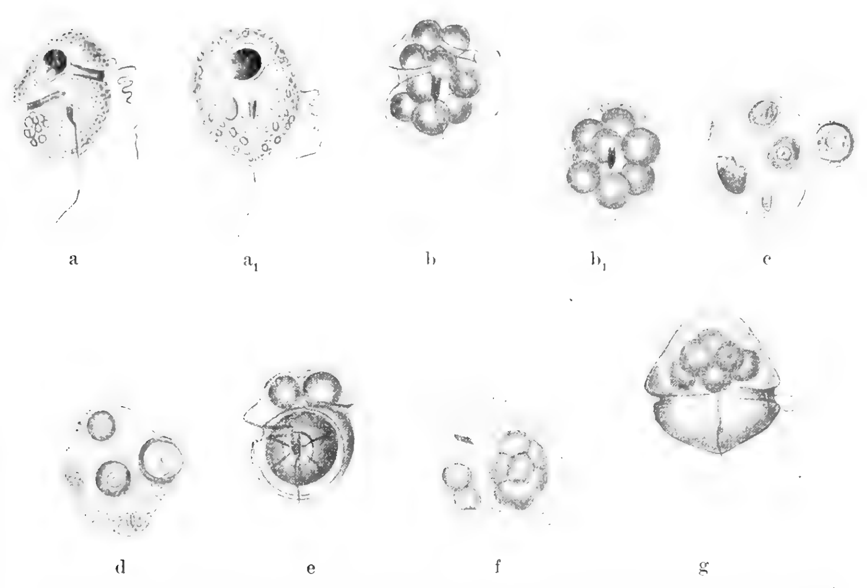


Fig. 63. *Gymnodinium hyalinum.* a Ein Exemplar (mit einem *Chlamydomonas*) in eweglichem Zustande. a_1 Dasselbe in ruhendem Zustande. b Ein Exemplar (mit vielen *Chlamydomonas*) in beweglichem Zustande. b_1 Dasselbe in ruhendem Zustande. c, d Aufnahme der Nahrung. e Ein Exemplar mit 2 *Chlamydomonas* und einer jungen *Pandorina morum.* f Eine Cyste mit Nahrungsballen. g *Glenodinium edax* mit *Chiamydomonas* (nach SCHILLINGS).

Körper besteht aus einem zähflüssigen Protoplasma, welches keine Chromatophoren umschließt. Nichtsdestoweniger findet man als Einschlüsse immer reichliche Mengen von Stärkekörnern, die sich bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung intensiv blau färben. An den Fundstätten lebten die Peridineen mit Chlamydomonadinen, die sich ebenfalls in ungeheurer Zahl entwickelt hatten, zusammen, und es gelang SCHILLINGS, die Aufnahme der letzteren seitens der ersteren in allen Stadien zu verfolgen. Zum Zwecke der Nahrungsaufnahme stellt der Körper zuvor seine Bewegungen ein und verliert seine charakteristische Form. Aktiv oder passiv gelangt er dann an die Oberfläche des Wassers, wo sich die Chlamydomonaden infolge ihres positiven Heliotropismus in Massen angesammelt haben. Hier nimmt die Peridinee Amöbenform an und schickt feine Plasmafäden aus, um die Zellen in den Körper hereinzuziehen. Unmittelbar nach der Aufnahme liegt dann der Körper in einer Vakuole, welche durch eine feine Haut von dem umgebenden Plasma abgegrenzt ist. Später rücken die Nahrungskörper mehr nach der Mitte des Zellleibes. Die Menge

der aufgenommenen Chlamydomonaden ist sehr wechselnd. Zuweilen sind es nur ganz wenige Zellen, welche der Peridinee zum Opfer fallen; oft beträgt aber ihre Zahl mehr als 10, wodurch natürlich der Körper vollständig angefüllt ist (Fig. 63). Außer dem *Chlamydomonas pulvisculus* werden unter Umständen auch andere Volvocineen zur Ernährung herangezogen. So konnte Schillings einmal beobachten, daß eine Form von mittlerer Größe, welche bereits 3 Chlamydomonaden in sich einschloß, noch ein jüngeres Exemplar von *Pandorina morum* verschlungen hatte. Ihr Körper war dadurch bis zum Bersten angefüllt (Fig. 63). Infolge der Verdauung erleiden die Nahrungskörper Veränderungen der Form und Farbe. Die Oberfläche runzelt sich und nach und nach schmelzen sie zu formlosen Klumpen zusammen. Unter der Einwirkung der bei der Verdauung auch hier mitwirkenden Säuren geht die grüne Farbe des Chlorophylls rasch in ein tiefes Braun über. „Waren mehrere Körper aufgenommen worden, so wurden sie entweder in einer einzigen großen oder in verschiedenen kleineren Vakuolen zusammengeführt und einem gemeinsamen Verdauungsprozesse unterworfen (Fig. 63). Zu einem einheitlichen Klumpen geballt, werden sie dann auch wieder ausgestoßen.“ Damit die Ausstoßung vor sich gehen kann, muß der Körper, wenn er bisher in Bewegung war, wieder in den Zustand der Ruhe übergehen, d. h. in ein amöboïdes Stadium treten, wobei die Vakuole mit den unverdaulichen Nahrungsresten durch fortwährende Formänderungen des Plasmakörpers ganz allmählich aus denselben herausgeschält wird. Die Stärkekörner, welche man vielfach im Innern von *Gymnodinium* bemerkt, dürften wohl zweifellos als Residuen der verdauten chlorophyllführenden Zellen zu betrachten sein. Ihr weiteres Schicksal vermochte Schillings jedoch nicht festzustellen.

Die bisher als tierisch lebend bekannten Peridineen (*Gymnodinium roseolum, Vorticella, spirale, gracile* und *hyalinum,* sowie *Polykrikos auricularia*) gehören, wie schon erwähnt, durchaus dem Kreise der nackten Formen an. „Daß es aber auch beschalte Peridineen gibt, welche diese Art der Ernährung zeigen, geht aus der Beobachtung einer neuen Form der Gattung *Glenodinium (edax)* hervor“ (Schillings). Der bilateral asymmetrische Körper (Fig. 63) ist von einer ziemlich derben Membran umschlossen, die mit Chlorzinkjodlösung eine ziegelrote bis indigoblaue Färbung annimmt, woraus ihre Zusammensetzung aus einer mehr oder weniger durch Beimengungen anderer Substanzen verunreinigten Cellulose hervorgeht. Chromatophoren fehlen auch in diesem Falle. „Die gefressenen Organismen befinden sich immer an einer bestimmten Stelle des Körpers angehäuft, und es scheinen auch hier wieder Volvocineen und unter ihnen in erster Linie *Chlamydomonas* zur Beute dienen zu müssen. Hat ihre Aufnahme noch nicht allzulange stattgefunden, so erscheinen sie in Form und Farbe noch gar nicht oder doch nur wenig verändert. Unterliegen sie jedoch schon länger dem Verdauungsprozeß, so schmelzen sie zu formlosen braunen Massen zusammen, welche in der Regel zu einem einheitlichen Klumpen vereinigt sind.“ Ueber die Art und Weise der Nahrungsaufnahme, sowie über die Ausstoßung der unverdaulichen Speisereste konnte Schillings nichts ermitteln, doch darf man es für wahrscheinlich halten, daß durch eine vorhergehende Häutung erst ein amöboïdes Stadium herbeigeführt wird, worauf erst nach erfolgter Nahrungsaufnahme eine neuerliche Zellhautbildung erfolgt.

Aus den mitgeteilten Untersuchungen ergibt sich, daß auch die Gruppe der Peridineen nicht allein pflanzlich, sondern auch tierisch sich ernährende Formen umschließt, bei welchen letzteren an die Stelle der hier durch das Fehlen der Chromatophoren unmöglichen Assimilation von Kohlensäure der Nahrungserwerb mittels Aufnahme bereits vorgebildeter organischer Substanz in Form von kleineren Organismen tritt. „Unter allen Formen der Flagellaten bilden die

Peridineen diejenige Gruppe, welche die weitgehendsten Beziehungen zum Tierreich sowohl wie zum Pflanzenreich aufweist“ (SCHILLINGS).

C. Euglenaceen.

In dieser Beziehung lassen sich mit den Peridineen nur noch die Euglenaceen vergleichen, denn auch hier finden sich neben chlorophyllführenden Arten, die sich holophytisch ernähren, andere, welche teils saprophytisch, teils rein animalisch leben, ja es kommt vor, daß eine und dieselbe Form, je nach Umständen, bald chlorophyllführend erscheint und dann holophytisch lebt, bald farblos und dann saprophytisch lebend gefunden wird. Von den Euglenoïdinen mit rein tierischer Ernährungsweise war schon früher die Rede; hier sollen daher nur die grünen Euglenen und die farblosen Astasiiden besprochen werden. Von der Organisation der Euglenen interessieren hier in erster Linie wieder die der Assimilation dienenden Chromatophoren, welche durchwegs grün gefärbt erscheinen. Während es sich in den bisher betrachteten Fällen nur um „chlorophylloïde“ Farbstoffe handelte, begegnen wir hier zum ersten Male typischem Chlorophyll, welches stets an besondere plasmatische Körper von sehr verschiedener Form gebunden erscheint.

Es finden sich rundliche, flache Scheibchen, wie sie bei der Mehrzahl der Phanerogamen bekannt sind, andererseits unregelmäßig sternförmige Gebilde von oft sehr komplizierter Gestalt. Oft lassen sich in denselben besonders differenzierte rundliche Partien der Grundsubstanz erkennen, wie sie in ähnlicher Ausbildung auch bei gewissen Algen (*Spirogyra, Zygnema*) bekannt sind und als „Pyrenoïde“ beschrieben wurden. Wie hier Stärkekörnchen, so finden sich bei den Euglenen an der Oberfläche der Pyrenoïde stark lichtbrechende, verschieden gestaltete Körperchen aus einer amylumähnlichen Substanz (Paramylum), welche offenbar bei den Euglenen die Stärke vertritt und ohne Zweifel wie diese als Assimilationsprodukt der Chromatophoren aufzufassen ist. Wo solche Pyrenoïde entwickelt sind, dürften sie daher als besondere Assimilationsherde der Chromatophoren aufzufassen sein.

Schon 1850 hat GOTTLIEB (59) festgestellt, daß Euglenen (*E. viridis*) eine stärkeähnliche Substanz enthalten.

Zur Darstellung derselben wurden die mit Aether und Alkohol erschöpften Protozoenleiber mit salzsäurehaltigem Alkohol behandelt. Dabei platzten die Hüllen und die stärkeartigen Körner konnten nach außen gelangen. Die Trennung derselben von den Membranen wurde durch sehr feines Baumwollengewebe bewerkstelligt, welches die feinen Partikelchen passieren ließ, die gröberen Häute aber zurückhielt. Aus der so erhaltenen milchigen Flüssigkeit setzten sich nach längerem Stehen die Körner in Form einer blendend weißen Masse ab, die zum Zwecke weiterer Reinigung in verdünnter KOH-Lauge gelöst und durch Säure gefällt wurde.

Die so isolierte Substanz wurde durch Jod nicht gefärbt und erwies sich demnach sowohl vom Glykogen als auch von der Stärke verschieden. GOTTLIEB schlug für sie den Namen „Paramylum“ vor. Später untersuchte KUTSCHER (102) das Paramylum bei *Euglena sanguinea*. Er fand die Paramylumkörner widerstandsfähig gegen verdünnte Säuren und Enzyme, löslich in KOH-Lauge, sowie

in Formalin, nicht tingierbar durch Jod. Durch Kochen mit HCl wurde die Umwandlung in einen reduzierenden, gärungsfähigen Zucker bewirkt. Eine quantitative Bestimmung ergab, daß mindestens die Hälfte der Leibessubstanz der Euglenen aus Paramylum besteht.

Zuletzt hat Bütschli (22) das Paramylon von *E. granulata* einer sehr eingehenden chemischen und morphologischen Untersuchung unterworfen. Zur Reindarstellung wurden die Organismen mit sehr verdünnter KOH-Lauge geschüttelt und die frei gewordenen Körnchen als Sediment gesammelt. Zur weiteren Reinigung diente wiederholtes Auflösen in Lauge und Fällen mit HCl-haltigem Alkohol. Durch Wasser wird das Paramylon selbst bei anhaltendem Kochen nicht verändert. Auch wird es von Speichel, im Gegensatz zur Stärke, nicht angegriffen. Durch anhaltendes Kochen mit verdünntem H_2SO_4 gelang Bütschli die Ueberführung in einen Zucker, der wahrscheinlich d-Glukose ist.

Es scheint sich hier um ein für die Gruppe der Euglenoïdinen spezifisches Assimilationsprodukt zu handeln, denn es wurde sonst nirgends sicher aufgefunden. Nur Cohn beobachtete in den schwärmenden *Haematococcus*-Zellen zuweilen glänzende Körperchen, die er mit den Paramylumkörnchen der Euglenen vergleicht (zit. nach Bütschli, 19, Bd. 1, p. 727), und nach Zopf ist es auch in gewissen Schleimpilzen reichlich vorhanden.

Bezüglich der Form der Paramylumkörper herrscht bei den verschiedenen Euglenaceen eine große Mannigfaltigkeit. „Von ganz kleinen ovalen bis länglichen Scheibchen finden sich alle Uebergänge zu ziemlich dicken, linsenförmigen Körpern mit kreisrundem, ovalem oder länglichem Umriß. Stabförmige, seitlich abgeflachte Gestalten der verschiedensten Größe (gerade oder zuweilen auch gebogen oder eingeknickt) wechseln mit kreisrunden, ovalen oder länglichen Ringen mit engem oder weitem mittleren Ausschnitt. In anderen Fällen handelt es sich um große, kreisrunde, flache Scheibchen oder kurze durchbohrte Zylinderstücke.“ Alle diese Formen aber lassen sich nach Schmitz zurückführen auf die Grundform eines einfachen Ringes, wie denn auch tatsächlich viele der anders geformten Paramylonkörper bei ihrer ersten Anlage ringförmig erscheinen.

An den unveränderten Paramylumkörnern von lebenden Zellen läßt sich von einer feineren Struktur in der Regel nicht viel erkennen. Nur in der Flächenansicht der größeren linsenförmigen Einzelkörner tritt durch stärkere Lichtbrechung deutlich eine größere Dichte der Randzone gegenüber der Mitte hervor. Durch Anwendung von Quellungsmitteln (verdünnte H_2SO_4) läßt sich meist eine konzentrische Schichtung, ähnlich wie bei Stärkekörnern, nachweisen.

Sowohl auf Grund der anatomischen Tatsachen, wie auch mit Rücksicht auf die weitgehenden Analogien mit Stärkekörnern kann es nicht zweifelhaft sein, „daß die Paramylonkörner stets von den Chromatophoren (als Assimilationsprodukte) angelegt und durch sukzessive Apposition neuer Schichten verdickt werden“. Hiermit steht auch in Uebereinstimmung, daß, wie die Stärke aus grünen Pflanzenzellen, so auch die Paramylonkörner bei Abschluß des Lichtes verschwinden und offenbar unter dem Einfluß intracellularer diastatischer Enzyme gelöst werden. Bei *E. granulata*, die Schmitz 8 Tage im Dunkeln kultiviert hatte, fand er zum Teil alles Paramylon aufgelöst, zum Teil aber die Zellen noch mit einer

mehr oder minder großen Zahl teils intakter, teils halb aufgelöster Paramylonkörner erfüllt. Dieselben zeigten die verschiedensten Stadien der Auflösung in ganz ähnlicher Weise wie bei Anwendung von KOH-Lauge, und es waren besonders dickere und dünnere Ringformen in großer Zahl zu finden (SCHMITZ, 162).

ZUMSTEIN (189) sah übrigens das Paramylon bei *E. gracilis* nicht bloß bei Verdunkelung einer zuerst am Licht gehaltenen Kultur schwinden, sondern auch umgekehrt, wenn die Euglenen aus dem Dunkeln ans Licht gebracht wurden und dabei, wie wir später sehen werden, aus einem farblosen Zustande wieder in den gefärbten übergingen. Auch während oder kurz nach der Keimung der Dauercysten verschwand das gespeicherte Paramylon.

„Im normalen Leben richtet sich die Masse des Paramylons nach dem Verhältnis von Ernährung zum Verbrauch. Im Sommer bei intensivem Licht, hoher Temperatur und sonstigen guten Bedingungen ist die Bewegung sehr lebhaft, damit ein starker Verbrauch von Nahrung verbunden, in dem Cytoplasma speichert sich dann nur wenig Paramylon auf. Bei längeren Zimmerkulturen hört die Bewegung bald auf, die Ernährung geht aber noch kräftig vor sich. Paramylon wird in großer Menge gebildet. In den Dauerzuständen ist das Plasma dicht von großen Körnern erfüllt. Sobald diese ruhenden Euglenen unter günstige Bedingungen gebracht werden, erwachen sie zu kräftigem Leben und starker Bewegung, die größere Masse des Paramylons wird dann in den ersten Tagen aufgelöst.“ (KLEBS, 94.) Die Bedeutung des Lichtes für die Ernährung grüner Euglenen verrät sich auch sehr deutlich in ihrem ausgeprägten positiven Heliotropismus.

Selbstverständlich kommen neben der CO_2 auch noch die im Wasser gelösten anorganischen Verbindungen (Nährsalze) für die autotrophe Ernährung der Euglenen in Betracht, die sie ebensowenig entbehren können, wie irgendwelche andere grüne Pflanzenzellen. Doch werden sie, wie KLEBS bemerkt, nur in so geringen Mengen gebraucht, daß ein Mangel daran in Zimmerkulturen kaum bemerkbar wird. Man beobachtet aber leicht die sehr günstige Wirkung, wenn man die Euglenen in verdünnten Nährsalzlösungen, etwa KNOPscher Lösung von 0,02—0,05 Proz. kultiviert. Sehr leicht passen sie sich auch höheren Konzentrationen an. In 0,4-proz. Lösung zieht sich der Körper anfangs sehr zusammen, aber schon nach 24 Stunden haben die Euglenen ihr normales Aussehen wiedergewonnen und wachsen wochenlang weiter. Sie gewöhnen sich aber auch an 3- bis 5-proz. Lösungen von Salpeter und bei sehr allmählich ansteigender Konzentration sogar an solche von 10 Proz. (KLEBS, 93.) Obgleich es daher keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß grüne Euglenen wie echte chlorophyllhaltige Pflanzen im Lichte rein anorganisch sich ernähren können, so scheint doch ihre langsame Vermehrung unter diesen Umständen darauf hinzudeuten, daß zur vollen Entfaltung der Lebenstätigkeit organische Substanzen nötig sind. In der Tat lehrt auch die Erfahrung, daß sie sich in der Natur ganz vorwiegend an Orten ansiedeln, wo organische Stoffe in Fäulnis begriffen sind. Die meisten Arten der Gattung *Euglena* sind charakteristische Bewohner der Mistpfützen der Dörfer und der Viehweiden, faulender Sümpfe usw. (ZUMSTEIN.) Es ist daher auch schon mehrfach die Ansicht geäußert worden, daß auch die grünen Euglenen aus ihrer Umgebung or-

ganische Substanzen aufnehmen und in ihren Stoffwechsel ziehen (Klebs).

Khawkine (91, 92) brachte eine Kultur der *E. viridis* in organischer Nährlösung ins Dunkle und fand, daß selbst nach 39 Tagen noch manche Individuen beweglich waren. Er schließt daraus, daß sie organische Substanzen aufnehmen können und in hohem Maße die Fähigkeit besitzen, ungünstige Zeiten der Ernährung zu überstehen, doch hält er es kaum für möglich, dies wirklich mit Sicherheit nachzuweisen. In reinem Brunnenwasser gediehen die Euglenen nur ganz kümmerlich, sowie aber einige Tropfen Hühnereiweiß zugesetzt wurden, viel kräftiger. Auch in einem Dekokt von Kartoffeln vermehrten sich die Euglenen am Lichte intensiv, aber nur wenn die Lösung nicht vorher wiederholt filtriert und dadurch ihrer Kolloidsubstanzen (Eiweiß und Stärke) beraubt wurde. Im ganzen spürten die Euglenen viel eher den Lichtmangel als das Fehlen der organischen Substanzen. Für *E. viridis* scheint demnach in erster Linie die photosynthetische CO_2-Assimilation in Betracht zu kommen, indem sie sich im Dunkeln auch in organischer Nährlösung nicht vermehrt. (Khawkine.) Wesentlich verschieden verhält sich nach H. Zumstein (189) *E. gracilis*, die am besten bei mixotropher (halbsaprophytischer) Lebensweise gedeiht, sich aber auch rein autotroph (anorganisch) oder rein heterotroph (organisch) zu ernähren vermag. Zumstein war vor allem bemüht, sich nicht nur Species-Reinkulturen, sondern auch bakterienfreie Reinkulturen zu verschaffen. Das erstere gelingt leicht durch Herausfischen eines Individuums aus einer Rohkultur und Weiterzüchtungen in einer sterilisierten guten Nährlösung; die Widerstandsfähigkeit der Euglene gegen Säuren ermöglicht es dann auch leicht, Bakterien auszuschließen. „Ein kleiner Tropfen aus einer Species-Reinkultur, im allgemeinen ein buntes Gemisch von Euglenen und Spaltpilzen, wird in eine sterilisierte organische Nährlösung (z. B. Erbsenwasser) übertrageu, die außerdem 2 Proz. Zitronensäure enthält. Dadurch werden die säureempfindlichen Bakterien in ihrer Vermehrung fast total gehemmt, während die Euglenen sich sehr bald kräftig vermehren. Es ist dies um so bemerkenswerter, als sonst die meisten grünen Algen gegen Säure außerordentlich empfindlich sind. Schlechter als Zitronensäure wird von *E. gracilis* Weinsäure (0,5 bis 1 Proz.), sehr schlecht Oxalsäure ausgenützt. Auch ist bemerkenswert, daß *Euglena viridis* zwar Buttersäure aber keine Zitronensäure ausnutzen kann.

Als rein anorganische Nährlösung benutzte auch Zumstein Knopsche Lösung in einer Konzentration von 0,05—0,8 Proz.

$Ca(NO_3)_2$	4 Teile
KH_2PO_4	1 Teil
$MgSO_4$	1 „
KNO_3	1 „

Als ausgezeichnete organische Nährlösungen führt er folgende an:

0,5	Pepton		1,00	Pepton
0,5	Traubenzucker		0,40	Traubenzucker
0,2	Zitronensäure	oder	0,40	Zitronensäure
0,02	$MgSO_4 + 7$ aq		0,02	$MgSO_4 + 7$ aq
0,05	KH_2PO_4		0,05	KH_2PO_4
100,0	Wasser		0,05	NH_4NO_3
			98,0	Wasser

Außerdem kamen auch Erbsenwasser, Malzextrakt (sehr verdünnt), Kartoffeldekokt, Heudekokt, Torfdekokt, Fleischwasser, Fleischextraktlösung, sowie verschiedene Fruchtsäfte in Verwendung.

Während in anorganischen Salzlösungen auch unter sonst günstigen Bedingungen (im Licht) das Wachstum von *E. gracilis* immer verhältnismäßig schwächlich ist und im Dunkeln ganz unterbleibt, vermag sie in geeigneten organischen Nährlösungen unbegrenzt auch bei völligem Lichtausschluß sich zu vermehren und es ist für die Genügsamkeit dieser Form charakteristisch, daß sie selbst in Lösungen der reinsten käuflichen Zitronensäure oder der „chemisch reinen" Zuckerarten während einiger Zeit ganz gut gedeiht. Dies wäre unmöglich, wenn nicht stets kleine Mengen von N-Verbindungen und anorganischen Salzen die genannten Substanzen verunreinigen würden. Das Wachstum steigert sich allerdings sofort und sehr bedeutend, wenn Asparagin oder nur eine Spur Pepton zugesetzt werden. In Peptonlösungen (1—2 Proz. am besten bei Zusatz von 1-proz. Zitronensäure) wächst *E. gracilis* namentlich im Licht (C-Quelle) monatelang in üppiger Weise. Doch ist der Paramylongehalt dann in der Regel gering. LIEBIGscher Fleischextrakt (1—2-proz. Lösung) ist ein sehr gutes Nährmittel. Die *E. gracilis* entwickelt sich darin, namentlich am Licht und bei guter Temperatur, in ungeheuren Scharen, ebenso in Erbsenabsud oder in verdünnten Fruchtsäften.

In der freien Natur erscheint *E. gracilis* wohl immer grün gefärbt, dagegen zeigt sich bei Laboratoriumsversuchen, daß die äußere Erscheinung und speziell die Farbe außerordentlich wechseln kann, indem sich die Organismen den wechselnden Existenzbedingungen in weitgehendstem Maße anzupassen vermögen. „Wenn *E. gracilis* bei Lichtabschluß in organischen Flüssigkeiten gezüchtet wird, so verliert sich die grüne Färbung vollkommen und es stimmt nach kurzem Aufenthalt im Dunkeln der Habitus durchaus mit demjenigen einer *Astasia* (einer chlorophyllfreien Euglenengattung) überein (Fig. 64). Am Licht verwandelt sie sich wiederum in die typische grüne Form. In sehr reicher organischer Nährlösung können auch am Licht vorübergehend farblose Exemplare entstehen; die große Quantität geeigneter assimilierbarer Substanzen macht offenbar in diesem Falle die Ausbildung der Chloroplasten (Chromatophoren) überflüssig, deshalb treten sie erst wieder bei allmählichem Verbrauch der Nahrungsstoffe in Funktion." (ZUMSTEIN.) Unter normalen Verhältnissen sind die grünen Chlorophyllkörper (Chloroplasten) bei der in Rede stehenden Form scheibenförmig oder polygonal und liegen

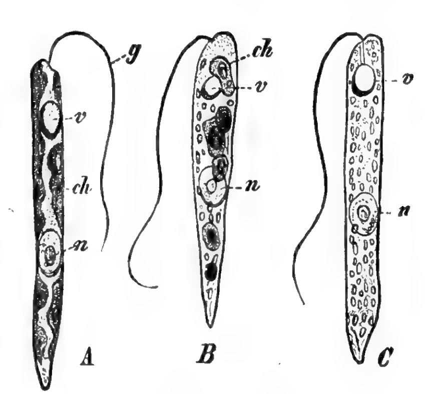


Fig. 64. *Euglena gracilis* EHRBG. A Form mit grünen Chromatophoren. B halbsaprozoische Form mit kleinen grünen Chromatophoren. C farblose saprozoische Form, bei Lichtabschluß in Nährlösung gezogen. *n* Kern. *ch* Chromatophoren. *v* Vakuole mit Stigma. *g* Geißel. *r* Stigma. (Nach ZUMSTEIN.)

einander bis zur Berührung genähert. Im Dunkeln runden sie sich unter beträchtlicher Verkleinerung und allmählicher Abnahme des Chlorophyllgehaltes ab, bis schließlich nur noch kleine oft erst nach Tinktion mit Farbstoffen erkennbare „Leukoplasten“ übrig bleiben. Das Paramylon wird in den ersten Tagen nach der Verdunkelung aufgelöst um später wieder gebildet zu werden. Im Plasma häufen sich gewöhnlich viele rote Degenerationsprodukte des Chlorophylls an.

Das Wiederergrünen farblos gewordener Euglenen läßt sich am besten an Kulturen in Erbsenwasser beobachten, welches mit einigen Individuen aus einer Reinkultur beimpft und ins Dunkle gestellt wird. In 2—3 Wochen entwickelt sich regelmäßig eine reiche Euglenen-Vegetation, und zwar stets der farblosen Form. „Wird nun eine solche Kultur dem hellen Tageslichte ausgesetzt, so macht sich oft schon am anderen Tage eine schwache aber deutliche Grünfärbung der Flüssigkeit bemerkbar. Die Organismen zeigen bei starker Vergrößerung einen grünen Schimmer über den Paramylonkörnern und nach wenigen Tagen sind sie von solchen aus normalen Lichtkulturen nicht zu unterscheiden.“ (ZUMSTEIN, 189.) „Ist auch der Lichtzutritt als erste und unerläßliche Bedingung für das Ergrünen zu bezeichnen, so ist doch die Ausbildung des Chlorophylls noch an gewisse andere Bedingungen geknüpft“ und insbesondere „von der Gegenwart genügender Mengen anorganischer Salze und zwar hauptsächlich N-Verbindungen abhängig.“

Wie schon erwähnt, gedeiht *E. gracilis* am üppigsten bei mixotropher Ernährung, d. h. in organischen Nährlösungen am Licht. Wahrscheinlich wird dann der größte Teil der notwendigen C-Verbindungen direkt der Umgebung entnommen und nur der kleinere Teil durch die Tätigkeit der Chromatophoren gebildet. (ZUMSTEIN.)

Ganz ausschließlich auf saprophytische Lebensweise angewiesen sind die meisten chlorophyllfreien Euglenaceen, insbesondere die Arten der Gattung *Astasia*, die sich durch Aufnahme organischer in Wasser gelöster Substanzen ernähren und daher in ihrem Vorkommen mehr oder weniger an faulige Sumpfgewässer resp. künstliche Infusionen gebunden sind. Bei allen findet sich, wie bei den grünen Formen Paramylon als Reservestoff gespeichert. Eine Aufnahme fester Nahrungskörper ist bisher niemals (im Gegensatz zu den verwandten Peranemiden) trotz des Vorhandenseins einer Mundöffnung und eines Schlundes (wie auch bei den grünen Euglenen) beobachtet worden. KHAWKINE (91, 92) züchtete *Astasia ocellata* lange Zeit in einer Flüssigkeit, der Karminpulver beigemengt war, ohne jemals auch nur ein Körnchen im Innern des Plasmaleibes zu sehen. Als Nährlösung fand dieser Beobachter besonders geeignet Infusionen vermoderter Blätter und anderer Pflanzenteile oder 1-proz. KNOPsche Lösung unter Zusatz sehr verdünnter Lösungen kolloidaler Kohlehydrate (Stärke, Dextrin, 0,03—0,06 Proz.). Ein geringer Kohlensäuregehalt oder Zusatz einer Spur H_2SO_4 schien für das Gedeihen der Astasien günstig zu sein, dagegen leidet die Ernährung sehr durch einen erheblicheren Salzgehalt der Nährflüssigkeit. KHAWKINE gibt an, daß die Stärke im umgebenden Medium durch die Flagellaten allmählich in Dextrine (Zucker?) übergeführt wird, läßt es aber dahingestellt, ob nicht andere Organismen (Bakterien?) mitbeteiligt sind. Versuche mit Zucker an Stelle der Stärke scheint KHAWKINE nicht gemacht zu haben. Bei guter Ernährung häufen sich im Plasmakörper

zahlreiche Körnchen (von Paramylon?) an, welche ohne Zweifel als Reservestoffe dienen, denn sie werden unter ungünstigen Bedingungen immer rasch aufgezehrt und wieder neugebildet, wenn Kohlehydrate zur Verfügung stehen. Zutritt von Sauerstoff (Luft) befördert diesen Assimilationsprozeß in sehr auffallender Weise, während die Körnchenbildung bei Abschluß der Luft selbst unter sonst günstigsten Ernährungsbedingungen unterbleibt. Ein etwaiger Einfluß der Belichtung ließ sich — und dies ist ja bei dem Mangel von Chromatophoren verständlich — niemals nachweisen. KHAWKINE erwähnt, daß die Granula immer zuerst am Vorderende, d. h. in der Nähe der Geißel schwinden, was auf ihre Bedeutung als Kraftquelle für das Bewegungsorgan hinzudeuten scheint.

IV. Die Flechten, die „Phytozoen" und das Vorkommen von Chlorophyll bei Protozoen.

Dieselbe Rolle, wie in den bisher besprochenen Fällen die Chromatophoren, spielen bei einer großen Reihe anderer einzelliger Organismen von ausgeprägt tierischem Charakter von außen eingewanderte grüne oder gelbe Algenzellen, durch deren assimilatorische Tätigkeit jene in den Stand gesetzt werden, im Lichte sich nach Art grüner Pflanzen zu ernähren.

A. Symbiose zwischen Algen und Pilzen.

Seit lange ist ein derartiges symbiotisches Verhältnis bei den Flechten bekannt, in welchen durch Vereinigung von grünen Algenzellen mit Pilzen Organismen von ganz spezifisch morphologischer Gestaltung gegeben sind, die bis in die neuere Zeit eine besondere Klasse der Kryptogamen bildeten und zwischen den Pilzen und Algen ihre systematische Stelle erhielten, indem sie mit jenen durch hyphenartige Elementarorgane sowie die Fruktifikation, mit diesen aber durch das gleichzeitige Vorhandensein chlorophyllführender Zellen (Gonidien) übereinstimmten.

Es ist hauptsächlich durch SCHWENDENER (170a) gezeigt worden, daß die Gonidien und die Hyphen der Flechten heterogenen Ursprunges sind, und zwar daß die ersteren spezifische Algenformen darstellen, hauptsächlich den Gruppen der Palmellaceen, Chroolepiden, Nostochineen etc. angehörig, während die Pilzfäden hauptsächlich Ascomyceten zugehören. Die erwiesene Möglichkeit, die Gonidien aus dem Flechtenthallus zu isolieren und zu selbständiger Vegetation als reine, typische Algen zu bringen, sowie der Umstand, daß sogar die künstliche Synthese von Flechten aus isoliert gezüchteten Algen und Pilzen gelungen ist (STAHL, 173b), beweist, daß die Auffassung SCHWENDENERS in der Tat begründet ist. Auf der Naturforscherversammlung in München demonstrierte STAHL (173c) Kulturexemplare von *Dermatocarpon Schaereri, Thelidium minutulum* und einen *Thelidium*-Thallus, den er durch Vereinigung von Hymenialgonidien von *Dermatocarpon* und *Th. minutulum*-Sporen erzeugt hatte. Die erzielten Flechten wurden bis zur Perithecien- und Sporenbildung gebracht.

Die Anordnung der beiden Komponenten des Flechtenthallus ist bei den einzelnen Gruppen ziemlich verschieden. Bei den sogenannten Gallertflechten bilden die Algenzellen perlschnurförmige Reihen und sind durch die ganze Dicke des Flechtenkörpers hindurch mit den Hyphenfäden des Pilzes verschlungen (*Col-*

lema) oder sie bilden (wie bei *Ephebe Kerneri*) regelmäßige bandförmige Doppelreihen, die von spärlichen Hyphen umsponnen sind (Figuren in Kerner, Pflanzenleben, I, p. 226). In den Krusten-, Laub- und Strauchflechten bilden die Algenzellen ein regelloses Haufwerk, sind in der Mitte des Flechtenkörpers zusammengedrängt und erscheinen dort zwischen eine obere und untere Schicht dicht verfilzter Hyphenfäden eingelagert (Figuren l. c. p. 227). Die biologische Bedeutung dieser Symbiose zwischen einem Pilz und einer Alge ergibt sich aus dieser Struktur des Flechtenthallus und aus den bekannten physiologischen Fähigkeiten der beiden hier verbundenen Elemente. Der Pilz nimmt die fremden Algenzellen in seinen Körper auf und sorgt, indem er mit seinen Hyphen wohl vorzugsweise Wasser und organische N-haltige Nährstoffe aufnimmt, nicht nur für seine, sondern auch für seines Genossen Ernährung. Die Alge aber assimiliert vermöge ihres Chlorophyllgehaltes CO_2 der Luft und erzeugt daraus organische Verbindungen, die nun nicht bloß ihr, sondern zum großen Teil dem Pilze zugute kommen. Beijerinck (5) züchtete mit Erfolg die Gonidien von *Physcia parietina (Cystococcus humicola)* völlig isoliert. Es ergab sich die Unmöglichkeit, die grünen Algen mit Ammon- oder Nitratstickstoff (und Zucker) zu ernähren; vielmehr erwies sich, wie bei vielen anderen einzelligen grünen Algen, auch hier Pepton als N-Quelle nötig. Auf Gelatine mit Malzextrakt erwuchsen kräftige Kulturen. Für das symbiotische Wechselverhältnis zwischen Pilz und Algen scheint sich hieraus folgendes zu ergeben: Die Algen (*Cystococcus*) erhalten von ihrem farblosen Wirte Peptone und geben diesem dafür Zucker ab. „Der Ascomycet wäre demnach ein Ammon-Zuckerpilz. (Beijerinck, 5). Die Erfahrungen Beijerincks über die organische N-Ernährung der Gonidien fanden Bestätigung in den Reinzuchten Artaris, dem es ebenfalls gelang, Flechtengonidien getrennt vom Pilze zu kultivieren.

B. Die gelben Zellen der Radiolarien.

Als in einem ganz ähnlichen Konsortialverhältnis stehend, wie es Algen und Pilze im Flechtenthallus eingehen, hat man nun auch die „Chlorophyllkörperchen“ von manchen Amöben, Monothalamien, Heliozoen und Ciliaten, sowie andererseits die „gelben Zellen“ (Zooxanthellen) der Radiolarien und einiger Foramini-

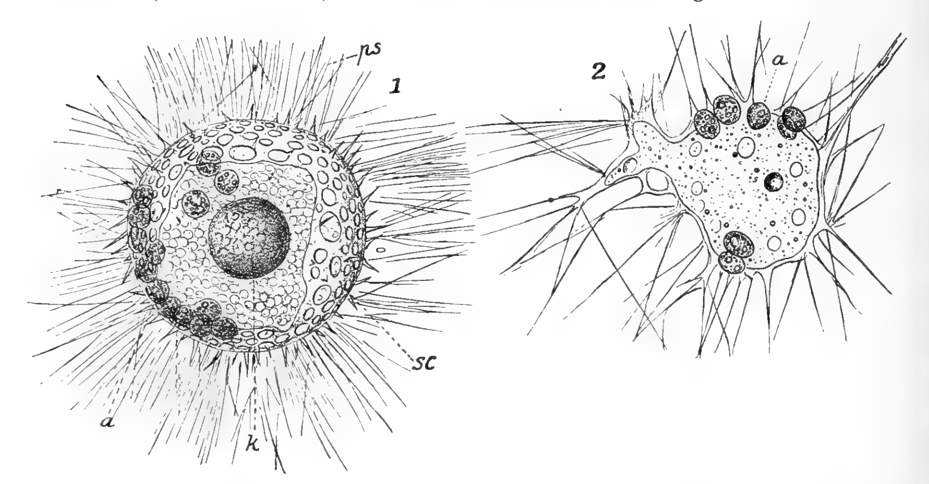


Fig. 65. Radiolarien und Zooxanthellen. *1 Acrosphaera spinosa.* *2* Einzelindividuum des koloniebildenden Radiolars *Collozoum inerme.* *a* Zooxanthellen. *ps* Pseudopodien. *k* Kern. *Sc* Skelett. (Nach Brandt.)

feren und Infusorien zu den sie beherbergenden Tieren deuten wollen.

a) Vorkommen der gelben Zellen.

Was zunächst die gelben Zellen betrifft, so wurden sie von HUXLEY entdeckt und in ihrer weiten Verbreitung später von JOH. MÜLLER und HAECKEL bei den verschiedensten Radiolarien-Abteilungen nachgewiesen. Der letztere, der sie anfangs als „Leberzellen" deutete, vermißte sie nur bei den Acanthometriden. Doch fehlen sie nach HERTWIG bei *Heliosphaera*, einigen Cyrtiden und den Disciden, und auch BRANDT fand, daß sie recht ansehnlichen Kolonien von *Collosphaera* noch vollständig mangeln können (vergl. BÜTSCHLI, 19, Bd. 1, p. 457). Die gelben Zellen sind meist sphärische, seltener ellipsoidische Gebilde mit einer deutlichen derben Membran, die nach BRANDT (13) und GEDDES (57) aus Cellulose besteht. An der Innenseite derselben liegt das gelbe Chromophyll, welches aber nur selten scharf umgrenzt erscheint, mit den Assimilationsprodukten. Noch weiter nach innen findet sich meist etwas exzentrisch der Zellkern. Dieser wurde zuerst von HAECKEL mit Sicherheit erkannt und als „ein scharf konturiertes helles, gewöhnlich kugeliges Körperchen" beschrieben, welches sich mit Karmin lebhaft rot färbt. Der in den lebenden Zellen nicht immer sichtbare Kern läßt sich nach Abtötung und Färbung immer leicht erkennen.

Die gelben Zellen der Radiolarien finden sich nur in der Gallerte und im extrakapsulären Plasma und zeigen bei Thalassicollen und Sphärozoiden kaum erhebliche Unterschiede. Sie erscheinen gewöhnlich goldgelb mit einem Stich ins Grünliche oder Braune gefärbt. Auch die anderen Radiolarienfamilien zeigen, abgesehen von Größendifferenzen, fast gleichartige gelbe Zellen. Ihre Zahl erscheint sehr schwankend. „Am reichlichsten trifft man sie im allgemeinen bei gewissen großen Colliden. Bei *Thalassicolla* erhebt sich die Zahl der gelben Zellen häufig auf Hunderte, ja bis über 1000. Bei den Sphärozoen sind sie, wenn reichlich, oft zu mehr wie 100 um jede Kapsel vorhanden. In beiden Fällen können sie aber auch sehr spärlich sein oder geradezu fehlen. Bei den Monopylaria finden sich in der Regel nicht mehr wie 5—15 und ebenso auch bei vielen Sphärideen. Gewöhnlich liegen sie im sogenannten Mutterboden der Pseudopodien, wandern jedoch von hier aus nicht selten auch mit dem Plasma in die Gallerte hinein, ja zuweilen sogar bis auf die Pseudopodien hinaus. Bei den koloniebildenden Sphärozoen umlagern sie die einzelnen Zentralkapseln. Bei den mehrschaligen Sphärideen liegen sie gewöhnlich unter der äußeren Gitterschale (Fig. 65). Ist die den Mutterboden samt den gelben Zellen umschließende Gitterschale sehr engmaschig, so treten sie meist nicht durch die Maschen derselben nach außen hervor, andererseits steht ihrer Auswanderung kein Hindernis entgegen." (BÜTSCHLI.) Sowohl hinsichtlich der Lage wie bezüglich ihres sonstigen Verhaltens erscheinen die gelben Zellen der Acanthometriden sehr wesentlich verschieden von jenen der übrigen Radiolarien. HAECKEL (73), dem sich auch HERTWIG anschloß, hielt denn auch beiderlei Gebilde nicht für gleichwertig und stützte sich dabei einerseits auf ihre intrakapsuläre Lage bei den Acanthometren, andererseits auf ihr Verhalten gegen Reagentien. Die echten gelben Zellen werden bei Behandlung mit H_2SO_4 blasser, sehr hell-gelblich oder etwas grünlich; dagegen färben sich unter gleichen Umständen die intrakapsulären gelben Zellen der Acanthometriden, wie auch andere gelbe Pigmentanhäufungen derselben intensiv spangrün und werden zu einer die ganze Kapsel prall erfüllenden spangrünen Flüssigkeit gelöst. BRANDT vertritt demgegenüber den Standpunkt, daß, ungeachtet jener Unterschiede, die gelben Zellen in beiden Fällen als prinzipiell gleichartige Gebilde von gleicher funktioneller Bedeutung aufzufassen sind, und legt mit Recht das größte Gewicht auf den sicheren Nachweis des Zellencharakters (schon HAECKEL und HERTWIG hatten in den gelben

Körnern der Acanthometren auch einen Zellkern nachgewiesen), sowie auf ihre später zu schildernden biologischen Eigenschaften.

b) Die Zellnatur der „gelben Körper“.

Bei der unzweifelhaften Einzelligkeit der Radiolarien mußte schon das Vorhandensein eines typischen Zellkernes, noch mehr aber der schon von Joh. Müller geführte Nachweis, daß die gelben Zellen selbständiger Vermehrung durch Teilung fähig sind, den Gedanken nahelegen, daß es sich hier nicht um eigene Produkte des Protozoenkörpers, sondern um fremde Eindringlinge handelt. Cienkowsky (32) war der erste, welcher die parasitäre Natur der gelben Zellen in hohem Grade wahrscheinlich machte, indem er zeigte, daß das Leben dieser Gebilde keineswegs an das der sie einschließenden Radiolarien geknüpft ist, sondern daß sie auch nach der Isolation oder nach dem Absterben derselben weiterleben und weiterwachsen und sich durch Teilung vermehren.

Brandt (11, 13) stellte fest, „daß in einem Falle die gelben Zellen sogar 2 Monate lang den Tod ihres Wirtstieres überlebten“. Cienkowsky hebt außerdem hervor, daß keine einzige Tatsache dafür spricht, daß die gelben Zellen im Radiolarienkörper selbst gebildet würden; weder durch Beobachtungen noch durch Versuche konnte er eine derartige Entstehung feststellen. Hertwig machte zugunsten der Ansicht von Cienkowsky auch geltend, daß gelbe Zellen bei Thalassicollen schon gefunden werden, wenn erst ein einziger Kern vorhanden ist. „Wenn die gelben Zellen integrierende Bestandteile des Tieres wären, so müßte man sich zu der unwahrscheinlichen Hypothese entschließen, daß sie selbständig und unabhängig von dem einzig vorhandenen Zellkern, also frei in der extrakapsulären Sarkode entstanden seien“ (Brandt). Von besonderer Bedeutung war dann auch die Entdeckung von O. und R. Hertwig, daß gelbe Zellen von ganz ähnlicher Beschaffenheit wie bei Radiolarien auch bei Metazoen (Entodermzellen verschiedener Actinien) vorkommen. Der Verdacht, daß es sich sowohl bei den Radiolarien als auch bei den Actinien um pflanzliche Eindringlinge handelt, wurde noch dadurch vermehrt, daß die Gebrüder Hertwig auch im Schleime der Actinien lebende gelbe Zellen fanden, und daß bald darauf Moseley (125) in Foraminiferen und Chun (29) auch in einer Rippenqualle gelbe Zellen entdeckten. Brandt wies ferner auf die Tatsache hin, daß auch bei Radiolarien die gelben Zellen offenbar von außen einwandern, indem sich bei *Sphaerozoum punctatum* und *Collozoum coeruleum* Kolonien von 50—100 Zentralkapseln finden, die noch keine einzige gelbe Zelle enthalten. In anderen liegen solche im äußeren Teil der Gallerte, und wieder in anderen Fällen findet man sie in größerer Zahl im Pseudopodienmutterboden. „Die gelben Zellen erscheinen hiernach immer zuerst in der Gallerte und sind daher nicht vom Zentralkapselinhalt abzuleiten, sie rücken dann nach und nach in den Pseudopodienmutterboden und liegen schließlich alle in demselben.“ Endlich ließ sich zeigen, daß bei der Schwärmerbildung der genannten Radiolarienspecies, wobei sämtliche zum Plasmakörper gehörigen Teile entweder zum Aufbau der Schwärmer verwendet werden oder tot zurückbleiben, die gelben Zellen ganz unbeeinflußt lebend übrigbleiben. (Brandt.)

Daß es sich nun speziell um einzellige Organismen **pflanzlichen** Charakters handelt, hat man aus dem Nachweis der Cellulosereaktion der Membran, sowie aus der Natur des Farbstoffes und insbesondere der körnigen Einschlüsse geschlossen.

Von allen Teilen des Radiolarienkörpers zeigt nur die Membran der gelben Zellen typische Cellulosereaktion. Sie ist doppeltbrechend und färbt sich mit Chlorzinkjod oder Jod und H_2SO_4 bläulich.

Ueber das Verhalten der gelben Zellen im isolierten Zustande haben CIENKOWSKY und BRANDT (l. c.) einige Angaben gemacht. „Züchtet man die frei gewordenen gelben Zellen in geringen Wassermengen, so gehen sie in den von CIENKOWSKY entdeckten Palmellenzustand über, indem ihre Membran sehr stark aufquillt und sich in einen dicken, schleimartigen Ueberzug verwandelt, der auch seinerseits Cellulosereaktion gibt. In diesem Zustande leben sie unter Vornahme von langsamen amöboïden Bewegungen monatelang weiter. Bringt man aber isolierte Zooxanthellen in größere Mengen von Wasser, so verwandelt sich jede Zelle in einen Schwärmer (Fig. 66). Die Membran platzt an einer Stelle und der gesamte Inhalt der Zelle quillt langsam hervor. Noch ehe der flaschenförmige Zellleib die Membran verlassen hat, bemerkt man an dem noch von der Haut umgebenen Ende zwei Geißeln, welche alsbald anfangen langsam hin und her zu schlagen.“ (BRANDT.) BRANDT hält sich daher zu der Annahme berechtigt, „daß die Zooxanthellen, welche in den Radiolarien (und anderen Meerestieren) leben, nichts weiter sind als Ruhezustände jener Algenschwärmer“. Nach den von BRANDT (l. c.) gegebenen Abbildungen ist die Aehnlichkeit dieser Schwärmer mit manchen Chromomonadinen eine sehr auffallende. Es ist später festgestellt worden, daß es sich um Arten der Gattung *Cryptomonas* handelt. *C. Brandti* lebt vergesellschaftet mit *Trichosphaerium*, *C. Schaudinni* mit dem Foraminifer *Peneroplis pertusus*.

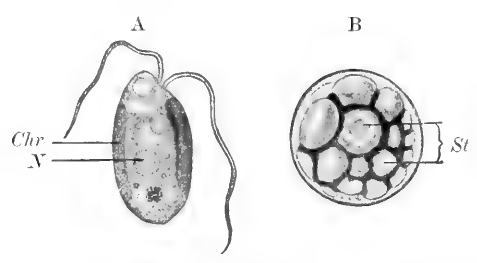


Fig. 66. *Cryptomonas Schaudinni*. Zooxanthelle aus *Peneroplis pertusus*. A ausgeschwärmt. B innerhalb des Foraminifers. *Chr* Chromatophor, *N* Kern. *St* Stärke. (Nach F. WINTER.)

c) Die Natur des gelben Farbstoffes.

Was den Farbstoff anlangt, so erscheint er in den meisten Fällen, wie schon HAECKEL feststellte, diffus verteilt, „immer aber ist der periphere Teil der Zellen sehr viel intensiver gefärbt als der zentrale. In vielen Fällen ist sogar ein großer zentraler Teil der Zelle vollkommen farblos, während der Membran große und kleinere intensiv gefärbte Farbstoffstücke (Chromatophoren) anliegen“ (BRANDT), doch ist dies bei den gelben Zellen der Radiolarien die Ausnahme. Daß der Farbstoff ein „chlorophylloïder“ ist, scheint zweifellos. GEDDES hielt ihn für identisch mit dem der Diatomeen (Diatomin), weil bei Behandlung mit Alkohol ein grünlicher Rest bleibt. Doch liegen zurzeit noch keine ausführlicheren Untersuchungen speziell über das Pigment der gelben Zellen bei Radiolarien vor, insbesondere mit Rücksicht auf das spektroskopische Verhalten. Um so wichtiger erscheint daher der Nachweis der Sauerstoffproduktion seitens der lebenden gelben Zellen, der von BRANDT für Collozoen und Acanthometriden, ja sogar für isolierte gelbe Zellen geführt wurde. Er bediente sich der bekannten Bakterienmethode ENGELMANNS: Ein Wassertropfen, welcher einige Exemplare von *Acanthometra elastica* und zahllose Fäulnisbakterien enthielt, wurde mit Deckglas bedeckt und mit Vaseline eingeschlossen. Als das Präparat belichtet wurde, sam-

melten sich binnen kurzer Zeit die Bakterien in der Nähe der einzelnen Acanthometren. Wurde dann der Zutritt des Lichtes fast gänzlich verhindert, so verteilten sich die Bakterien im Tropfen, um bei Lichtzutritt sich wieder zu sammeln, und zwar stets am stärksten an den Stellen, wo die gelben Zellen lagen. Mit *Ac. tetracopa* wurde derselbe Versuch angestellt. Im Umkreise solcher Acanthometriden, welchen gelbe Zellen fehlten, fanden dagegen nie Ansammlungen schwärmender Bakterien statt.

Ueber die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Farbstoffes verdanken wir Brandt (15) einige Angaben, die sich allerdings nicht auf die gelben Zellen der Radiolarien beziehen, die aber doch schon an dieser Stelle Erwähnung finden sollen, da man wohl voraussetzen darf, daß keine prinzipiellen Unterschiede zwischen dem Pigment von gelben Zellen verschiedener Herkunft bestehen dürften. Im Entoderm von *Ceriactis aurantiaca*, sowie bei vielen anderen Anthozoen liegen, wie später noch näher zu besprechen sein wird, gelbe Zellen, deren rötlichgelbes Pigment sich durch 90-proz. Alkohol extrahieren läßt, worauf die Zellen rein grün zurückbleiben. Wenn man dann frischen Alkohol aufgießt, so erhält man nunmehr eine grüne, stark fluoreszierende Lösung. In 24—48 Stunden ist auch der grüne Farbstoff völlig gelöst und die Zellen gänzlich entfärbt. Genauere Angaben über die Absorptionsspektren der beiden durch ihre ungleiche Löslichkeit in Alkohol ausgezeichneten Farbstoffe, welche das braungelbe Pigment dieser „gelben Zellen" bilden, macht Brandt nicht. Er erwähnt nur, daß zwischen reinen Chlorophylllösungen (aus *Ulva*) und Extrakten der gelben Zellen von *Ceriactis* (und *Anthea*) kaum merkliche Unterschiede bestehen. „Der ganze violette und blaue Abschnitt des Spektrums und ein Teil des grünen ist absorbiert. Der Abschnitt zwischen Grün und Rot ist unverändert; der rote Teil des Spektrums wird von den *Ulva*-Auszügen vollkommen, von den anderen sehr wenig absorbiert." Die rotgelben und grünen Auszüge zeigen nach Brandt fast das gleiche spektroskopische Verhalten. Auf Grund aller seiner Beobachtungen glaubt er schließen zu dürfen, „daß der Farbstoff der gelben Zellen als chlorophyllhaltig zu bezeichnen sei".

Daß er funktionell dem Chlorophyll durchaus entspricht, geht, abgesehen von der schon erwähnten O-Ausscheidung im Lichte, auch aus der Natur der Assimilationsprodukte hervor. Ueber den Inhalt der gelben Zellen und die Reaktionen desselben hat zuerst Joh. Müller einige Angaben gemacht. Er stellte fest, daß die gelben Zellen der Radiolarien „ein paar größere und kleinere Körnchen" enthalten und daß der Inhalt von Jod gebräunt wird. Später fand Haeckel (73), „daß die geformten Körner in den gelben Zellen der Radiolarien aus einer Substanz bestehen, die nicht von dem Amylum der Pflanzen unterscheidbar ist". Er fand nämlich, daß die gelben Zellen, welche mehrere Jahre lang in Liquor conservativus aufbewahrt waren, bei Behandlung mit Jod-Jodkalium intensiv blau wurden. „Das Blau war ganz reines Dunkelblau und wie bei den verschiedenen Modifikationen des Amylums bald mehr indigo-, bald mehr violettblau, rötlichblau oder schwarzblau. Die Färbung haftete ganz deutlich nur an den im Protoplasma liegenden Körnern." „Je zahlreicher und größer die im Plasma liegenden Körner waren, je mehr sie den Zellraum erfüllten, desto intensiver schwarzblau war die ganze Zelle. An jungen Zellen, welche bloß eins oder ein paar kleine Körner enthielten, wurden bloß diese blau gefärbt und die übrige Zelle gelb." Spätere Autoren haben sich dieser für die Auffassung der gelben Zellen so wichtigen Entdeckung Haeckels gegenüber mehr oder weniger reserviert verhalten, was hauptsächlich in der Schwierigkeit begründet liegt, die Jodreaktion in überzeugender Weise bei lebenden Radiolarien zu erhalten. Nach Cienkowsky (32) sieht man die meisten in gelben Zellen eingeschlossenen Kügelchen sich blau färben, wenn man zunächst mit Alkohol das gelbe Pigment ausgezogen und dann mehrere Male mit starker Jodtinktur eingewirkt hat. In Chlorzinkjod trat die Färbung schneller und intensiver auf.

Brandt vermißte an den Körnern die für Pflanzenstärke so charakteristische Doppelbrechung und sah auch keine Blau- oder Violettfärbung eintreten, wenn lebende oder frisch zerquetschte gelbe Zellen mit reinem Jod behandelt wurden. Er vermutet daher, daß es sich um „eine Modifikation der Stärke“ handelt. Die betreffenden Körner, welche eine sehr große Vakuole enthalten und deshalb im optischen Durchschnitt als dünne Ringe erscheinen (Brandt), sind in jener gelben Zelle in der Zahl von 3—12 enthalten. „Waren die Zellen längere Zeit in einem dunklen oder schwach belichteten Raum, so färbt sich die Wand der hohlen Körner mit reinem Jod rotbraun oder im besten Falle violett. Nach intensiver Belichtung dagegen tritt sofort eine rotviolette, dann blauviolette Färbung der Wand und eine ebensolche nur blassere Färbung der Vakuole (? B.) ein. Bei Gegenwart von Säure ist die Jodwirkung zwar intensiver, doch erhält man auch dabei nie eine tiefblaue Färbung der Körner von gelben Zellen, die nicht kurz vor der Reaktion stark belichtet worden waren.“ Es scheint somit, daß vorhergehende Belichtung ganz wesentlich den Erfolg der Jodreaktion bei lebenden gelben Zellen bedingt, und dürften hierauf die widersprechenden Angaben verschiedener Beobachter beruhen. „Für die Stärkenatur der Hohlkugeln gelber Zellen spricht auch das Verhalten gegen Säuren und Alkalien. Sie werden unter starker Quellung gelöst bei Behandlung mit KOH-Lauge und verschwinden allmählich bei Einwirkung von konzentrierter H_2SO_4. Außer den hohlen Stärkekörnern kommen in den Zooxanthellen noch feine Körnchen vor, welche kompakt und doppeltbrechend sind, eine unregelmäßige Gestalt besitzen, im Leben rötlich oder violett erscheinen und durch Jodbehandlung nicht verändert werden. Solange die Radiolarien in mäßigem diffusem Licht gehalten werden, enthalten sie nur ganz vereinzelte oder gar keine dieser Körnchen, dagegen sind dieselben schon nach halb- bis einstündiger Belichtung in großer Anzahl in den Chromophyllkörpern vorhanden“, und Brandt hält daher auch sie für Assimilationsprodukte.

d) Die biologische Bedeutung der gelben Zellen.

Wenn es sich bei dem Vorkommen der gelben Zellen bei Radiolarien nicht um einen Fall von Parasitismus, sondern um eine wirkliche Vergesellschaftung, ähnlich wie bei den Flechten, handelt (Geddes [57] nennt die gelbe Zellen beherbergenden Radiolarien geradezu „animal lichens“), so muß angenommen werden, daß die Tiere von ihren pflanzlichen Gästen Vorteil haben, wie andererseits auch diese von jenen. Das letztere dürfte kaum zweifelhaft sein, denn es ist bekannt, daß Algen sich auch sehr gern in lebenden und toten Pflanzen einnisten, um Schutz zu finden.

„Auch in lebenden Tieren sind diejenigen Algen, welche sich den eigentümlichen Bedingungen überhaupt anzupassen vermögen, vortrefflich geschützt. Außerdem finden sie in den Wirtstieren alles, was sie zur Assimilation nötig haben: Licht sowohl wie Wasser und CO_2. In der Nähe der Meeresoberfläche ist nur wenig CO_2 im Meereswasser enthalten; der CO_2-Gehalt nimmt nach der Tiefe immer mehr zu, der Gehalt an O dagegen ab. Die Pflanzen sind aber nicht imstande, von dem größeren CO_2-Gehalt des tieferen Meerwassers Gebrauch zu machen, da sie in ihrem Vorkommen an das Vorhandensein hinreichenden Lichtes gebunden sind. Wenn die Algen in Tiere einwandern, welche an der Meeresoberfläche oder doch nur in sehr geringen Tiefen sich aufhalten, so finden sie bei dieser Lebensweise die Vorteile der Tiefe (CO_2-Reichtum) und die der Oberfläche (starke Belichtung) in schönster Weise vereinigt. Bis jetzt sind noch keine algenführenden Tiere aus Tiefen heraufbefördert, die unterhalb der Grenze des vegetabilischen Lebens liegen. Alle sind

vielmehr hinreichend dem Licht ausgesetzt und zugleich genügend durchsichtig, so daß ihre Algen vollauf Gelegenheit haben zu assimilieren.“ (Bandt.)

Ungleich schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob auch die Tiere Vorteil davon haben, daß sie Algen in ihren Geweben beherbergen und worin diese Vorteile bestehen. Da die Zooxanthellen bei ihrer Assimilationstätigkeit einerseits O produzieren, andererseits aber aus CO_2 und Wasser wie alle echten Chlorophyllkörper organische Substanz (Stärke) erzeugen, so könnte man den Vorteil, welchen die Radiolarien aus dieser Symbiose ziehen, entweder in der O-Versorgung oder aber darin erblicken, daß die Algen zur Ernährung der Tiere wesentlich beitragen, wie dies ja auch für die Flechtengonidien in bezug auf die mit ihnen vergesellschaftet lebenden Pilze gilt.

Zugunsten der ersteren Annahme ließe sich auf den hohen O-Verbrauch hinweisen, welchen Vernon (180) für das Radiolar *Collozoum inerme* feststellte und der für eine Kolonie von etwa 100 mm² Oberfläche pro m²-Stunde 1110 mg beträgt (Pütter). Indessen bleibt zu berücksichtigen, daß diese Organismen in ihrem Leben keineswegs so streng an das Licht gebunden sind. Der sicherste Beweis für die Abhängigkeit der Ernährung vom Lichte liegt ja in dem Heliotropismus derartiger niederer Organismen. Haeckel glaubt nun, tatsächlich bei Sphärozoen etwas derartiges wahrgenommen zu haben. Die Kolonien „stiegen gewöhnlich, wenn sie unversehrt gefangen waren und einige Zeit in dem Glasgefäße mit Seewasser ruhig dagestanden hatten, von dem Boden des Gefäßes, auf den sie herabgesunken waren, wieder in die Höhe und fanden sich dann meistens (aber nicht immer) an der dem Licht zugekehrten Seite des Gefäßes, am Rande der Wasserfläche“. Wenn er „die Stellung des Gefäßes änderte, so fanden sie sich einige Stunden darauf gewöhnlich wieder an der Lichtseite ein“. Doch ist es, wie Brandt bemerkt, fraglich, ob diese Ortveränderungen nicht bloß passiv und durch Strömungen bedingt waren, die die leichten pelagischen Körperchen nach der vielleicht stärker erwärmten Seite des Gefäßes hinführten, zumal keine einzige Beobachtung vorliegt, daß die Kolonien sich aus eigener Kraft seitwärts bewegen können. Brandt folgert aus seinen eigenen Beobachtungen, daß „der tägliche Wechsel von Licht und Dunkelheit für das Vorkommen der koloniebildenden Radiolarien ganz ohne Bedeutung ist“. Der Umstand, daß Radiolarien ohne oder mit nur wenigen gelben Zellen vorkommen, dürfte zur Genüge beweisen, daß der normale O-Gehalt des Meerwassers den Bedarf derselben ausreichend zu decken vermag. Es lassen sich nun in der Tat manche Gründe dafür anführen, daß die gelben Zellen der Ernährung der Radiolarien dienen. Zunächst bestehen, wie Brandt hervorhebt, für die flottierenden pelagischen Radiolarien, deren aktives Bewegungsvermögen kaum nennenswert ist, von vornherein gewisse Schwierigkeiten der Ernährung. „Wenn sie sich in animalischer Weise ernähren wollen, so müssen sie sich damit begnügen, daß ihnen von den Bewegungen des Wassers Tiere zugeführt werden, oder daß die Opfer selbst in dem Bereich der Pseudopodien sich bewegen.“ Daß solche vom Zufall herbeigeführte Nahrungskörper aufgenommen und auch verdaut werden können, ist, wie schon früher angeführt wurde, gar nicht zu bezweifeln. Doch schließt dies keineswegs aus, daß die gelben Zellen nicht doch eine sehr wesentliche Rolle bei der Ernährung der Radiolarien spielen. Brandt gibt an, daß bei koloniebildenden Radiolarien (*Collozoum, Sphaerozoum*) „alte Kolonien niemals größere tierische oder pflanzliche Fremdkörper enthalten, von denen sie sich nach Art der Tiere ernähren könnten, wohl aber zahlreiche gelbe Zellen“. Dagegen fehlen diese fast oder ganz in jungen Collozoen, welche aber auch einer selbständigen tierischen Ernährung eher fähig sind, „indem die von der extrakapsulären Sarkode ausstrahlenden,

reich verzweigten Pseudopodiengeflechte durch die noch schlaffe wasserreiche Gallerte bis an die Oberfläche derselben treten und dann frei ins Wasser ragen". An der klebrigen Oberfläche bleiben mikroskopische Tiere und Pflanzen hängen, welche der Verdauung anheimfallen. Die Gallerte alter Kolonien ist sehr viel konsistenter, auch ragen die minder zahlreichen Pseudopodien viel weniger über die Oberfläche hervor, so daß die Kolonie fast gar nicht klebrig ist. Man findet auch an der Gallertoberfläche nur ganz vereinzelte kleinere Diatomeen etc., deren Gesamtmasse im Vergleich zur Masse der Radiolarienkolonie so gering ist, daß sie kaum zur animalischen Ernährung von einigen, geschweige denn von vielen Tausenden Einzelindividuen (Zentralkapseln) ausreichend sein kann (Brandt). Brandt hält denn auch für ältere Exemplare von Sphärozoïden eine rein animalische Ernährung für sicher ausgeschlossen, während zugleich die große Zahl der gelben Zellen in jedem solchen Falle eine vegetabilische Ernährungsweise immerhin möglich erscheinen läßt. „Solange die Radiolarienkolonien nur wenige gelbe Zellen enthalten, ernähren sie sich vorzugsweise in animalischer Weise. Wenn sie aber größere Mengen dieser Algen enthalten, so lassen sie sich von diesen Nährstoffe produzieren, ernähren sich also in vegetabilischer Weise" (Brandt). Beides dürfte wohl gleichzeitig bei einzellebenden Radiolarienformen der Fall sein.

Die nächste Frage bezieht sich nun darauf, „ob die gelben Zellen als solche den Tieren zur Nahrung dienen können oder ob vielleicht von den gelben Zellen im Ueberfluß produzierte Stoffe weiter verarbeitet und verwertet werden. Im ersteren Falle würden die gelben Zellen selbst verdaut werden, im letzteren aber am Leben bleiben" (Brandt). Speziell für die Radiolarien hält Brandt die letztere Auffassung für wahrscheinlicher, da er zeigen konnte, „daß unzweifelhafte Assimilationsprodukte von gelben Zellen auch frei in Radiolarien vorkommen". Bei Acanthometren (besonders *A. tetracopa*) fand er „häufig frei im Protoplasma unverletzter Tiere die charakteristisch hohlen Stärkekörner, die sich ebenso, wie die in gelben Zellen befindlichen, mit Jod violett färbten". Desgleichen fanden sich bei Collozoen „nach Jodbehandlung zu wiederholten Malen zahlreiche kleine Stärkekörnchen im Protoplasma des Tieres. Da sie besonders häufig auf der äußeren Oberfläche der gelben Zellen und in der Nähe vollkommen intakter gelber Zellen vorkommen und da sie außerdem in Form, Größe und Mangel der Doppelbrechung ganz mit den innerhalb der gelben Zellen nach Belichtung vorhandenen kleinen Stärkekörnchen übereinstimmen", hält sich Brandt für berechtigt, sie „als frei gewordene Assimilationsprodukte der gelben Zellen anzusprechen". Auch färbten sich größere Portionen der Rindensubstanz bei Jodbehandlung blaßviolett, „vermutlich weil sie halbverdaute gelöste Stärke enthielten". Bei *Collozoum inerme* und *Sphaerozoum neapolitanum* fanden sich sowohl die Stärkekörnchen wie die mit Jod blaßviolett färbbaren Massen in dem Pseudopodienmutterboden, der auch die gelben Zellen enthält. Bei *Siphonosphaera tenera* findet sich eine sehr eigentümliche Sonderung des extrakapsulären Plasmas in zwei verschiedene Substanzen (Pseudopodienplasma und Assimilationsplasma). Das letztere bildet im gegebenen Falle Klumpen, deren Größe etwa der eines Individuums der Kolonie entspricht (Brandt, 11, Taf. 2, Fig. 27). „Je ein solcher Klumpen liegt in der Mitte von 2—5 Nestern, die durch feine Pseudopodien mit ihm zusammenhängen und außerdem Fäden nach den benachbarten Haufen von Nestern entsenden." Die gelben Zellen sind sämtlich an und in diesen Klumpen lokalisiert. „Behandelt man ein Stück einer *Siphonosphaera*-Kolonie unter dem Deckglase mit Jod-Jodkalium, so werden die Individuen gelb, die Klumpen von Assimilationsplasma aber tief violett gefärbt und zwar in der ganzen Masse gleichmäßig. Ein Teil der Stärke befindet sich also in gelöster Form im Assimilationsplasma. Außerdem kommen noch zahlreiche tiefviolette (Stärke-)Körner in den

Massen vor. Der Inhalt der gelben Zellen wird teils braun, teils dunkelviolett gefärbt. Läßt man Jodspiritus auf lebende Siphonosphären einwirken, so werden ebenfalls die Klumpen violett, die in ihnen gelegenen Zellen noch dunkler violett gefärbt. Außerdem aber sind sämtliche Massen des Assimilationsplasmas von einem violett gefärbten Hof umgeben, der an seiner, der Oberfläche der Kolonie zugekehrten Seite mit einem besonders tief gefärbten, scharfen Rande umgeben ist und sich auf der anderen (inneren) Seite verliert.“ (Brandt, 11, Taf. 4, Fig. 43.) Brandt schließt aus diesen Beobachtungen, „daß die gelben Zellen mehr Stärke produzieren, als sie für ihren Bedarf nötig haben. Der Ueberschuß an Amylum diffundiert (? B.) durch die Membran und findet sich dann im Assimilationsplasma teils in Form von kleinen Körnern, teils in gelöstem Zustande. Im Assimilationsplasma geschieht dann die weitere Verarbeitung der Stärke und die Umwandlung in Stoffe, welche für den Aufbau des Radiolarienkörpers verwertet werden können.“

Ich glaube nicht, daß man diesen Schlußfolgerungen ohne weiteres zustimmen kann, und zwar in erster Linie mit Rücksicht auf die kolloidale Natur der Stärke und ihrer nächsten Spaltungsprodukte. Vielmehr scheint es mir wahrscheinlicher, daß die gelben Zellen unter Umständen richtig verdaut werden, wobei unter Lösung ihrer (Cellulose-)Membran der Inhalt frei wird. Freilich gibt Brandt (11) an, er habe niemals im Assimilationsplasma von *Siphonosphaera* „im Zerfall begriffene gelbe Zellen und auch nie Körper gesehen, die man als frühere Inhaltsbestandteile zerstörter gelber Zellen (z. B. gelbe Plasmastücke, hohle Stärkekugeln etc.) hätte betrachten können.“ Dem widersprechen aber auf das entschiedenste die oben erwähnten Angaben desselben Forschers bezüglich des Vorkommens von charakteristischen Stärkekörnern im Plasma, von Acanthometren und Collozoen. Daß aber solche Inhaltsbestandteile der gelben Zellen nur nach Zerstörung der Wand frei werden können, erscheint wohl selbstverständlich.

C. Die gelben Zellen bei anderen Protozoen.

Außer bei Radiolarien sind gelbe Zellen auch bei einigen Foraminiferen gefunden worden. Brandt konstatierte ihr Vorhandensein in fast allen Exemplaren der pelagisch lebenden *Globigerina echinoides* Bütschli, bei *Orbitolites* und *Peneroplis*. In allen 3 Fällen handelt es sich aber offenbar um sehr verschiedene Gebilde, so daß Schaudinn (154) zweifelt, ob man sie in einer Algengattung unterbringen kann. Dieser Forscher gibt an, daß *Trichosphaerium Sieboldi* nicht selten zahlreiche braune kugelige oder ovale Zellen enthält, die eine dicke Cellulosehülle besitzen. Der braune Farbstoff ist an zwei Chromatophoren gebunden, die dicht unter der Membran, fast die ganze Oberfläche der Zelle einnehmend, gelagert sind. Bei Behandlung mit Alkohol wird, wie bei den Zooxanthellen der Actinien (nach Brandt), zuerst ein roter und später ein grüner Farbstoff ausgezogen. Im Innern dieser Zellen finden sich stets einige stark lichtbrechende Körner, die sich mit Jod zum Teil bläuen und daher als Stärke anzusprechen sind. In der Mitte der Zelle liegt ein kugeliger Kern, über dessen Teilung, die die Vermehrung der Zellen einleitet, Schaudinn eingehende Angaben macht. Bei hungernden Trichosphärien beobachtete er mehrfach, daß die Zooxanthellen als Schwärmer ausschlüpfen und zwar immer auf dem Stadium der Degeneration, in welchem fast alle Nahrungsreste ausgestoßen waren.

Nach vorhergehenden rotierenden Bewegungen schlüpft das Plasma aus der geplatzten Cellulosehülle heraus als ein kleines zunächst amöbenähnliches Klümpchen, welches bald zwei Geißeln entwickelt und die Gestalt einer *Cryptomonas* annimmt, zu welcher Gattung Schaudinn den Organismus unter dem Namen *C. Brandti* stellt. Es würde sich demnach im vorliegenden Falle nicht um Algen handeln, sondern um Flagellaten, welche als Kommen-

salen von *Trichosphaerium* auftreten. Die ganz ähnliche Umbildung der gelben Zellen von Radiolarien zu Schwärmern wurde bereits früher erwähnt.

Es scheint sehr fraglich, ob den gelben Zellen von *Trichosphaerium* irgendeine Bedeutung für die Ernährung des Tieres zukommt, denn einerseits nimmt diese Foraminifere in reichlichstem Maße Nahrungskörper von außen auf, und andererseits gibt SCHAUDINN ausdrücklich an, daß er nie eine Andeutung davon gesehen habe, daß diese braunen Zellen verdaut werden, vielmehr finden sie sich sogar in hungernden Individuen ganz unverzehrt und wandern schließlich, wie gezeigt wurde, als Schwärmer aus.

Ebensowenig sind wir über die Rolle unterrichtet, welche die gelben Zellen bei einer auf dem Hydroidpolypen *Aglaophenia* vorkommenden *Vorticella*-Species *(V. Sertulariarum)* spielen (BRANDT, 15, Taf. 19, Fig. 49). BRANDT hebt hervor, daß das Peristom bei allen Exemplaren, welche solche Zellen enthalten, mehr oder weniger eingezogen ist, während die zellfreien Exemplare „gewöhnlich in viel regerem Verkehr mit der Umgebung stehen“.

D. Die grünen Zellen der Protozoen.

a) Allgemeines.

Nicht minder als die gelben Zellen nehmen unser Interesse gewisse grüne Körperchen in Anspruch, welche sich oft in großer Menge im Körper von Protozoen (Rhizopoden, Heliozoen und Ciliaten) finden und zunächst als den Tieren selbst eigentümliche, von ihnen erzeugte „Chlorophyllkörperchen“ beschrieben wurden. Schon 1843 fand WÖHLER (185), daß eine lebhaft O-entwickelnde schleimige Masse, die sich als Bodensatz in einem Solwasser gebildet hatte, hauptsächlich aus grünlich gefärbten Infusorien bestand, denen nur spärlich Algen beigemengt waren, und warf dabei, ohne entscheiden zu können, ob die O-Entwicklung auf Rechnung der Algen oder der Infusorien zu setzen sei, die Frage auf, ob vielleicht „die Existenz dieser zusammenlebenden, so innig verwebten Pflanzen und Tierorganismen in einer wechselseitigen Abhängigkeit stehe“ (zit. nach v. FÜRTH, 55a). Wenig später (1847) betonte SIEBOLD (172), das Chlorophyll scheine kein ausschließliches Eigentum der Pflanzenwelt zu sein, denn die grünen Körner und Bläschen, welche im Körper verschiedener Infusorien, sowie bei *Hydra viridis* und gewissen Turbellarien eingebettet liegen, seien wahrscheinlich dem Chlorophyll nahe verwandt, wenn nicht identisch (zit. nach v. FÜRTH). Seit jener Zeit ist die Frage nach dem Vorkommen von „tierischem Chlorophyll“ oft und von verschiedenen Gesichtspunkten aus erörtert worden.

So wenig dies bezweifelt werden kann, wenn man die grünen Euglenen zu den Tieren rechnet, so fragwürdig erscheint es, ob man das Recht hat, die bei anderen Protisten gelegentlich vorhandenen grünen Körper als den Tieren selbst zugehörige echte Chlorophyllkörner zu deuten. Wenn man berücksichtigt, daß einzellige grüne Pflanzen-(Algen-)Zellen in unzähligen Fällen von Rhizopoden und Infusorien als Nahrung aufgenommen werden, so scheint es sehr naheliegend, auch dort die grünen Körner als Nahrungskörper zu deuten. Dem widerspricht aber einmal die Tatsache, daß dieselben immer von ziemlich gleicher Größe und Gestalt sind, sowie ferner der Umstand, daß sie im umgebenden Wasser oft vollständig fehlen. Ferner ist es ja bekannt, und leicht durch direkte

Untersuchungen zu bestätigen, daß als Nahrung aufgenommenes Chlorophyll bei der Verdauung rasch unter Farbenänderung zerstört wird. Selbst bei stundenlanger Beobachtung chlorophyllführender Infusorien sieht man aber nicht die geringste Veränderung an den grünen Körpern derselben. Bringt man, um ganz sicher zu gehen, solche grüne Infusorien in etwas Wasser, das sonst ganz frei von chlorophyllhaltigen Organismen ist, und untersucht von Tag zu Tag, so findet man auch hier, wo jede Ergänzung etwa verdauter Chlorophyllkörper von außen vollkommen ausgeschlossen ist, stets zahlreiche grüne Körperchen in den betreffenden Infusorien."

Es bleiben hiernach nur zwei Möglichkeiten übrig: entweder sind die grünen Körper den Tieren selbst eigentümlich und entsprechen dann vollkommen den Chlorophyllkörpern der Pflanzen, oder aber es sind Parasiten. Ohne die Möglichkeit zu bestreiten, daß autochthon gebildetes Chlorophyll bei zweifellos tierischen Organismen (von den grünen Euglenen und anderen chromophyllführenden Flagellaten, deren tierischer Charakter bezweifelt werden könnte, ist hier abzusehen) vorkommen kann, sind es doch zahlreiche und überzeugende Gründe, welche zugunsten der letzteren Anschauung sprechen und die „Zoochlorellen" als den „Zooxanthellen" gleichwertige fremde Organismen (Algen) erscheinen lassen.

b) Vorkommen.

Was zunächst das Vorkommen und die Verbreitung solcher grüner Körper bei Protozoen betrifft, so hat man sie in einer sehr großen Zahl von Fällen beobachtet. Von Rhizopoden führt G. Entz (47, 48) *Amoeba Proteus, Dactylosphaera nitrea, Difflugia pyriformis, Hyalosphenia papilio, Heleopera picta, Arcella artocrea, Cochliopodium pilosum* an, von Heliozoen: *Actinosphaerium Eichhorni, Raphidiophrys elegans* und *viridis, Acanthocystis turfacea* und *chaetophora, Heterophrys myriapoda, Chondropus viridis, Sphaerastrum Fockii,* von Ciliaten: *Lacrymaria olor, Phialina vermicularis, Coleps hirtus, Holophrya ovum, Loxodes bursaria, Paramaecium bursaria, Cyrtostomum leucas, Nassula elegans, Leucophrys patula, Climacostomum virens, Stentor polymorphus* und *igneus, Euplotes patella, Uroleptus piscis* und *hospes, Urostyla viridis, Vorticella convallaria* und *nebulifera, Ophrydium versatile* u. a.

M. Weber und A. Weber van Bosse (184) fanden einmal in der Bai von Bima auf der Insel Sumbawa *Noctiluca miliaris* dunkelgrün gefärbt durch wahre Chlorellen. Sie bemerken, daß bei einer genauen Prüfung keine verdauten Zellen gefunden wurden, und daß die Chlorellen im Plasma der Tiere und nicht in Vakuolen lagen.

Es ist nun schon sehr bemerkenswert, daß fast alle die genannten Protozoen sowohl mit wie ohne grüne Körper vorkommen, ohne daß sich sonst irgendwelche Unterschiede feststellen ließen, die zu einer artlichen Trennung berechtigen könnten. Keine der Arten, welche Ehrenberg seinerzeit auf das Vorhandensein von grünen Körpern hin begründete, ließ sich wirklich halten. So sind z. B. *Bursaria vernalis, Coleps viridis, Vorticella chlorostigma* nichts anderes als die chlorophyllführenden Varietäten von *Bursaria leucas, Coleps hirtus* und *Vorticella (campanula) nebulifera* (Bütschli). Im *Stentor Muelleri* aber müssen wir die chlorophyllfreie Form des *St. polymorphus* erkennen. Während gewisse Arten gewöhnlich Chlorophyllkörper enthalten, ist bei anderen das entgegengesetzte der Fall. Manche Formen, z. B. *Vaginicola crystallina* und *Euplotes patella,* sind ebenso häufig mit, wie ohne Chlorophyllkörperchen. An demselben Fundort

und zu derselben Zeit kommt aber gewöhnlich nur die eine Varietät vor; ja es scheint sogar, daß gewissen Orten konstant nur die eine Varietät zukommt. STEIN traf einige der gewöhnlich farblosen Ciliaten in Torfwässern häufig grün. *Stentor polymorphus* soll von Frühling bis Herbst reichlich, im Winter spärliche oder gar keine grünen Körper führen, doch finden sich auch in der warmen Jahreszeit farblose Exemplare. G. ENTZ (47, 48) fand *Ophrydium versatile* im Teiche des Klausenburger Museumsgartens beständig ohne Chlorophyll, während aus dem Westen Europas nur grüne Ophrydien angeführt werden. Später fand auch WRZESNIOWSKY (186) chlorophyllfreie Ophrydien auch bei Warschau und beschrieb diese farblose Varietät als *O. hyalinum*.

c) Zellnatur der Zooxanthellen.

Wenn so das Vorhandensein oder Fehlen von Chlorophyllkörpern mehr oder weniger dem Zufall unterliegt, so kann es sich wohl nicht um integrierende Bestandteile des Tierkörpers handeln, und wird die parasitäre Natur von vornherein wahrscheinlich. Dies wird aber zur Gewißheit durch den Nachweis, daß jene Einschlüsse morphologisch als typische Zellen und daher im gegebenen Falle als selbständige Organismen charakterisiert sind.

Die grünen Körper der Protozoen sind kugelige oder eiförmige Gebilde mit einem Durchmesser von 3—6 μ, umhüllt von einer farblosen, nach ENTZ „gallertig gequollenen Hülle, seltener von einer derberen Membran", welche nach BRANDT manchmal deutliche Cellulosereaktion gibt. Bei Anwendung starker Vergrößerung läßt sich feststellen, „daß sie nicht gleichmäßig und vollständig grün sind, sondern neben der grün gefärbten Masse auch hyalines Plasma besitzen. Jeder grüne Körper ist also nicht als ein Chlorophyllkörper aufzufassen, sondern als eine Protoplasmamasse, in welcher sich ein Chlorophyllkörper (Chromatophor) befindet" (BRANDT). Dieser letztere stellt bald eine zusammenhängende Hüllschicht, bald einen mulden- oder sattelförmigen Körper dar. Statt eines Chromatophors finden sich oft deren mehrere in einem Chlorophyllkörper. Es ist BRANDTs Verdienst, den wichtigen Nachweis geliefert zu haben, daß die Chlorophyllkörperchen je einen kleinen Kern enthalten, der sich mit Hämatoxylin oder Magdalarot, nach Extraktion des grünen Farbstoffes mit Alkohol leicht färben läßt (Fig. 67).

Außer dem Zellkern enthalten die grünen Körper meist noch ein etwas seitlich gelagertes kugelförmiges Körperchen, welches schon von M. SCHULTZE erkannt und für den Kern gehalten wurde. Auch R. GREEFF (63) und A. SCHNEIDER (163) erwähnen dasselbe von den grünen Körpern bei *Acanthocystis turfacea* und geben ihm dieselbe Deutung. Dieses Körperchen, welches sich bei Behandlung mit Jod nicht immer deutlich blau färbt, darf wohl als Assimilationsprodukt gedeutet werden, desgleichen eine Anzahl kleinerer glänzender Körnchen, welche G. ENTZ für Paramylum hält (? B.). Die verhältnismäßig großen, grünen Körper von *Stentor igneus* enthalten außerdem weinrote oder amethystfarbige Körnchen, wie sie auch in manchen Algen (Cosmarien) vorkommen. Dieselben Körnchen finden sich auch massenhaft frei im Ektoplasma des *Stentor* und werden von ENTZ aus zerfallenden grünen Körpern hergeleitet. Für die Beurteilung der Bedeutung der grünen Körper ist auch ihre Lage im Protozoenkörper von Belang. „Nach den gewöhnlichen Angaben liegen sie im Corticalplasma resp. einer ihm topographisch entsprechenden Schicht. SCHUBERG (167) zeigte jedoch, daß sie bei *Stentor polymorphus* sicher im Entoplasma, dicht unter der deutlich differenzierten Corticalschicht liegen, jedoch auch noch tiefer vorkommen. Dies wurde von BEIJERINCK (5)

angegeben. Schon früher versicherte Salitt (152) bestimmt, daß die Zoochlorellen von *Paramaecium, Stentor, Cothurnia* und *Vorticella* im Entoplasma liegen. Ebenso

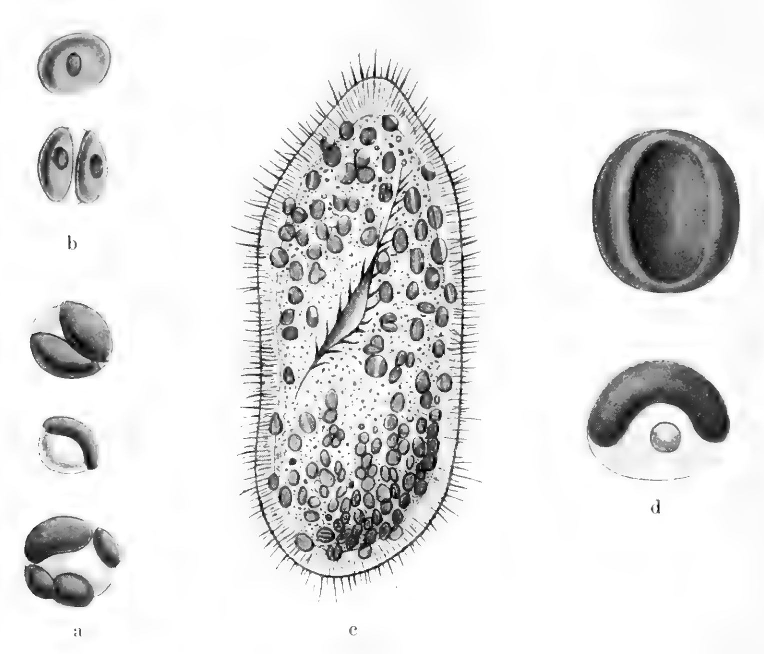


Fig. 67. a Grüne Körper (Zoochlorellen) von *Stentor*. b Dieselben mit Hämatoxylin behandelt (Kerne violett). c *Paramaecium* mit Zoochlorellen. d Schema des Baues der grünen Körper (nach Brandt).

verhält es sich nach Schewiakoff (157) bei *Frontonia leucas*. Auch auf den Abbildungen anderer Forscher (z. B. Ehrenberg-Wrzesniowsky für *Ophridium*) werden die Zoochlorellen meist unter einer ziemlich dicken, farblosen Rindenschicht angegeben." (Bütschli.) Bütschli hält es daher, im Gegensatz zu Brandt, für wahrscheinlich, „daß sie sich überall in einer oberflächlichen Schicht des Entoplasmas finden". „Bei den Ciliaten mit lebhafter Entoplasmaströmung verharrt die periphere Zoochlorellenschicht gewöhnlich in Ruhe; das oberflächliche Entoplasma muß also ruhend oder doch relativ ruhend sein." Gelegentlich geraten einzelne der grünen Körper aber auch in die Strömung herein, so namentlich bei *Paramaecium bursaria* und *Frontania leucas*. Salitt sah sie auch bei *Stentor* und einer *Vorticella* der Strömung folgen. Im übrigen liegen die Zoochlorellen auch bei *Actinosphaerium* stets im Entoplasma.

Wie die gelben Zellen der Radiolarien, vermehren sich auch die Zoochlorellen im Infusorienkörper meist reichlich durch Teilung, wie schon Balbiani bei *Stentor polymorphus* und später Entz und Brandt beobachteten. Die Vermehrung geschieht entweder durch einfache Zweiteilung oder durch Drei- bis Vierteilung.

Nach den angeführten Beobachtungen kann es nun nicht mehr zweifelhaft sein, daß die sogenannten Chlorophyllkörperchen der Protozoen ebenso wie die gelben Zellen echte Zellen sind und morphologisch einzelligen Algen, nicht aber Chlorophyllkörperchen der Pflanzen entsprechen (G. Entz, K. Brandt, l. c.). Mit diesem aus dem morphologischen

Befunde abgeleiteten Ergebnis steht die physiologische Untersuchung der betreffenden Gebilde in vollster Uebereinstimmung, indem sich nachweisen ließ, daß sie auch außerhalb des Tierkörpers selbständiger Existenz fähig sind.

G. Entz zerzupfte mehrere Exemplare von *Stentor polymorphus* in filtriertem Wasser. „Das Ergebnis war, daß die Chlorophyllkörperchen durchaus nicht abstarben, sondern wochenlang fortlebten und sich vermehrten. Allmählich entstand im Umkreis der zerfetzten Stentoren ein lebhaft grüner Hof, der sich nach der Lichtseite hin ausdehnte und in welchem nach einigen Tagen Gruppen von einzelligen Algen, namentlich *Scenedesmus, Raphidium, Pleurococcus,* ferner größere grüne Cysten, aus welchen Chlamydomonaden und Euglenen ausschwärmten, erschienen; einige grüne Zellen keimten sogar, und es entwickelten sich aus ihnen Fäden einer nicht näher bestimmten Alge.“ Entz hält daher die Zoochlorellen für den Palmellen-Zustand der verschiedenartigsten ein- und mehrzelligen Algen und Flagellaten. Bütschli (19, Bd. 2) hält dies wohl mit Recht für höchst unwahrscheinlich und eine Täuschung durch Keime anderer Organismen, welche die Stentoren gefressen hatten, nicht für ausgeschlossen. Desgleichen bezweifelt Klebs die Richtigkeit der Angaben von Entz und meint, daß die Algen und Flagellaten wahrscheinlich in Form von Sporen oder Ruhezuständen von außen in die Kultur hineingekommen sind. Auch darf es ja wohl von vornherein für ausgeschlossen gelten, daß aus den so einfachen Chlorophyllzellen von *Stentor* etc. die verschiedensten Protococcaceen, vor allem aber die der schon so hoch organisierten Chlamydomonaden und Euglenen sich entwickeln könnten. (Klebs.) „Soweit die bisherigen glaubwürdigen Tatsachen vorliegen, sind die Chlorophyllzellen der Infusorien nicht Entwicklungszustände beliebiger Algen, sondern für sich existierende selbständige Formen, welchen man bis auf weiteres ganz passend den Brandtschen Namen *Zoochlorella* lassen kann“ (Klebs). Die Vermehrungsfähigkeit außerhalb des Tierkörpers aber — und das ist das Wesentlichste — kann als absolut sichergestellt gelten. Sie wurde auch von Schewiakoff (Zit. nach Bütschli, l. c. p. 1836) an den isolierten Zoochlorellen von *Frontonia leucas* beobachtet und von Bütschli kontrolliert. „Die isolierten und viele Tage hindurch genau verfolgten grünen Zellen vermehrten sich durch Zweiteilung unter dem Deckglas ebenso wie im Infusor, zeigten aber niemals die geringste Neigung, sich zu Algen zu entwickeln.“

Von neueren Untersuchungen in dieser Richtung erscheinen noch jene von Beijerinck (5) bemerkenswert. Er machte im Anschluß an Versuche, verschiedene einzellige Algen und Flechtengonidien auf Gelatine zu züchten, den gleichen Versuch auch mit Zoochlorellen von *Hydra* und *Stentor polymorphus,* die sich beide außerordentlich ähneln, erzielte aber nur mit Hydra ein positives Resultat. Brandt rechnet die Zoochlorellen zu den einzelligen Algen, ohne jedoch ihre systematische Stellung genauer zu präzisieren, Beijerinck betrachtet sie als zu seiner Gattung *Chlorella* gehörig, einzellige grüne, zu den Pleurococcaceen zu rechnende Algen, von denen er 4 Arten annimmt: *Ch. vulgaris* (freilebend), *Ch. infusionum* (freilebend), *Ch. (Zoochlorella) parasitica* Brandt (in *Spongilla fluviatilis*) und *Ch. (Zoochlorella) conductrix* Brandt (in *Hydra* und Infusorien).

Wenn es sich bei farblosen und grünen Infusorien nur um mit Chlorellen infizierte und normale Individuen der gleichen Species handelt, so war die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, durch künstliche Infektion die einen in die anderen überzuführen. Solche Versuche haben schon Entz und Brandt gemacht.

Der erstere gibt an, daß *Coleps hirtus, Lionotus fasciola* und *Enchelys gigas,* „wenn sie in Ermangelung anderer Nahrung gezwungen wurden, Euglenen,

Chlamydomonaden oder verschiedene Palmellaceen zu verschlingen, Pseudochlorophyllkörperchen entwickelten. Es ließ sich direkt beobachten, daß einige der reichlich aufgenommenen chlorophyllhaltigen Zellen aus dem verdauenden Endoplasma durch die nachfolgenden in das Ektoplasma gedrängt wurden, wo sie nach glücklich überstandener Gefahr des Verdautwerdens durch sich schnell wiederholende Teilung in Pseudochlorophyllkörperchen zerfielen und das Ektoplasma zu ihrem Vegetationsgebiet okkupierten." (Entz.) Weniger glücklich war Brandt (15), welcher vergeblich farblose Infusorien mit den Zcochlorellen, welche er durch Auspressen von grünen Süßwasserschwämmen erhalten hatte, zu infizieren versuchte. „Zu wiederholten Malen wurden zahllose grüne Körper in einen Tropfen gebracht, der Paramäcien, Urocentren oder Stylonychien und Vorticellen enthielt, und die Objekte tagelang beobachtet. Grüne Körper wurden allerdings von vielen Infusorien aufgenommen, aber entweder ziemlich schnell verdaut oder unverändert wieder ausgestoßen." Nach Brandt dagegen soll es G. Kessler (90a) gelungen sein, chlorophyllfreie Exemplare von *Stentor coeruleus* mit Zoochlorellen von *Spongilla* zu infizieren und binnen weniger Stunden in grüne Stentoren zu verwandeln. Wenn, wie auch Beijerinck annimmt, die Zoochlorellen von *Spongilla* artlich von jenen der Infusorien verschieden sind, so ließe sich der Mißerfolg Brandts wohl verstehen, zumal er weiterhin anführt, daß ihm die Infektion mit *Hydra*-Zoochlorellen gelungen ist. „Eine *Hydra viridis* war in eine kleine, feuchte Kammer gesetzt, die auch zahlreiche chlorophylllose Wimperinfusorien enthielt. Als die *Hydra* abgestorben war, nahmen die Infusorien die zerfallenden Massen mit den noch darin befindlichen lebenden grünen Körpern auf. Manche, z. B. *Oxytricha*, verdauten die gefressenen grünen Körper; andere dagegen, wie *Coleps*, *Paramaecium*, *Stylonychia* etc., stießen sie nicht wieder aus, sondern behielten sie dauernd bei sich." Auch Schewiakoff (157) gelang bei *Frontonia leucas* die Infektion mit arteigenen Zoochlorellen. „Zoochlorellenfreie Exemplare, welche mit isolierten Parasiten zusammengebracht wurden, fraßen diese sofort auf und wurden in kurzer Zeit durch reiche Entwicklung der Parasiten grün." Beijerinck versuchte dagegen wieder vergeblich, farblose Stentoren durch Ernährung mit der freilebenden *Chlorella vulgaris* in die grüne Form überzuführen. Die Algen wurden zwar aufgenommen und die Infusorien wurden auch lokal grün. Aber es stellte sich sofort heraus, „daß hier von Zoochlorellenbildung nicht die Rede sein konnte, denn die aufgenommenen grünen Zellen lagen in dichten Knäueln angehäuft in großen Nahrungsvakuolen und von einer Verschiebung nach der subcorticalen Plasmaschicht oder von irgendeiner regelmäßigen, derjenigen der echten Zoochlorellen ähnlichen Anordnung war keine Spur zu sehen". Beijerinck bemerkt übrigens, daß sich auch bei frisch eingefangenen farblosen Stentoren fast immer eine gewisse Zahl von Nahrungsvakuolen findet, welche in Teilung begriffene *Chlorella*-Zellen enthalten, die nicht mit *Chlorella vulgaris* übereinstimmen und mit den wahren Zoochlorellen von grünen Stentoren fast ganz übereinstimmen. Doflein (42) gelang es, *Amoeba vespertilio* mit Zoochlorellen aus *Frontonia*, Awerinzeff *Dileptus anser* mit solchen aus *Stentor viridis* zu infizieren. Nach allem Mitgeteilten scheint demnach der parasitäre Charakter der Zoochlorellen und die Möglichkeit einer künstlichen Infektion sicher erwiesen zu sein, doch kommt es dabei offenbar ganz wesentlich auf den Speciescharakter der betreffenden einzelligen Algen an, und handelt es sich sicher um mehrere verschiedene Arten von Zoochlorellen, die verschiedenen Tierformen angepaßt erscheinen.

d) Biologische Bedeutung der Zoochlorellen.

Hinsichtlich der biologischen Bedeutung des Zusammenlebens von grünen, chlorophyllführenden einzelligen

Algen und an sich farblosen Protozoen herrscht leider noch keineswegs die erwünschte Klarheit, wie ja das gleiche auch bezüglich der Rolle der Zooxanthellen (gelben Zellen) gilt, von welch letzteren man wohl mit Sicherheit behaupten darf, daß sie nicht in allen Fällen den sie beherbergenden Tieren Vorteile bieten, geschweige denn, daß sie die Ernährung vollständig besorgen.

Brandt sowohl wie G. Entz haben seinerzeit behauptet, daß zoochlorellenreiche Ciliaten ganz abweichend von ihren farblosen Genossen überhaupt keine feste Nahrung aufnehmen. „Grüne Stentoren und viele andere Infusorien enthalten in ihrer Wand zahllose grüne Körper, aber gar keine Nahrungsbestandteile. Manche Heliozoen (*Heterophrys*, *Acanthocystis*), sowie gewisse Monothalamien (*Difflugia pyriformis*) sind oft so mit grünen Körpern vollgepfropft, daß gar kein Platz für aufzunehmende Nahrung vorhanden wäre. Nach diesen Beobachtungen hat es fast den Anschein, als ob die grünen Tiere überhaupt nicht mehr fressen. Man wird zu der Annahme gedrängt, daß die Algen, welche in den Tieren leben, irgendwelchen ernährenden Einfluß auf ihre Wirte ausüben.“ (Brandt.) Auf der anderen Seite gibt aber Brandt selbst zu, daß „nicht selten grüne Paramäcien, Lacrymarien etc. vorkommen, welche in der verdauenden Höhle allerlei Fremdkörper bergen“. Auch Entz bemerkt nur, daß zoochlorellenreiche Infusorien „kaum eine andere Nahrung von außen aufnehmen“ und „nur Wasser in ihren Leib strudeln“. Hier, meint er, „spielen die Pseudochlorophyllkörperchen dieselbe Rolle, wie die Gonidien der Flechten, welche aus anorganischen Nährstoffen jene organischen Verbindungen hervorbringen, welche sowohl sie selbst, wie auch den Pilz resp. bei den Phytozoen das Tier ernähren“. Man wird dieser Auffassung deswegen nicht beipflichten können, weil, wie Bütschli hervorhebt, „viele stark zoochlorellenhaltige Ciliaten sehr energisch fressen“ (*Frontonia leucas* Ehrenberg, 1838), *Stentor polymorphus* (Ehrenberg-Stein, 1867), *Climacostomum virens* (Ehrenberg-Stein); auch „nehmen *Vorticella chlorostigma*, *Cothurnia crystallina*, *Ophrydium versatile*, *Enchelys pupa* und *Paramaecium Bursaria* Karmin und Indigo reichlich auf, was jedenfalls beweist, daß sie nicht nur Wasser, sondern auch feste Nahrungskörperchen einstrudeln und verschlucken“ (Bütschli). Maupas konstatierte bei *Paramaecium Bursaria* reichliche Aufnahme von Bakterien, Flagellaten und Zoosporen und fand die Tiere gelegentlich sogar ganz mit grünen Euglenen erfüllt. Auch fand er, daß die Vermehrung von *Paramaecium Bursaria* im Dunkeln ebenso reichlich erfolgte, wie im Licht. Dies beweist aber, wie Bütschli bemerkt, unwiderleglich, daß die Zoochlorellen bei der Ernährung dieses Infusors eine nur ganz geringfügige, wenn überhaupt eine Rolle spielen. „Da aber gerade diese Art eine der typischsten und regelmäßigsten Zoochlorellaten ist, so dürfte der Schluß nicht zu gewagt erscheinen, daß auch die übrigen sich entsprechend verhalten.“ Bütschli hält es daher für sehr zweifelhaft, ja unwahrscheinlich, „daß die Ciliaten von dem Ueberschuß der Assimilationsprodukte (speziell der Kohlehydrate) ihrer Zoochlorellen ernährt werden, wie Brandt und Entz annehmen“. Man kann es nicht als ein genügendes Argument ansehen, wenn Brandt anführt, daß grüne Exemplare von *Stentor* sich in filtriertem Wasser 8 Tage lang „in einem ausgehöhlten Glasklotz“ gehalten haben, um so weniger als für genügenden Abschluß und Sterilität des Wassers offenbar nicht gesorgt war, da sich am 7. Tage Pilzmycelien in dem filtrierten Wasser entwickelten, die am 9. Tage den Tod der Infusorien herbeiführten. G. Entz (47, 48) behauptet nun zwar mit aller Bestimmtheit, daß die Algen „dem Mietsherrn die Miete mit Naturalien bezahlen“, nicht sowohl durch Lieferung von Produkten ihrer Assimilationstätigkeit (wie Brandt meint), sondern dadurch, daß ein Teil der Algen, die ja schließlich bei stetiger Vermehrung das Wirtstier überwuchern müßten, aus dem Ektoplasma in das Endoplasma ver-

drängt und hier richtig verdaut werden. Er hält es Brandt gegenüber für sehr leicht, „die verschiedenen Phasen der Verdauung an denselben zu konstatieren".

Diesen Angaben stehen aber die nicht minder bestimmten Behauptungen anderer Forscher und vor allem auch Brandts selbst und Beijerincks gegenüber. Will man also nicht die Annahme machen, daß lösliche organische Assimilationsprodukte (Zucker, Aminosäuren) aus den Zoochlorellen in das umgebende Plasma des Tierkörpers herausdiffundieren, so bliebe als einziger möglicher Vorteil für die grünen Protisten höchstens die O-Produktion im Lichte bestehen. In der Tat konnte Engelmann (45) zeigen, daß *Paramaecium Bursaria*, welches bei normalem (oder etwas höherem) O-Gehalt des Wassers meist sehr ruhig bleibt, bei nur geringem Sinken der O-Spannung unter die Norm unruhig wird und an Stellen höheren O-Gehaltes zu gelangen sucht. „Nimmt der O-Druck bedeutend ab, indem man z. B. reinen H über den unbedeckt in der feuchten Gaskammer hängenden Tropfen hinführt, oder bei längerem Verweilen des Präparates im Dunkeln unter eingekittetem Deckglas, so schwimmen die Paramäcien bald sehr unruhig hin und her, endlich mit ziemlich großer und gleichmäßiger Geschwindigkeit in gerader Richtung vorwärts unter beständiger Rotation um die Längsachse ihres allmählich aus der normalen platten in eine mehr gestreckt-ellipsoïdische Form übergehenden Körpers. Wenn man sie jetzt einige Minuten lang fortwährend stark beleuchtet (am besten mit weißem oder rotem Licht), so werden sie wieder ruhig und platt. In diesem Zustande nun reagieren sie sehr lebhaft und scharf auf Aenderungen der Beleuchtung. Ueberschreiten sie zufällig die Grenze von Licht und Dunkel oder tauchen sie auch nur mit der vorderen Hälfte ihres Leibes eine Strecke weit in das Dunkel ein, so kehren sie sofort um nach dem Licht, wie wenn das Dunkel ihnen unangenehm wäre. Im Mikrospektrum von Gaslicht gehen sie aus Grün und Blau nach dem Rot (besonders zwischen 0,65—0,75 μ Wellenlänge, B—C Fraunhofer). Hier blieben sie bei genügender Lichtstärke stillstehen, wie unter gewöhnlichen Umständen im O-haltigen Tropfen. Verschiebt man jetzt Objektträger oder Spektrum, so daß sie in Licht größerer oder geringerer Wellenlänge kommen, so werden sie bald unruhig .... Ultrarot und Ultraviolett wirken stets wie Dunkelheit. Violett wirkt schwächer als Blau (F), dieses kaum schwächer als Grün (E—b) (im Sonnenlicht sogar etwas stärker), auch Gelb und Orange, sowie das äußerste sichtbare Rot noch viel schwächer als Rot zwischen B und C." (Engelmann.) Ohne jeden Zweifel ist die Photophilie der Infusorien durch die O-Ausscheidung der Zoochlorellen im Lichte, welche Engelmann mittels seiner Bakterienmethode schon 1881 direkt nachwies, bedingt. Andere grüne Ciliaten (*Stentor polymorphus*) zeigen denn auch ein ganz analoges Verhalten. Engelmann (46) gibt auch an, daß *Paramaecium Bursaria* bei eintretendem O-Mangel im Dunkeln merklich rascher abstirbt und daher wohl einer höheren O-Spannung angepaßt erscheint, als das farblose *Paramaecium ambiguum*. Dennoch wird man aber die Bedeutung dieser O-Quelle für die betreffenden Tiere nicht allzu hoch veranschlagen dürfen, da dieselben auch bei Ausschluß des Lichtes ohne Störung zu leben vermögen, und Maupas überdies zeigte, daß das grüne *Paramaecium Bursaria* sich im Dunkeln genau ebenso rasch vermehrt wie im Lichte (vgl. Bütschli, 19, Bd. 2, p. 1813).

Wenn auf Grund der mitgeteilten Erfahrungen Zweifel wohl berechtigt sein dürften, ob es sich bei den mit „Zoochlorellen" behafteten Protozoen wirklich um eine echte Symbiose handelt, so gilt dies noch in ungleich höherem Maße von den vielfach sehr phantasiereichen Spekulationen, welche man im Anschluß an jene Beobachtungen über die Natur der pflanzlichen Chlorophyllkörper angestellt hat. Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß die grünen Algenzellen, welche sich gelegentlich im Innern tierischer Zellen als Parasiten (Symbionten?) finden, genau so funktionieren, wie die Chlorophyllkörper höherer Pflanzen, d. h. unter der Einwirkung des Sonnenlichtes aus CO_2 und H_2O organische Substanz produzieren, auch

läßt sich den letzteren eine gewisse Selbständigkeit sicher nicht absprechen, denn sie vermehren sich, wie bekannt, durch Teilung und entstehen niemals auf anderem Wege in den Geweben der Pflanzen. Dies gibt aber in keiner Weise das Recht, auch hier von einem symbiotischen Verhältnis zwischen den der selbständigen C-Assimilation unfähigen farblosen Plasmakörpern und den in ihnen enthaltenen Chlorophyllkörpern zu sprechen, wie es beispielsweise auch BUNGE in seinem Lehrbuch der physiologischen Chemie tut. Bis zu welchen sonderbaren Vorstellungen eine derartige Auffassung verlocken kann, zeigt wohl am besten ein Aufsatz von MERESCHKOWSKY im Biolog. Centralblatt, Bd. 25, 1905, „Ueber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich", dessen Schlußsätze der Lektüre empfohlen seien.

E. Tierisches Chlorophyll.

Während in den bisher besprochenen Fällen die grüne Färbung gewisser Protozoen durch eingewanderte grüne Algen bedingt wird, sind einige wenige Fälle bekannt, wo es sich um diffuses, offenbar den Tieren selbst zugehöriges Chlorophyll handelt, und es beansprucht dieses Vorkommen von echtem „tierischen Chlorophyll" in vieler Beziehung das allergrößte Interesse. Im Jahre 1883 entdeckte ENGELMANN (46) auf Vaucherien eine diffus-grüne Vorticelle, welche in ihrem Habitus am meisten an *V. campanula* erinnert. Der grüne Farbstoff erschien durchaus auf das Ektoplasma beschränkt, d. h. die sogenannte Cuticula und die zwischen dieser und der Myophanschicht sich ausbreitende protoplasmatische subcuticulare Lage. Bei den ganz frisch untersuchten Tieren war die Färbung anfangs durchaus homogen, wie in den Chromatophoren der Pflanzen, aber merklich blasser, als in den meisten Chlorophyllkörnern bei gleicher Dicke der Schicht. Am gesättigsten war sie in der Cuticula, während das gesamte Endoplasma keine Spur von Farbstoff enthielt. Schon nach kurzer Dauer der Gefangenschaft hatte sich der Farbstoff in kleinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen angesammelt, zwischen denen das sonst gefärbte Ektoplasma völlig farblos erschien. Oft sah ENGELMANN auch binnen wenigen Minuten an solchen eingedeckten Vorticellen halbkugelige Tropfen einer ziemlich schwach lichtbrechenden, deutlich grünen Substanz hervorquellen, welche bisweilen bis zu einer Größe von 5—10 μ heranwuchsen und oft ein oder mehrere jener kleinen, intensiv grünen Tröpfchen einschlossen. Die größten dieser grün gefärbten Plasmatropfen benützte ENGELMANN zur spektroskopischen Untersuchung. Es ergab sich eine begrenzte Absorption in Rot, etwa zwischen B und C, und eine kontinuierliche Endabsorption, etwa von F an. Beweist daher schon das optische Verhalten mit großer Wahrscheinlichkeit die Uebereinstimmung mit echtem Chlorophyll, so stehen auch gewisse mikrochemische Reaktionen damit in Uebereinstimmung. Bei Zusatz von konzentrierter H_2SO_4 verfärbte sich der Körper der grünen Vorticellen zunächst braungelb mit einem deutlichen Stich ins Purpurrötliche, dann schlägt die Farbe plötzlich in Blaugrün oder Bläulich um, wobei zugleich unter Entfärbung das Tier zerfließt.

Alle diese Erfahrungen lieferten aber noch keinen Beweis, daß es sich im gegebenen Falle auch wirklich um „lebendiges, assimilierendes Chlorophyll" handelt. Darüber konnte nur der Nachweis

der O-Ausscheidung im Lichte endgültigen Aufschluß geben. Unter Benützung seiner Bakterienmethode konnte nun Engelmann zeigen, daß ganz regelmäßig eine deutliche Anhäufung beweglicher Bakterien um den Körper der Infusorien erfolgte, wenn dieselben im Gelb und Orange des Mikrospektrums eingestellt wurden. „Unzweifelhaft besitzen also die grünen Vorticellen die Eigenschaft, mittels des in ihrem Ektoplasma diffus verteilten Farbstoffes im Lichte Sauerstoff auszuscheiden. Und somit hätten wir hier wirklich die ersten unzweifelhaften Tiere, welche vermittelst eines an das eigene lebende Körperplasma gebundenen Chlorophylls und nicht durch Vermittlung von pflanzlichen Einwohnern assimilieren.“ (Engelmann.)

„Die assimilierende Tätigkeit des grünen Farbstoffes gab sich außer in der Belebung und Anhäufung der Bakterien nicht selten auch darin zu erkennen, daß die zuvor im Dunkeln zur Ruhe gekommene Bewegung der Wimpern im Lichte wieder begann oder doch merklich energischer wurde, bezüglich bei Verdunkelung alsbald abnahm.“ Immer war jedoch die Bakterienreaktion auch im günstigsten Falle verhältnismäßig schwach und nicht entfernt vergleichbar mit der von Infusorien, die lebende Chlorophyllkörper (Zoochlorellen) in einiger Menge beherbergen.

Engelmann hält es für wahrscheinlich, daß bei der genannten, leider, wie es scheint sehr seltenen, Vorticellen-Species die tierische Ernährung schwächer sei als bei anderen farblosen Arten derselben Gattung, und weist insbesondere auf die „größere Transparenz ihres Endoplasmas hin, welche von relativem Mangel an festen Nahrungsstoffen herrührt“. „Die sogenannten Speiseballen hatten zwar etwa die gleiche Größe, dieselbe genau sphärische Form wie bei anderen Vorticellinen und zirkulierten auf dieselbe Weise im Endoplasma, auch schienen sie nicht weniger zahlreich zu sein als bei anderen Glockentierchen. Aber ihr Inhalt war meist ein ziemlich durchscheinendes Klümpchen von farbloser, detritusartiger Masse, in welcher nur ausnahmsweise eine kleine, grüne Alge oder der Rest einer kleinen Diatomacee u. dgl. zu sehen war. Noch lebende gefärbte Mikroorganismen wurden darin niemals gefunden.“ Indessen fällt dies, wie Bütschli bemerkt, nicht sehr ins Gewicht, weil die Vorticellen größere Nahrungskörper überhaupt nur selten aufnehmen. Assimilationsprodukte konnte Engelmann in keinem Falle nachweisen, wie denn überhaupt geformte Bestandteile (Fetttröpfchen, Stärkekörnchen, Kristalloïde) gänzlich fehlten. Ob man aus der purpurrötlichen Färbung bei Zusatz von konzentriertem H_2SO_4 auf einen Gehalt des Infusorienleibes an Zucker schließen darf, wie Engelmann anzunehmen geneigt ist, darf doch wohl als höchst fragwürdig gelten, wenngleich farblose Vorticellen bei gleicher Behandlung eine derartige Färbung nicht gaben.

Außer Engelmann wollen auch noch Ryder und Dangeard scheinbar im Plasma gelöstes Chlorophyll bei verschiedenen Protisten (*Euglena*, *Cryptomonas*, *Polyblepharis*, *Chlamydomonas*, *Volvox*, *Stentor*) beobachtet haben.

Ganz ähnlich der von Engelmann entdeckten grünen Vorticelle scheint sich nach Bütschli (19, Bd. 2, p. 1474) die von Ehrenberg beschriebene gelbe *V. citrina* zu verhalten. „Die gelbe Färbung beschränkt sich auch hier wesentlich auf die Pellicula, auf welcher häufig Reihen von Knötchen saßen, die vorzugsweise den Farbstoff enthielten (den Engelmannschen Kügelchen entsprechend). Die hervordringenden Sarkodetropfen sind recht intensiv, sogar braun gefärbt“, und scheint es sich um ein dem Diatomin ähnliches Chromophyll zu handeln. Nachdem, wie später noch zu besprechen sein wird, pflanzliches Chlorophyll auch bei höheren

Tieren (Insekten) vielfach an sich oder als Muttersubstanz anderer Pigmente nachgewiesen wurde, dann aber immer sicher Nahrungsbestandteilen entstammt, so scheinen mir auch die eben besprochenen Beobachtungen ENGELMANNS keineswegs eindeutig die Existenz echten, autochthon erzeugten tierischen Chlorophylls zu erweisen, und ist unter allen Umständen mit der Möglichkeit zu rechnen, daß es sich um eine unter besonderen Bedingungen stattfindende Speicherung des Farbstoffes aufgenommener grüner Pflanzenteile handelt.

Faßt man alles zusammen, was im vorstehenden über die Symbiose von gelben und grünen einzelligen Organismen mit Protozoen mitgeteilt wurde, so läßt sich nicht leugnen, daß die gangbare Auffassung, es handle sich um ein Konsortialverhältnis ähnlich wie bei den Flechten, vorläufig noch nicht als sicher erwiesen gelten kann. Für einigermaßen wahrscheinlich kann dies zurzeit höchstens für die koloniebildenden Radiolarien gelten, obschon auch hier die entgegengesetzte Meinung eines so erfahrenen Forschers, wie CIENKOWSKY, schwer ins Gewicht fällt. Jedenfalls ist in keinem einzigen Falle die Aufnahme fester Nahrungskörper ausgeschlossen und meist sogar leicht zu beobachten. Auch erscheint es bis jetzt nicht sichergestellt, ob die „Phytozoen“ sich, ohne zu „fressen“, längere Zeit erhalten können. BRANDT hat zwar angegeben, daß es ihm gelungen sei, koloniebildende Radiolarien (*Sphaerozoum punctatum*) wochenlang in filtriertem Wasser und bei genügendem Lichtzutritt am Leben zu erhalten. Indessen scheint es doch fraglich, ob dies nicht auch ohne gelbe Zellen möglich gewesen wäre, und fehlen Kontrollversuche mit dunkel gehaltenen Exemplaren.

Literatur.

Protozoen.

1. ***Artari, J.***, *Zur Frage über Ernährung der Flechtengonidien mit organischen Verbindungen. Sitz.-ber. d. K. Naturforsch. Ges. in Moskau 1898 und Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 20 (1902) p. 207.*

1a. ***Auerbach,*** *Ueber die Einzelligkeit der Amöben. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 7 (1856).*

2. ***Barfurth, D.***, *Vergl. histochemische Untersuchung über das Glykogen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25 (1885).*

3. ***de Bary, A.***, *Die Erscheinung der Symbiose. Vortrag auf der Naturforschervers. zu Cassel 1879.*

3a. — *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig, Engelmann, 1884, p. 487.*

4. ***Behrens, J.***, *Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Organismen (Symbiose, Metabiose, Antagonismus). Lafars Handb., Bd. 1, Jena (G. Fischer) 1905.*

5. ***Beijerinck, M. W.***, *Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenen, Gonidien etc. Bot. Ztg. 48. Jahrg. (1890) p. 766.*

6. — *Kulturversuche mit Amöben auf festem Substrat. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 19 (1896), p. 257; Bd. 21 (1897), p. 101.*

7. ***Bergh, K. S.***, *Der Organismus der Cilioflagellaten. Morph. Jahrb., Bd. 7 (1882).*

8. ***Berla, R.***, *Die Amöben insbesondere vom kulturellen und parasitären Standpunkt, Berlin (Hirschwald) 1898.*

9. ***Bernard, Cl.***, *Leçons sur les phénomènes de la vie commun aux animaux et aux végétaux, Paris 1878.*

10. ***Berthold, E.***, *Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886, p. 108.*

10a. ***Biedermann, W.***, *Vergleichende Physiologie der irritablen Substanzen. Ergebn. d. Physiol., 8. Jahrg. (1909), p. 26.*

11. ***Brandt, K.***, *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoa) des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 13. Monogr. (1885).*

12. — *Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Ctbl., Bd. 1 (1881), p. 202.*

13. — *Untersuchungen an Radiolarien. Monatsber. d. Berliner Akad., 1881, 21. April.*

14. — *Ueber das Zusammenleben von Tieren und Algen. Biol. Ctbl., Bd. 1 (1881), No. 17, p. 524.*

15. **Brandt, K.**, *Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung der Chlorophylle bei Tieren. I. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1882, p. 125. II. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 4 (1883), p. 191.*
16. — *Ueber Chlorophyll im Tierreich. Kosmos, Bd. 1 (1884).*
17. **Buchner, H.**, *Ueber eiterungserregende Stoffe in der Bakterienzelle. Ctbl. f. Bakt. (1), 1890. — Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten. Berliner klin. Wochenschr., 1890, No. 47.*
18. **Bütschli, O.**, *Notiz über das Vorkommen einer dem Amyloid verwandten Substanz in einigen niederen Tieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1870, p. 362.*
19. — *„Protozoa" in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 1 u. 2 (1880 bis 1889).*
20. — *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und verwandter Organismen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878).*
21. — *Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. Ztschr. f. Biol., Bd. 21 (1885), p. 603.*
22. — *Beiträge zur Kenntnis des Paramylums. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 7 (1906) p. 197.*
23. — *Kleine Beiträge zuv Kenntnis einiger mariner Rhizopoden. Morph. Jahrb., Bd. 11 (1886).*
24. **Carter, H. Z.**, *On Amoeba princeps and its reprod. cells compared with Aethalium, Mucor and Achlya. Ann. and Magaz. of Nat. Hist., (3), Vol. 12 (1863).*
25. — *On the fresh and saltwater Rhizopoda of England and India. Ann. and Magaz. of Nat. Hist., (3), Vol. 15 (1895).*
26. **Čelakovsky, L. jun.**, *Ueber die Aufnahme lebender und toter verdaulicher Körper in das Plasmodium der Myxomyceten. Flora 1892, Erg.-Bd., p. 242.*
27. **Celli u. Fiocca**, *Intorno alla biologia delle amoebe. Atti del'Acad. Gioenia di Catania, 1895. — Die Kultur der Amöben auf festem Substrat. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 19 (1896), p. 536.*
28. **Certes, A.**, *Sur la glycogenèse chez les Infusoires. Compt. rend. de l'Acad. de Paris, T. 90 (1880), p. 77.*
29. **Chun, K.**, *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, Bd. 1 (1880).*
30. — *Coelenterata. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 2, Abt. 2 (1891), p. 114.*
31. **Cienkowsky, L.**, *Myxomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 3 (1863).*
32. — *Ueber Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7 (1871).*
33. — *Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12 (1876).*
34. — *Beiträge zur Kenntnis der Monaden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1 (1865).*
35. — *Ueber Palmellaceen und einige Flagellaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6 (1870).*
36. **Costamagna, L.**, *Ricerche intorno alla digestione nei Cigliati. Atti della Accad. di Torino, Vol. 34 (1899).*
37. **Couvreur, L.**, *Note sur les Euglènes. Ann. Soc. Linéenne Lyon, T. 44 (1897).*
38. **Dangeard, E.**, *La chlorophylle chez les animaux. Compt. rend. Acad. de Paris, T. 108 (1889) p. 1113.*
39. **Le Dantec, F.**, *Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozoaires. I. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 4 (1890), p. 775. II. Ibid. T. 5 (1891), p. 163.*
40. — *Recherches sur la symbiose des algues et des protozoaires. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 6 (1892), p. 190.*
41. **Doflein, F.**, *Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen, Jena (G. Fischer) 1909.*
42. — *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenkunde, 1907, Suppl., p. 250.*
43. **Eberlein, R.**, *Ueber die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59.*
44. **Engelmann, Th. W.**, *Flimmer- und Protoplasmabewegung. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1878), p. 349.*
45. — *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pflügers Arch., Bd. 29 (1882), p. 387.*
46. — *Ueber tierisches Chlorophyll. Pflügers Arch., Bd. 32 (1883), p. 80.*
47. **Entz, Geza**, *Ueber die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 1 (1881).*
48. — *Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1882).*
49. — *Ueber einige Infusorien des Salzteiches zu Szamosfalva. Termesze-Tragze Fuzetek, Vol. 3 (1879).*
50. **Fabre-Domergue**, *Recherches anat. et physiol. sur les infusoires ciliés. Ann. de Sc. nat., Zool., T. 5 (1888).*

51. **Famintzin, A.**, *Beiträge zur Symbiose von Algen und Tieren. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, (I u. II) T. 36 (1889), p. 1 und (III) T. 38 (1891).*
52. **Fermi** *und* **Buscaglioni,** *Ctbl. f. Bakt. (2), Bd. 5 (1899), p. 24.*
53. **Fisch, C.**, *Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 42 (1885).*
54. **Francé, R.**, *Die Polytomeen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 26 (1895). — Der Organismus der Craspedomonaden, Pest 1897.*
55. **Frosch, J.**, *Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 21 (1897), p. 926.*
55a. **v. Fürth, O.**, *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903, p. 493.*
56. **Geddes, P.**, *Further researches on animals containing chlorophyll. „Nature", Vol. 25 (1882), p. 203.*
57. — *On the nature and fonction of the „Yellow-Cells" of Radiolarians and Coelenterates. Proceed. of the Roy. Soc. of Edinburgh 1881/82.*
58. **Gorini, J.**, *Die Kultur der Amöben auf festem Substrat. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 19 (1896).*
59. **Gottlieb, J.**, *Ueber eine neue mit Stärkemehl isomere Substanz. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 75 (1850).*
60. **v. Graff, L.**, *Zur Kenntnis der physiol. Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Biol. Ctbl., Bd. 4 (1884).*
61. **Greeff, R.**, *Ueber einige in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2 (1866).*
62. — *Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus des Süßwassers. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10 (1874).*
63. — *Ueber Radiolarien und ähnliche Rhizopoden des süßen Wassers. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5 u. 11.*
64. **Greenwood, M.**, *On the constitution and mode of formation of „food vacuoles" in Infusoria etc. Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London, Vol. 185 (1894).*
65. — *Digestion in Rhizopoda. Philosoph. Transact. Roy. Soc. of London, Vol. 7 (1886); Vol. 8 (1887).*
65a. — *On the dig. proc. of some Rhizopods. I. Journ. of physiol., Bd. 7 (1886), p. 253; II. Journ. of physiol., Bd. 8 (1887), p. 263.*
66. — *and* **Saunders,** *On the role of acid in protozoon digestion. Journ. of Physiol., Vol. 16 (1894), p. 441.*
67. **Gruber, A.**, *Kleine Beiträge zur Kenntnis der Protozoen. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 7 (1879).*
68. — *Ueber die Einflußlosigkeit des Kernes auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum einzelliger Tiere. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883).*
69. — *Studien über Amöben. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 41 (1885).*
70. — *Ueber Amoeba viridis. Ztschr. f. Morphol. und Systematik 1904 und Zool. Jahrb., Suppl., Vol. 7 (1904), Festschr. f. Weismann, p. 67.*
71. — *Die Teilung der monothalamen Rhizopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36.*
72. **Habermann, J.**, *Ueber die Oxydationsprodukte des Amylums und Paramylums mit Bromwasser und Silberoxyd. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 172 (1874).*
73. **Haeckel, E.**, *Die Radiolarien, eine Monographie, Berlin 1862.*
74. — *Biologische Studien Heft 1. Jenaische Ztschr., Bd. 5 (1870).*
75. **Hamburger, Clara**, *Beiträge zur Kenntnis von Trachelius ovum. Inaug.-Diss. Heidelberg 1903.*
75a. **Hartmann, M.**, *und* **Kisskalt, K.**, *Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie, Jena 1907.*
76. **Hartog, E.**, *and* **Dixon**, *On the digestive ferments of a large Protozoon. Rep. Brit. Assoc., Vol. 63 (1893) p. 801.*
77. **Hemmeter, J.**, *On the role of acid in the digestion of certain Protozoa. The Americ. Nat., Vol. 30 (1896) p. 619.*
78. **Henze, M.**, *Bemerkungen zu den Anschauungen Pütters über den Gehalt des Meeres an gelösten organischen C-Verbindungen und deren Bedeutung für den Stoffhaushalt des Meeres. Pflügers Arch., Bd. 123 (1908), p. 487.*
79. **Hertwig, R.**, *Der Organismus der Radiolarien. Jenaische Denkschriften, Bd. 2 (1879), Lief. 3.*
80. **Hofer, Br.**, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Protoplasma. Jenaische Ztschr., Bd. 24.*
81. — *Bedeutung des Kernes für Enzymbildung der Amöben. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München, 1889.*
82. **Hoogenraad,** *Einige Beobachtungen an Vampyrella lateritia. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 8 (1907).*

83. ***Jennings, H. S.,*** *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical and mechan. stimuli in the ciliate Infusoria. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897), p. 258.*
84. — *Idem. VIII. On the reactions of Infusoria to carbonic acid etc. American Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902).*
84a. ***Jennings, H. S.,*** *The movements and reactions of Amoeba. In: Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington, Carnegie Inst., 1904.*
85. ***Jensen, P.,*** *Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Pflügers Arch., Bd. 87 (1901), p. 361.*
86. — *Ueber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Pflügers Arch., Bd. 62 (1895), p. 172.*
87. ***Johnson,*** *A contribution to the morph. and biol. of the Stentors. Journ. of Morph., Vol. 8 (1893).*
88. — *The plastogamy of Actinosphaerium. Journ. of Morph., Vol. 9 (1894).*
89. ***Jost, J.,*** *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1904.*
90. ***Kent,*** *Manual of the Infusoria, London 1880—82.*
90a. ***Kessler, H.,*** *Zoochlorella, ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1882, p. 490.*
91. ***Khawkine, W.,*** *Recherches biologiques sur l'Astasia ocellata. Ann. de Sc. nat., Zool., (6) T. 19 (1885).*
92. — *Recherches biologiques. II. Euglena viridis. Ann. de Sc. nat., Zool., (7) T. 1 (1886), p. 319.*
93. ***Klebs, G.,*** *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 1 (1883), p. 233.*
94. — *Flagellatenstudien. I u. II. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1893), p, 265.*
94a. — *Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen. Bot. Ztg., 1884.*
95. — *Ueber Symbiose ungleichartiger Organismen. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1882).*
96. ***Kölliker,*** *Das Sonnentierchen (Actinophrys sol). Ztschr. f. wiss. Zool., 1849.*
97. ***Kowalewsky,*** *Beitrag zur Naturgeschichte der Oxytrichinen. Physiograph. Denkschr. Warschau, Bd. 2 (polnisch); deutscher Auszug im Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883/84).*
98. ***Krukenberg, F. W.,*** *Beitrag zur Kenntnis der Aktinienfarbstoffe. Vergl. physiol. Studien, Bd. 2 (3) (1882).*
99. — *Ueber ein peptonisierendes Enzym im Plasmodium der Myxomyceten. Unters. a. d. Physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 273.*
100. — *Vergleichend-physiologische Vorträge. II. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung, Heidelberg (Winter) 1886.*
101. ***Kruse*** *und* ***Pasquale,*** *Untersuchungen über Dysenterie und Leberabszeß. Ztschr. f. Hygiene, 1894.*
101a. ***Küster, E.,*** *Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Leipzig und Berlin 1907.*
102. ***Kutscher, F.,*** *Beiträge zur Kenntnis der Euglena sanguinea. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 24 (1898).*
103. ***Lang, A.,*** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Protozoa, 1901.*
104. ***Lauterborn, R.,*** *Protozoen-Studien. I.—V. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59 (1895), Bd. 65 (1899).*
105. ***Lésage,*** *Culture dell'Amibe de la dysentérie. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 139, p. 1237 u. Ztschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 22 (1905).*
106. ***Leidy,*** *Freshwater Rhizopods of N. America. U. St. Geolog. Survey of the Territories, Vol. 12 (1879).*
107. ***Lieberkühn, A.,*** *Ueber die Bewegungserscheinungen der Zellen. Schriften z. Beförder. d. ges. Naturwiss. Marburg, Bd. 9 (1870).*
108. ***Lister,*** *Ann. of Botany, London 1880—1889, Vol. 2, p. 89. (Verdauung durch Plasmodien.)*
109. — *Notes on the ingestion of food-material by the swarmcells of Mycetozoa. The Journ. of the Linn. Soc. London, Botany, Vol. 25 (1890) p. 435.*
110. ***Lohmann, H.,*** *Ueber die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen hierüber. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 2 (1909) p. 10.*
111. ***Maupas, E.,*** *Contributions à l'étude des Acinétiens. Arch. de Zool. expér., T. 9 (1881) p. 365.*
112. — *Sur le glycogène chez les Infusoires ciliés. Compt. rend. Acad., T. 101 (1885), p. 1504.*
112a. — *Sur les granules amylacées du cytosoma des Gregarines. Compt. rend. Acad., T. 2 (1886), p. 120.*
113. — *Sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér., (2) T. 6 (1888).*

114. ***Maupas, E.***, *Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér., (2) T. 1 (1883).*
115. ***Meissner, M.***, *Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 46 (1888), p. 498 und Biol. Ctbl., Bd. 8, p. 549.*
116. ***Merejkowsky, M. C.***, *Sur une anomalie chez les Hydroméduses et sur leur mode de nutrition au moyen de l'ectoderme. Arch. Zool. expér., T. 8 (1879/80), p. XLII.*
117. ***Mesnil** et **Mouton***, *Sur une diastase protéolytique extraite des Infusoires ciliés. Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 55 (1903), p. 1017.*
118. ***Metalnikoff, S.***, *Ueber die intracellulare Verdauung. Bull. de l'Acad. St. Pétersbourg, T. 19 (1903), p. 187.*
119. ***Metschnikoff, E.***, *Saure Reaktion des Vakuoleninhaltes bei Plasmodien. Ctbl. f. Bakt., Bd. 5 (1889), p. 513.*
120. — *Recherches sur la digestion intracellulaire. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 3 (1889), p. 25.*
121. — *Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, Paris 1892.*
122. — *Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung der Tiere. Zool. Anz., No. 113 (1882).*
123. ***Miller, A.***, *Ueber aseptische Protozoenkultur etc. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 16 (1894).* — *The aseptic cultivation of Mycetozoa. Quart. Journ. of microsc. Sc., 1898.*
124. ***Molisch, H.***, *Die Ernährung der Algen, I. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 104 (I) (1895), II. ibid. Bd. 105 (I) (1896).*
125. ***Moseley, H. N.***, *Notes by a Naturalist on the "Challenger", London 1879.*
126. ***Mouton, H.***, *Recherches sur la digestion chez les Amibes etc. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 16 (1902), p. 457.*
126a. — *Sur les diastases intracell. des Amibes. Compt. rend. Soc. Biol., Bd. 53 (1901), p. 801.*
127. ***Müller, Joh.***, *Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Akanthometren des Mittelmeeres. Physik. Abhandl. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1858.*
128. ***Musgrave** and **Clegy***, *Amoebas. Their cultivation and etiologic significance. Bureau of Gouvernement Labor. Biol., No. 18, Manila, Oct. 1904.*
129. ***Nadson, G. A.***, *Des cultures du Dictyostelium mucoroides et des cultures pures des amibes en général. Scripta Bot., Fasc. 15, p. 37, St. Pétersbourg 1899.*
130. ***Neresheimer***, *Ueber vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleinii. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 6 (1905), p. 147.*
131. ***Nierenstein, E.***, *Zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 435.*
132. — *Ueber Fettverdauung und Fettspeicherung bei Infusorien. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1909), p. 137.*
133. ***Ogata, E.***, *Ueber die Reinkultur gewisser Protozoen (Infusorien). Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 14 (1893).*
134. ***Pfeffer***, *Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten, Volvocineen. Untersuch. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 2 (1888), p. 582.*
135. — *Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16 (1890), p. 209.*
136. — *Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16 (1890), No. 2, p. 149.*
137. ***Plate, L.***, *Protozoenstudien. Zool. Jahrb., Bd. 3 (1888).*
137a. — *Ueber Acineten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 43 (1886).*
138. ***Potts, G.***, *Zur Physiologie des Dyctyostelium mucoroides. Flora, 1902, Ergänz.-Bd.*
139. ***Prandtl, H.***, *Die physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk., Bd. 8 (1907).*
140. ***Prowazek***, *Vitalfärbung mit Neutralrot an Protozoen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1897), p. 187.*
141. — *Kleine Protozoenbeobachtungen. Zool. Anz., Jahrg. 22 (1899).*
142. ***Pütter, A.***, *Die Ernährung der Wassertiere. Verworns Ztschr. f. allg. Phys., Bd. 7 (1907), p. 283.*
143. — *Der Stoffhaushalt des Meeres. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 321.*
144. — *Studien zur vergleichenden Physiologie des Stoffwechsels. Abh. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, math.-phys. Cl., N. F. Bd. 6 (1908).*
144a. — *Die Atmung der Protozoen. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 566.*
145. ***Reinke** und **Rodewald***, *Untersuch. a. d. Bot. Inst. zu Göttingen, Heft 2 (1881).*
146. ***Reinsch., E.***, *Beobachtungen über endophytische und endozoische Parasiten. Bot. Ztg., 1879, p 24.*
147. ***Rhumbler, L.***, *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 104.*

148. ***Rhumbler, L.,*** *Die verschiedenen Cystenbildungen und die Entwicklungsgeschichte der holotrichen Infusoriengattung Colpoda. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 46 (1891).*
149. — *Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. III—V. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1895).*
150. ***Richter, O.,*** *Die Bedeutung der Reinkultur, Berlin (Hirschwald) 1907.*
151. ***Ryder, W.,*** *On the chlorophylloid granules of Vorticella. Proc. of the U. St. Nat. Mus. Washington, Vol. 7 (1884).*
152. ***Salitt, D. A.,*** *On the chlorophylloid corpuscles of infusoria. Quart. Journ. microsc. Sc., 1884.*
153. ***Schardinger, A.,*** *Reinkultur von Protozoen auf festen Nährböden. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 19 (1896). — Protozoenkultur, Nachtrag. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 21 (1897).*
154. ***Schaudinn, F.,*** *Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldii. Anhang zu den Abhandl. d. Berliner Akad., 1899, p. 1.*
154a. — *Heliozoa, in: „Das Tierreich".*
155. — *Untersuchungen an Foraminiferen. I. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1895).*
156. — *Camptonema nutans nov. gen. nov. spec. Sitz.-ber. der Berliner Akad., 1894.*
157. ***Schewiakoff, E.,*** *Bemerkungen zu der Arbeit von Prof. Famintzin über die Zoochlorellen. Biol. Ctbl., Bd. 11 (1891), p. 475.*
158. — *Ueber die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 57 (1894), p. 32.*
159. ***Schillings, A. J.,*** *Die Süßwasser-Peridineen. Flora, 1891.*
160. — *Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 9 (1891).*
161. ***Schmarda, J. K.,*** *Zur Naturgeschichte Aegyptens. Denkschr. der Wiener Akad., Bd. 7 (1854).*
162. ***Schmitz, Fr.,*** *Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1883. — Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb., Bd. 15 (1884).*
163. ***Schneider, A.,*** *Zur Kenntnis der Radiolarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 21 (1871).*
164. ***Schröder, H.,*** *Ueber den Nachweis einiger Enzyme in dem Fruchtkörper der Lohblüte (Fuligo varians). Hofmeisters Beitr., Bd. 9 (1907).*
165. ***Schuberg, A.,*** *Ueber den Bau von Bursaria truncatella. Morph. Jahrb., Bd. 12 (1886).*
166. — *Die Protozoen des Wiederkäuermagens. I. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 3.*
167. — *Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahresber., Bd. 4, Abt. f. Anat. (1891), p. 197.*
168. ***Schubotz, H.,*** *Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und A. proteus. Inaug-Diss. Heidelberg 1905 und Arch. f. Protistenkunde, Bd. 6 (1905), p. 1.*
169. ***Schultze, M.,*** *Ueber den Organismus der Polythalamien, Leipzig 1854.*
170. ***Schütt, F.,*** *Ueber Peridineenfarbstoffe. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 8 (1890).*
170a. ***Schwendener, E.,*** *Die Algentypen der Flechtengonidien, Basel 1869 (Programm f. d. Rektoratsfeier d. Universität); Flora, 1872, No. 11.*
170b. — *Untersuchungen über den Flechtenthallus. I. Leipzig (Engelmann) 1860.*
171. ***Semper, C.,*** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Internat. wiss. Bibl., Bd. 39 (1880).*
172. ***v. Siebold,*** *Ueber einzellige Pflanzen und Tiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 1 (1847).*
173a. ***Stahl, E.,*** *Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg., Bd. 40 (1884), p. 146.*
173b. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Leipzig 1877.*
173c. — *Ueber Kulturexemplare von Flechten. Bot. Ztg., 1878.*
174. ***Stolc, A.,*** *Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung der Kohlehydrate bei einem amöbenähnlichen Organismus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 68 (1900), p. 625.*
175. — *Ueber das Verhalten des Neutralrots im lebenden Plasma. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1902).*
176. ***Thomson, Wyo.,*** *The depth of the sea, 2. ed., London 1874.*
177. ***Tischutkin,*** *Ueber Agar-Agar-Kulturen einiger Algen und Amöben. Ctbt. f. Bakt. (2), Bd. 3 (1897), p. 183.*
178. ***Tsujitani, J.,*** *Ueber Reinkulturen der Amöben. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 24 (1898) p. 667.*
179. ***Vahlkampf, E.,*** *Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax. Inaug.-Diss. Marburg 1904 und Arch. f. Protistenk., Bd. 5 (1904).*
180. ***Vernon, A.,*** *The respiratory exchange of the lower marine Invertebrates. Journ. of Physiol., Vol. 19 (1895/96).*
181. ***Verworn, M.,*** *Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Arch., Bd. 51 (1891). — Psychophysiologische Protistenstudien, Jena (G. Fischer) 1889. — Allg. Physiologie, 5. Aufl., Jena 1909.*

182. ***Wallengren, H.***, *Inanitionserscheinungen der Zelle. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1901).*

183. ***Wallich, G. C.***, *Further observations on the distinctive characters and reproduction phenomena of the Amoebas. Ann. and Mag. of Nat. Hist., (3) Vol. 12 (1863).*

184. ***Weber, Max***, *und* ***Weber van Bosse, A.***, *Quelques nouveaux cas de symbiose. Zool. Ergebn. einer Reise in Ostindien, 1890, Heft 1.*

185. ***Wöhler***, *Ueber O-Entwicklung aus dem organischen Absatz eines Solwassers. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 15 (1843).*

185a. ***Wortmann, J.***, *Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 6 (1882), p. 287.*

186. ***Wrzesnowsky***, *Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 20 (1870).*

187. ***Zaubitzer, E.***, *Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 30 (1900), und Arch. f. Hygiene, Bd. 24 (1901), p. 103.*

188. ***Zopf, H.***, *Cohns Hämatochrom ein Sammelbegriff. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895), No. 11.*

189. ***Zumstein, H.***, *Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34 (1900), p. 176.*

Dritter Teil.

Die Ernährung der Spongien.

I. Die Nahrungsaufnahme.

Für das Verständnis der Ernährung der Spongien, der niedersten jetzt lebenden Metazoen, erscheint eine kurze Darlegung ihres Baues unerläßlich, bezüglich deren ich mich an HATSCHEKS leider unvollendetes Lehrbuch der Zoologie halte.

A. Bau der Spongien.

Die Spongien sind im völlig entwickelten Zustande festsitzende Metazoen von überaus mannigfacher Körperform; ihre Größe schwankt zwischen wenigen Millimetern bis zu 1 m. Die Grundform des Einzelindividuums ist die eines einzigen Hohlkörpers, der an dem einen Pole festsitzt und an dem anderen mit einer Oeffnung (Auswurfsöffnung, Osculum) versehen ist. Zahlreiche kleinere, mit freiem Auge kaum sichtbare Oeffnungen sind über die Körperoberfläche zerstreut und stehen mit dem zentralen Hohlraume in Verbindung (Einfuhröffnungen oder Poren). Je nachdem die Hauptachse eine langgestreckte oder verkürzte ist, erscheint die

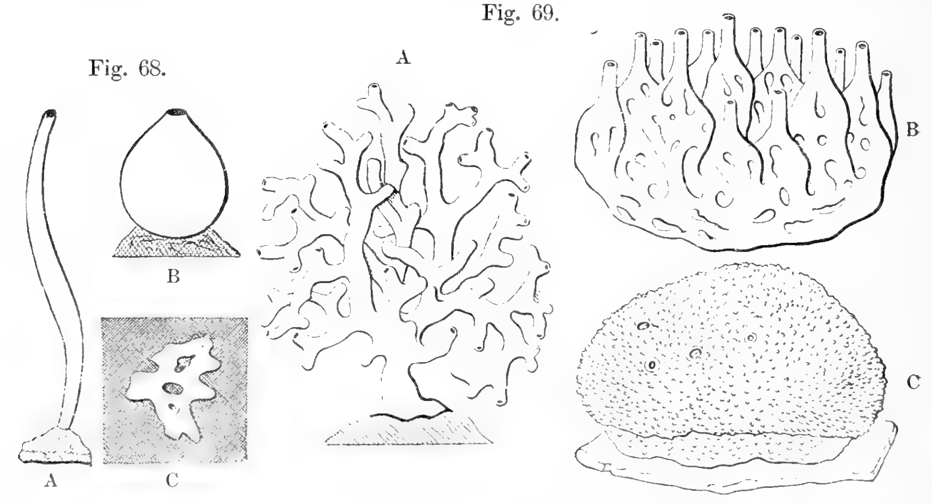


Fig. 68. A ein röhrenartig verlängerter Kalkschwamm (vergrößert). B eine knollenförmige *Chondrosia*. C eine krustenartige *Plakina*. (Nach verschiedenen Autoren aus HATSCHEK.)

Fig. 69. A ein baumförmig verästelter Cormus eines Kalkschwammes, *Ascyssa*, vergrößert, nach HAECKEL. B ein rasenförmiger Cormus eines Kalkschwammes, *Leucandra*, vergrößert nach HAECKEL. C Kompakter Cormus mit mehreren Oscula vom Badeschwamm, *Euspongia*, nach F. E. SCHULZE.

Form des Individuums als eine langgestreckt schlauchförmige oder als die eines ovoïden oder kugeligen Hohlkörpers oder selbst einer hohlen Platte, die, mit breiter Fläche festgewachsen, die jeweilige Unterlage krustenartig überzieht (Fig. 68 A, B, C). Die Formgestaltung wird durch die häufige Cormenbildung beeinflußt, wobei die verschiedenartige Anordnung und die mehr oder minder ausgeprägte Sonderung der Einzelindividuen maßgebend ist. Wir kennen rasenförmige (Fig. 69 B) oder baumförmig verästelte Cormen (Fig. 69 A), bei welchen die Einzelindividuen nur an der Basis zusammenhängen. In anderen Fällen, wo die Wandungen der Einzelindividuen nur unvollkommen voneinander getrennt sind, bildet der Cormus eine kompakte Masse (Fig. 69 C), an der äußerlich die Vielzahl der Individuen nur durch die vermehrten Oscula angedeutet ist. Im allgemeinen läßt sich die Zahl der Individualitäten nach der Anzahl der Oscula bestimmen. Die Gastralhöhlen der Einzelindividuen stehen miteinander meist an der Basis in Verbindung.

Nach dem Verhalten derselben lassen sich bei den Kalkschwämmen im wesentlichen drei Haupttypen unterscheiden, die *Ascon*-, *Sycon*- und *Leucon*-Form. Es muß vorausgeschickt werden, daß die Wandung des Spongien-Körpers immer aus drei Schichten, dem Ektoderm, Mesoderm und Entoderm, aufgebaut ist. Die erstere ist eine einschichtige Zellenlage von sehr dünnen platten Zellen, auch das Entoderm kleidet als durchweg einschichtiges Epithel die einfache oder kompliziertere Gastralhöhle aus. Im einfachsten Falle sind alle Zellen desselben gleichartig und besitzen die ganz charakteristische Form der „Kragenzellen" der Craspedomonadinen (*Choanaflagellata*) (Fig. 70). In den meisten Fällen sind

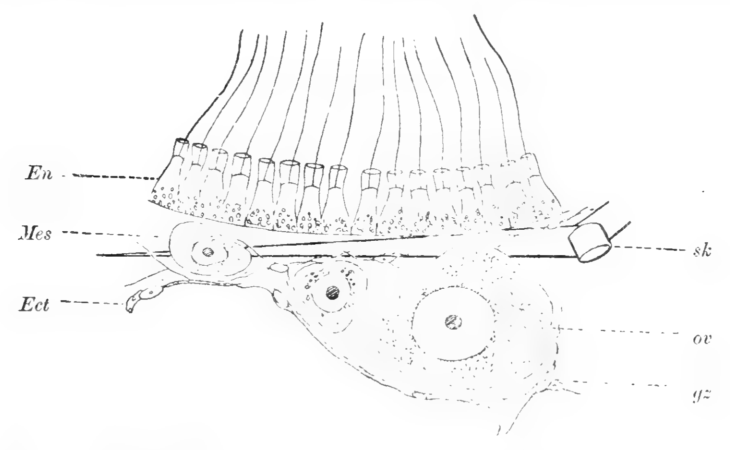


Fig. 70. Körperschichten einer Spongie (*Sycon raphanus*) nach F. E. SCHULZE. *Ect* Ectoderm, *Mes* Mesoderm, *En* Entoderm (Geißelzellen finden sich nur in den Geißelkammern), *gz* Bindegewebszellen der Gallertschichte, *ov* junge Eizellen, *sk* Teil einer dreistrahligen Kalkskelettnadel.

die Kragenzellen aber nur auf gewisse Stellen der komplizierter gestalteten Urdarmhöhle beschränkt (Geißelkammern), während das übrige Entoderm aus dünnen, abgeplatteten Zellen besteht, ähnlich denjenigen des Ektoderms (Fig. 70). Das Mesoderm bildet die Hauptmasse des Körpers; es besteht aus einer gallertigen Grundsubstanz und darin eingelagerten Zellen, ferner speziellen, von den Mesodermzellen abgeschiedenen Skelettbildungen und den durch Umwandlung von Mesodermzellen entstandenen Geschlechtsprodukten.

Die einfachste Form ist der *Ascon*-Typus. Das Einzelindividuum ist hier schlauchförmig mit endständigem Osculum; der zentrale Hohlraum, in welchen die Poren münden, ist gleichmäßig mit Geißelepithel ausgekleidet (Fig. 71 A). Eine

zweite Hauptform der Kalkschwämme ist der *Sycon*-Typus, bei welchem die Urdarmhöhle in periphere Blindsäcke, die Radialtuben, ausgezogen ist, welche einen zentralen Hohlraum umgeben. Die Kragenzellen sind auf die Radialtuben beschränkt, während das Entoderm der zentralen Höhle als ein dünnes Plattenepithel erscheint (Fig. 71 B). Bei dem dritten Typus der Kalkschwämme, den Leuconen,

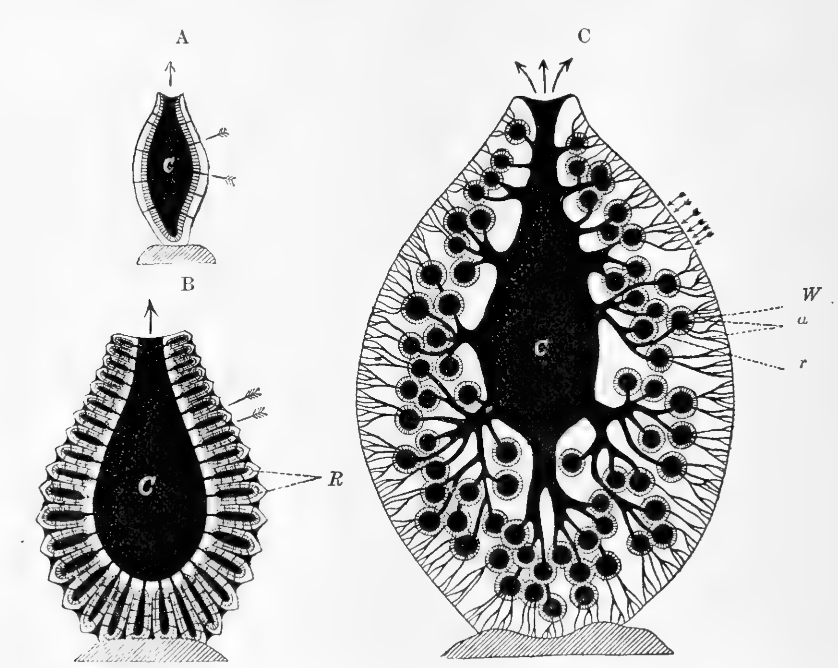


Fig. 71. Schematische Durchschnitte der drei Typen der Kalkschwämme (nach Haeckel, z. T. etwas verändert). Die äußere Kontur bedeutet das Ektoderm, die weiße Schichte des Mesoderm, die gestrichelte Schichte, die Kragenzellen des Entoderms. Das innere Hohlraumsystem ist schwarz gehalten, die Pfeile zeigen die Richtung des Wasserstromes an. A Ascontypus. Der innere Hohlraum (*C*) ist ganz von Geißelzellen ausgekleidet. B Syncontypus. Der Zentralraum (*C*) ist von platten Entodermzellen ausgekleidet und die Geißelzellen sind auf die Radialtuben (*R*) beschränkt. C. Leucontypus. Die Geißelzellen sind auf die Wimperkammern (*W*) beschränkt. Die Körperoberfläche sowie die zuführenden Kanäle (*a*) sind von platten Ektodermzellen, der innere Hohlraum (*C*) sowie die abführenden Kanäle (*r*) sind von platten Entodermzellen ausgekleidet; die Wimperkammern scheiden demnach die Ektodermzone von der Entodermzone.

finden sich die Kragenzellen auf zahlreiche kleine, kugelige Hohlräume beschränkt, die peripher um den zentraleu Hohlraum angeordnet sind. Jede Wimperkammer besitzt je eine zuführende und eine abführende Oeffnung. Ein System von zuführenden Kanälen, die mit ektodermalem Plattenepithel ausgekleidet sind, verbindet die Poren der Oberfläche mit den Geißelkammern, während ein System von abführenden Kanälen von diesen zur zentralen Kavität führt. Die abführenden Kanäle und der Zentralraum sind von entodermalem Plattenepithel ausgekleidet (Fig. 71 C).

Alle anderen Ordnungen der Spongien (Fleischschwämme, Hornschwämme, Kieselhornschwämme, Glasschwämme) schließen sich in ihrem Bau dem *Leucon*-Typus nahe an. Es kommen wohl noch spezielle Komplikationen hinzu. So tritt z. B. häufig ein System von subdermalen (von Ektoderm ausgekleideten) Hohlräumen auf, von welchem erst die zuführenden Kanäle ausgehen. Oft ist der zentrale Hohlraum von einem Gerüstwerk durchsetzt usw.

B. Art der Nahrungsaufnahme.

Man darf es wohl als eine unmittelbare Folgerung aus dem morphologischen Bau der Spongien bezeichnen, daß ihre Ernährung durch das Wasser vermittelt wird, welches, wie seit langem bekannt ist, durch die Hautporen einströmt und durch die größeren Oscula wieder entleert wird.

Schon 1765 sahen ELLIS und SOLANDER durch die großen Oscula („Mäuler") an zusammengesetzten Schwämmen Wasserströme aus- und eintreten, eine Ansicht, die GRANT (14) berichtigte, indem er zeigte, daß die Oscula Exkretionsöffnungen seien, durch welche auch die Eier austreten und die dementsprechend nur nach auswärts gerichtete Ströme entsenden. Den Wassereintritt vermitteln allein die feinen Poren der Oberfläche, nach welchen die Schwämme auch den Namen Porifera erhalten haben. Auch CARTER (7—9) berichtete, daß bei *Spongilla* Wasser durch die Poren in das Innere des Schwammkörpers einströmt, und daß, wenn demselben fein verteiltes Karmin beigemengt wird, Farbstoffkörnchen in den Schwammzellen zu finden sind. Im gleichen Jahre veröffentlichte auch LIEBERKÜHN (31) seine ebenfalls an jungen Spongillen gemachten Beobachtungen und kam, unabhängig von CARTER, in der Hauptsache zu demselben Schluß. „Um die Aufnahme von Substanzen durch die Spongillen zu beobachten, wurde der Flüssigkeit, in der sie sich befinden, Karmin zugesetzt; es drangen in mehreren Fällen die roten Körnchen in ein oder zwei Oeffnungen ein, welche in einiger Entfernung von der kegelförmigen Erhebung lagen, und färbten fast die ganze *Spongilla* rot; viele der roten Körnchen steckten im Innern der Schwammzellen selbst, was sich beim Zerreißen der *Spongilla* unter Anwendung starker Vergrößerungen leicht nachweisen ließ." Im folgenden Jahre veröffentlichten sowohl CARTER wie LIEBERKÜHN neue Beobachtungen. Der erstere brachte kleine, junge Exemplare von *Spongilla* in ein Uhrglas mit Wasser und fügte dann Karmin hinzu. Die Körnchen wurden schnell in die Poren hineingesogen, und zwar nach CARTERS Beschreibung „not vertically but directly" durch die Lakunen und Kanäle fortbewegt und in „the ampullaceous sacs, where they remain of an hour more" geführt. CARTER teilt mit, daß er die Oeffnung der Geißelkammer, durch welche die Teilchen hineindrangen, hat beobachten können. „When", so sagt er, „the aperture happens to be on one side of the sac the particles may be seen to pass through it into the interior and generally to adhere to the first part with which they come into contact, when they are instantly inclosed by the sponge-cell on which they impinge." Er vergleicht das Aufnehmen der festen Teilchen seitens der Zellen mit den gleichen Erscheinungen an Amöben und hält die Bewegung der Flagellen für die Ursache, daß die Teilchen mit den Zellen in Berührung kommen. Er fand, daß bei isolierten Kragenzellen das Flagellum Bewegung in der Richtung des Zellkörpers verursachte, „on either side of the cilium, by which the particles may be seen to be thrown almost point-blank on its surface and at the same time caught up . . . and rapidly passed into the interior. Hence we may easely conceive the united effort of all the ciliated sponge-cells in the ampullaceous sacs being sufficiant to produce a considerable current into its interior and thus catch the particles which are passing through the afferent canals". CARTER glaubte, daß die Zellvakuolen Wasser mit darin suspendierten Teilchen in das System der Ausführgänge austrieben. „When we consider", so sagt er p. 30, „the powerful organ, which the contracting vesicles of all the ampullaceous cells together must form for effecting this fonction, it does not seem unreasonable . . . . to conclude, that the currents, both afferent and efferent, of the sponge may be produced in that way".

LIEBERKÜHN (31) beschreibt ähnliche Beobachtungen bei *Spongilla*. „Die ausströmenden Karminkörnchen dringen schnell in die Kanäle hinein und bleiben in

größerer oder geringerer Entfernung von der Eingangsöffnung plötzlich in kugelförmigen Räumen stecken; diese kugelförmigen Räume sind die Wimperorgane." Lieberkühn fand, daß die Körnchen teilweise in das Gewebe des Schwammes aufgenommen wurden, teilweise aber die Geißelkammern passierten und durch die Apopyle, in die Ausführgänge hineingelangten. Ueber das Aufnehmen von Körnchen in die Zellen äußert Lieberkühn sich sehr reserviert. „Es gleitet ein Teil der Körnchen in die eigentliche Gewebsmasse des Körpers hinein und bleibt, von Zellen rings umgeben, lange Zeit darin zurück; nur bisweilen kamen Fälle vor, wo innerhalb der Zellen selbst Karminkörnchen zu stecken schienen zwischen Kernen und Zellenwand, den Kern rings umgebend. Beim Zerreißen solcher Spongillen ließen sich immer Zellen auffinden, in denen Karminkörnchen saßen. Es ist jedoch schwierig zu entscheiden, ob die Zellwand in solchen Fällen unversehrt war." Offenbar hielt es, wie Vosmaer und Pekelharing (43) bemerken, Lieberkühn für gewagt, zu behaupten, daß die unversehrten Zellen eines Schwammes Körperchen von außen in sich aufnehmen. Auch wo er beschreibt, wie ein in das Parenchym des Schwammes hineingeratenes Infusorium aufgelöst wurde, vergleicht Lieberkühn zwar den Vorgang mit den Veränderungen von in das Innere einer *Actinophrys sol* aufgenommenen Nahrungskörpern; der Vergleich betrifft aber nur die Verdauung eines Infusoriums in dem einen und in dem anderen Organismus. Von intracellularer Verdauung ist bei Lieberkühn nicht nur nicht die Rede, sondern aus seiner ganzen Auseinandersetzung geht hervor, daß der Gedanke daran ihm gewagt erscheinen würde. Später kam Carter (9) nochmals auf seine schon erwähnten Beobachtungen zurück, indem er bemerkt: „Thus it is proved, that the ampullaceous sac is the eating-organ in *Spongilla* and in the marine sponges, both calcaneous and siliceous generally."

In der Folge berief sich E. Haeckel (15) auf die Untersuchungen Carters und Lieberkühns; er hält „die Aufnahme fester und geformter Körperchen durch die Geißelzellen durch zahlreiche Fütterungsversuche mit Karmin und Indigokörnchen für festgestellt", auch führt er eigene Versuche an verschiedenen Spongien zur Stütze dieser Anschauung an. „Ob außerdem noch das Syncytium des Exoderms imstande ist, Nahrung aufzunehmen", erscheint ihm zweifelhaft und „kaum glaublich". Es erhält nach Haeckels Ansicht „sein Nahrungsmaterial durch die Geißelzellen, nur in bereits assimilierter Form zugeführt. Allerdings können bei Fütterungsversuchen mit Pigmentkörnern solche auch in die Sarcode des Syncytium eindringen, entweder von der dermalen oder von der gastralen und kanalen Fläche aus .... Indessen scheinen diese fremden Körper meistens durch äußere Gewalt mechanisch in das Syncytium hineingedrängt zu sein." „Die Geißelzellen des Entoderms scheinen die einzigen Organe der Verdauung, der Aufnahme, Assimilation und Resorption der Nahrungsmittel zu sein." Es muß aber demgegenüber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß Lieberkühn, wie schon erwähnt, weit davon entfernt war, zu glauben, daß die Kragenzellen als typische Freßzellen fungieren, sondern er begnügte sich damit, festgestellt zu haben, daß sich gelegentlich Karmin im Innern derselben findet.

In seiner Bearbeitung der Tetractinelliden der Challenger-Expedition vertritt Sollas (40) die Ansicht, daß die Elemente des Oberflächenepithels die Nahrungskörper (Diatomeen) aufnehmen, um dann mit denselben beladen ins Mesoderm einzuwandern.

Zu einer ähnlichen Auffassung gelangte Metschnikoff (36, 37), welcher 1879 die Frage nach der Art der Nahrungsaufnahme bei den Spongien einer erneuten experimentellen Untersuchung unterzog.

Untersucht man Stücke von *Halisarca Dujardinii* und *pontica*, „so findet man sowohl im Innern der Entodermzellen als auch in den durchsichtigen Mesodermelementen ver-

schiedene fremde Körper, wie z. B. Chlorophyll- und Diatomeenfarbstoff, Sandkörnchen u. dgl. Desgleichen finden sich im reich entwickelten Mesoderm von *Spongilla* immer eine große Menge fremder Körper im Zellprotoplasma eingeschlossen. Die Wimperkörbchen resp. deren Zellen bleiben dagegen nach METSCHNIKOFF immer leer. Um die Nahrungsaufnahme näher zu studieren, setzte METSCHNIKOFF Exemplare der genannten Schwämme in Karmin oder Indigowasser ein und fand dann die Kragenzellen, sowie gewisse Elemente des Mesoderms reich an Farbstoffkörnchen. Er kommt zu dem Schlusse, daß die pigmenterfüllten Kragenzellen sich in amöboïd bewegliche Wanderzellen umwandeln und ins Mesoderm einwandern. „Einige Male nach einer zu starken Ueberfütterung der *Halisarca pontica* verschwanden deren Kanäle vollständig, so daß der Gesamtkörper des Schwammes, außer dem Entodermüberzuge, nur aus einer Masse karminhaltender amöboïder Zellen zusammengesetzt erschien.“ Auch bei *Ascetta primordialis* fanden sich die Karminkörnchen nicht nur in den Entoderm-, sondern auch in den Mesodermzellen, dagegen fehlten sie gänzlich in dem ektodermalen Epithel. Das gleiche gilt nach METSCHNIKOFF von *Spongilla*, bei welcher er, im Gegensatz zu LIEBERKÜHN, fand, daß „die Wimperkörbchen bezw. deren Zellen für gewöhnlich leer bleiben“.

Auch v. LENDENFELD (24—29) war ursprünglich der Ansicht, daß die Nahrung von den Kragenzellen aufgenommen werde, entgegengetreten. Indessen ist der Unterschied zwischen der von diesem Forscher vertretenen Anschauung und der von METSCHNIKOFF verteidigten Meinung noch ziemlich groß.

v. LENDENFELD fand zwar Karmin in den Kragenzellen, er glaubte aber, diese Zellen hätten die Funktion, die Körnchen aus dem Körper des Schwammes herauszubefördern. Er schließt aus seinen Beobachtungen an *Aplysilla violacea*, daß „kleine organische Körper von den ektodermalen Plattenzellen des Subdermalepithels aufgenommen und den amöboïden Zellen, welche darunter liegen, übergeben werden. In diesen Zellen werden die aufgenommenen Körper verdaut und es wandern die amöboïden Zellen mit den unverdauten Resten zu den Geißelkammern, übertragen die Auswurfsstoffe auf die Kragenzellen und diese stoßen dieselben aus“.

In einer mit METSCHNIKOFF zum Teil übereinstimmenden Weise faßt MASTERMANN (34) den Ernährungsvorgang der Spongien auf, indem er die Nahrungsaufnahme den Kragenzellen des Entoderms zuschreibt. Diese sollen dann amöboide Form und vollkommen das Aussehen von Mesodermzellen annehmen. Die intracellulare Verdauung vollzieht sich nach ihrer Einwanderung ins Mesoderm. Die so ausgewanderten Kragenzellen werden durch neue Formelemente der gleichen Art ersetzt, die aus morphologisch umgewandelten Mesodermzellen hervorgehen. Auf Grund der bisher angeführten Beobachtungen darf wohl so viel mit Sicherheit behauptet werden, daß die entodermalen Kragenzellen bei der Nahrungsaufnahme mitbeteiligt sind, während dies von den Ektodermzellen schon nach ihrem ganzen Habitus als äußerst unwahrscheinlich gelten muß. In der Tat haben Versuche an *Ascetta primordialis* und *Halisarca lobularis*, zwei Spongien mit besonders stark entwickeltem Ektoderm, durchaus negative Resultate ergeben: „die im Wasser suspendierten Karminkörnchen drangen in das Innere der Entoderm- resp. Mesodermzellen reichlich ein, das Ektoderm blieb aber vollständig frei von ihnen“ (METSCHNIKOFF). Weiterhin lassen sich aufgenommene Fremdkörper mit aller Sicherheit in Zellen des Meso-

derms konstatieren, welche sich in nichts von typischen Mesodermzellen unterscheiden. Es bleibt aber zunächst fraglich, wie sie in diese hineingelangen. Nach Metschnikoff wäre dies in zweifacher Weise möglich, einmal durch Einwanderung gefütterter Kragenzellen, nachdem dieselben amöboïde Form angenommen haben, und zweitens durch direkte Aufnahme von seiten der Mesodermzellen. Da sich in manchen Fällen (so bei Karminfütterung von *Reniera aquaeductus* und *Siphonocalina coriacea*) zwar leicht Karmin in den Mesodermzellen nachweisen läßt, während die Elemente der Wimperkörbchen auch bei der intensivsten Fütterung vollkommen frei blieben, schließt Metschnikoff, „daß bei einigen Schwämmen (dazu rechnet er auch *Spongilla*) die Rolle der Nahrungsaufnahme ausschließlich von Mesodermelementen ausgeführt wird".

Diese letztere Behauptung erfuhr in den Beobachtungen der Folgezeit keine Stütze, indem sich herausstellte, daß die Kragenzellen wirklich die einzigen direkt nahrungsaufnehmenden Elemente sind. So teilt K. Heider (16) die Resultate einiger Fütterungsversuche an *Oscarella lobularis* mit, wobei die verwendeten Tusche- und Karminkörnchen sich in den Kragenzellen der Geißelkammern, bei *Sycon raphanus* in denen der Radialtuben fanden. Dagegen fand er in Uebereinstimmung mit Metschnikoff bei *Reniera* „das Mesoderm von Gewebsbalken, die gar keine Geißelkammern enthielten, dicht mit Karminpartikelchen erfüllt", und glaubt, daß dieselben durch das sie bedeckende Plattenepithel (Ektoderm) eingedrungen waren. Bei ganz jungen Oscarellen scheint die durch Einstülpung gebildete Entodermschicht die Nahrungsaufnahme ganz ausschließlich zu vermitteln, so daß der von derselben begrenzte Hohlraum auch funktionell als Darmhöhle zu betrachten ist. Es fand sich in solchen Fällen kein einziges Karminkörnchen im Ektoderm, während jede Geißelkammerzelle mit solchen erfüllt war. Bisweilen fanden sich Körnchen auch in den Elementen des Mesoderms. v. Lendenfeld (26) stellte ausgedehnte Versuchsreihen an einer großen Zahl von Spongien an, von denen sich *Sycandra raphanus* und *Chondrosia reniformis* am besten eigneten. Kleine Exemplare oder Teile größerer wurden in Aquarien gehalten, deren Wasser die zur Fütterung verwendeten Stoffe (Karmin, Milch, Stärke) beigemischt war. Nach kürzerem oder längerem Aufenthalt (bis zu 36 Stunden) wurden die Tiere entweder sofort in Alkohol gehärtet und histologisch untersucht oder vorher noch längere Zeit in reinem Meerwasser gehalten. Nach Karminfütterung finden sich die Farbstoffkörnchen immer am massenhaftesten in den Geißelkammern, und zwar im Innern der Kragenzellen (Fig. 72). Bei *Sycandra* und den Hornschwämmen ist das Karmin stets gleichmäßig in allen Kammern verteilt, bei *Chondrosia* findet sich — selbst nach 10-stündiger Fütterung — der Farbstoff ausschließlich in den oberflächlichen Kammern. Soweit Karminkörnchen in den Kanälen liegen, haften sie immer nur an der Oberfläche, wirklich aufgenommen und längere Zeit zurückbehalten werden sie nur von den Kragenzellen in den Geißelkammern. Dieselben leiden offenbar erheblich durch die Karminaufnahme, sie verlieren den Kragen wie auch die Geißel und ziehen sich

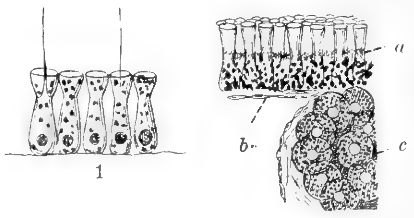


Fig. 72. 1 *Sycandra raphanus*. 10 Stunden in Karminwasser. Gruppe von Kragenzellen mit aufgenommenen Karminkörnchen (schwarz). 2 *Sycandra raphanus* 17 Stunden in Karminwasser. *a* Kragenzellen mit aufgenommenen basal gelegenen Karminkörnchen (schwarz). *b* Ektodermepithel des einführenden Kanals. *c* Ein junger Embryo (nach v. Lendenfeld).

schließlich zu klumpigen Gebilden ohne Anhänge zusammen, die aber nicht im Sinne von METSCHNIKOFF als Wanderzellen ins Mesoderm eindringen, sondern nach einiger Zeit die Farbstoffkörner wieder ausstoßen und ihre ursprüngliche Form wiedererhalten. (v. LENDENFELD.) Niemals vermochte v. LENDENFELD zu konstatieren, daß die Kragenzellen Karmin an Mesodermzellen abgeben, und glaubt, daß, wenn sich solches in Wanderzellen findet, es an verletzten Hautstellen eingedrungen ist. Dagegen gelang es, an mit Milch gefütterten Spongien festzustellen, daß von den Kragenzellen aufgenommene Fetttröpfchen später an Wanderzellen des Mesoderms abgegeben werden. „Die Kragenzellen der Osmiumpräparate von Milchschwämmen enthalten in der Regel große, dunkelschwarzbraune Körner. Sie sind in den nach der Fütterung noch eine Zeit in reinem Meerwasser gehaltenen Exemplaren viel kleiner und zahlreicher als in jenen, die gleich nach der Fütterung gehärtet wurden. Die Mesodermzellen der Milchspongien werden von Osmiumsäure ausnehmend stark gebräunt, und zwar in erster Linie die dickleibigen Wanderzellen, welche meist zahlreiche kleine, dunkelbraunschwarze Körner enthalten, Körner, welche in jeder Hinsicht mit jenen übereinstimmen, die in den Kragenzellen solcher Exemplare angetroffen werden, welche nach des Fütterung noch in reinem Meerwasser gehalten wurden. Aus ihrer Verteilung schließt v. LENDENFELD, daß sie von den Kragenzellen aufgenommen und dann wenigstens teilweise weitergegeben wurden. Versuche mit Stärkefütterung blieben erfolglos, jedenfalls aus dem Grunde, weil die Stärkekörnchen ihrer Größe wegen nicht in die Poren einzudringen vermochten.

1898 stellten J. VOSMAER und C. A. PEKELHARING (43) zahlreiche Fütterungsversuche mit Karmin bei *Spongilla lacustris* und *Sycon ciliatum* an und gelangten dabei zu ganz übereinstimmenden Resultaten. Bei Schwämmen, welche ½—2 Stunden in mit Karmin oder Milch vermischtem Wasser gelegen hatten und dann gleich mit Osmiumsäure fixiert wurden, fanden sich immer sowohl an Schnitten wie an Zupfpräparaten, Karminkörnchen resp. Milchkügelchen in den Kragenzellen, während in den Mesodermzellen und den Pinakocyten die Fremdkörperchen zwar hier und da, aber in viel geringerer Menge gefunden wurden. „Bei *Sycon* war Karmin ziemlich gleichmäßig über die Kragenzellen des ganzen Körpers verteilt, bei *Spongilla* aber nicht. Hier fand man in den Schnitten stellenweise die Geißelkammern schon bei schwacher Vergrößerung durch ihre rote Farbe vom umgebenden Gewebe unterschieden, während in anderen Geißelkammern erst bei sehr genauer Untersuchung einzelne Karminkörnchen nachgewiesen werden konnten. Wurde der Schwamm längere Zeit (bis 24 Stunden) im Karminwasser belassen und dann getötet, so wurden im Parenchym (Mesoderm) noch mehr Körnchen als in den Kragenzellen gefunden, und wenn der Schwamm nach dem Verbleib im Karminwasser einige Stunden in frischem Wasser ohne Karmin gelegen hatte, waren die Körnchen in großer Menge in den Parenchymzellen zu finden, in den Kragenzellen aber nicht oder nur in geringer Zahl.“ Bei Milchfütterung wurde dasselbe beobachtet.

Wir verdanken VOSMAER und PEKELHARING auch einige Angaben über die der Nahrungsaufnahme dienende Geißelbewegung der Kragenzellen, sowie den Mechanismus der Wasserströmung in dem Kanalsystem der Schwämme. Entgegen der Behauptung v. LENDENFELDS, daß die Geißeln in ähnlicher Weise koordiniert zusammenwirken wie die Cilien in einem Flimmerepithel, haben VOSMAER und PEKELHARING sich durch direkte Beobachtung überzeugen können, daß bei den Flagellen der Choanocyten keinerlei Koordination vorhanden ist, indem sie, wie schon BOWERBANK (5) hervorhob, völlig unabhängig voneinander in verschiedener Richtung schlagen. An einer der Länge nach aufgeschlitzten, sehr dünnwandigen *Leucosolenia* ließ sich dies direkt unter dem Mikroskop erkennen. „Die Bewegung einer jeden Geißel fand in verschiedenen Ebenen statt und war den

einen Augenblick kräftiger in der einen, den anderen in einer anderen Richtung. Bisweilen kam ein Flagellum in seiner ganzen Länge nahezu horizontal zu liegen. Auch wurde beobachtet, daß ein Flagellum einige Augenblicke ganz ruhig blieb und dann wieder anfing, sich kräftig zu bewegen. Oefters kreuzten sich benachbarte Geißeln, ohne sich je untereinander zu verwirren. Im Wasser schwebende Körperchen wurden von den peitschenden Fäden in eine hin- und hergehende oder drehende, nicht in fortschreitende Bewegung gebracht. Kurz, das Bild war grundverschieden von dem einer mit Flimmerepithel bekleideten Schleimhaut. Von irgendeiner Koordination der sich berührenden Zellen war hier keine Andeutung zu beobachten." „Diese Art von Bewegung kann nur als vorteilhaft für die Aufnahme der schwebenden Teilchen von den Kragenzellen betrachtet werden. Wenn alle Flagellen am kräftigsten in der Richtung des Osculums peitschten, würden die mit dem Wasser durch die Poren hineinströmenden schwebenden Teilchen größtenteils alsbald nach der Achse des Rohres geführt und durch das Osculum wieder entfernt werden. Jetzt aber wird von den Flagellen dafür gesorgt, daß die Teilchen, sobald sie die Poren durchsetzt haben, in die Kragen der Choanocyten hineingelangen und in den Bereich des kontraktilen Protoplasmas kommen." Schon Carter und Lieberkühn beobachteten bei *Spongilla*, wie die vorher regelmäßige Strömung sich in den Geißelkammern plötzlich in eine höchst unregelmäßige Bewegung verwandelt. „Die Teilchen werden in den Geißelkammern hin und her geschleudert und dabei finden dieselben zwar teilweise einen Ausweg durch die Apopyle nach den Abfuhrkanälen, zahlreiche Körnchen aber werden von den Kragen der Zellen gefangen, von dem Protoplasma der Choanocyten verschluckt und später nach den Parenchymzellen übergeführt" (Vosmaer und Pekelharing). Es scheint demnach die Bewegung der Flagellen darauf eingerichtet zu sein, „das Wasser in den Geißelkammern fortwährend sozusagen umzurühren und die darin schwebenden Teilchen soviel wie möglich mit den Kragenzellen in Kontakt zu bringen".

Für die Erzeugung einer ständigen Wasserströmung in dem Kanalsystem der Schwämme scheinen außer der Flagellenbewegung auch Kontraktionen gewisser, die Kanäle umgebender Zellen (Muskeln?) eine wesentliche Rolle zu spielen, wofür auch die zahlreichen Vergiftungsversuche v. Lendenfelds sprechen.

v. Lendenfeld entwirft am Schlusse seiner umfangreichen Arbeit von der Nahrungsaufnahme der Spongien, über die wir zurzeit allein einigermaßen unterrichtet sind, folgendes Bild:

„Die schlagenden Geißeln an den Platten und Kragenzellen erzeugen einen Wasserstrom, der das Kanalsystem des Schwammes durchzieht, solange er sich wohl befindet. In dem Wasser sind verschiedene Substanzen gelöst und suspendiert enthalten. Die größeren suspendierten festen Körper werden von dem Innern des Schwammes ferngehalten, denn sie können durch die kleinen Hautporen nicht hindurch. Einige derselben gelangen aber trotzdem in den Schwamm durch Verletzungen der Haut. Das sind die Sandkörnchen, fremden Kieselnadeln u. dgl., welche von vielen Hornschwämmen zum Aufbau des Skelettes verwendet werden. Kleinere suspendierte Partikel, wie kleine, weiche, von der Fäulnis organischer Substanzen herrührende Gewebsfetzen, sowie alle in Wasser gelösten Stoffe dringen in den Schwamm ein und werden von den Kragenzellen in den Kammern sämtlich, soweit dies eben physisch möglich ist, absorbiert. Die Kragenzellen scheinen anfangs keine Auslese zu halten. Die Haut mit ihren Poren versorgt dieses Amt. Diese letzteren schließen sich,

wenn schädliche Substanzen in Lösung oder suspendierte im Wasser sich befinden. In dieser Weise wird der Schwamm davor zum Teil bewahrt, schädliche Stoffe zu absorbieren. Milch scheint der einzige von den bei den Experimenten angewendete Stoff zu sein, welcher die Poren der Haut nicht merklich zur Kontraktion veranlaßt. Von den Kragenzellen werden die aufgenommenen Stoffe teilweise verdaut und in mehr oder minder assimiliertem Zustande den Mesodermzellen übergeben, welche den Transport der Nahrungsstoffe besorgen."

Allen den im Vorstehenden angeführten Beobachtungen über die Aufnahme geformter Nahrungspartikel gegenüber will es wenig besagen, wenn neuerdings RAUSCHENPLAT (Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Bd. 5, 1901) die Angabe macht, daß „die Untersuchung der *Amorphina panicea* stets ergebnislos war". Es darf und kann daraus durchaus nicht (im Sinne von PÜTTER) auf eine Ernährung durch in Seewasser gelöste organische Stoffe geschlossen werden.

II. Die Vorgänge bei der Verdauung.

Ueber die Verdauungsvorgänge selbst, die sich zum Teil wohl schon in den Kragenzellen, anderenteils aber in den Elementen des Mesoderms abspielen, sind wir leider zurzeit noch kaum unterrichtet. Nachdem schon LIEBERKÜHN (31) beobachtet hatte, daß ins Innere des *Spongilla*-Parenchyms eingedrungene Infusorien zerfallen, hat auch METSCHNIKOFF (36, 37) gesehen, „daß eine in die jungen Spongillenkörper aufgenommene lebende *Oxytricha* im Laufe einer Viertelstunde sich auflöste, wobei die in ihrem Innern gelegenen Nahrungsstoffe, wie Chlorophyllkörner u. a., bald von den Mesodermzellen verschluckt wurden. Desgleichen beobachtete er das Zerfallen von *Glaucoma* und *Actinophrys sol*, welche in das Mesoderm des Schwammes gelangten." „Nicht selten dauert der Prozeß mehrere Stunden fort. So hat ihn LIEBERKÜHN in 2—3 Stunden sich vollziehen sehen, was aber noch nicht das Maximum vorstellt. METSCHNIKOFF beobachtete einen ins *Spongilla*-Parenchym aufgenommenen *Trachelius ovum* während 5—6 Stunden, ohne daß er völlig aufgelöst wurde. In einem jungen Schwamm verfolgte er während mehrerer Tage eine große Anzahl aufgenommener Euglenen und bemerkte, daß nur das Protoplasma aufgelöst wurde, während die Chlorophyllkörper unverdaut blieben und entweder in einem ganzen Haufen oder mehr oder weniger zerstreut nebeneinander lagen.

Es kann nach diesen Erfahrungen nicht bezweifelt werden, daß die Mesodermzellen aufgenommene Nahrungskörper intracellular zu verdauen imstande sind, wenngleich fraglich bleibt, auf welchem Wege so große Organismen, wie die genannten Infusorien, Heliozoen und Flagellaten, welche doch sicherlich nicht von einzelnen Mesodermzellen als Ganzes aufgenommen werden können, der Zerstörung anheimfallen.

Die Annahme einer „intracellularen Verdauung" ließe sich dann wohl nur unter der Voraussetzung festhalten, daß entweder eine ganze Anzahl von wandernden Mesodermzellen (Phagocyten) gemeinsam an dem Zerstörungswerk beteiligt sind, wie es bei höheren Tieren tatsächlich häufig vorkommt, oder daß zwischen Zellen (Mesodermzellen) und Zellprodukt (gallertige Grund- oder Zwischensubstanz) im physiologischen Sinne kein so großer Gegensatz besteht, wie es auf Grund des histologischen Bildes den Anschein hat,

und daß eventuell auch in der ja zweifellos lebenden Grundsubstanz verdauende Enzyme gebildet oder als Produkte der Zellen wirksam werden können. Im strengen Wortsinn hätte man es ja dann letzterenfalls nicht mit einer intra-, sondern mit einer extracellularen Verdauung zu tun. Weitere Versuche in dieser Richtung erscheinen dringend erforderlich.

Die Kleinheit der Poren schließt es völlig aus, daß auf dem normalen Wege irgend größere Organismen als Nahrung aufgenommen werden, man könnte daher am ehesten an Bakterien denken. Vosmaer und Pekelharing (43) haben versucht, Spongillen mit solchen zu füttern, die aus dem Wasser selbst gezüchtet waren, in welchem die Schwämme lebten. Gleichwohl schien der Zusatz einer größeren Menge von Bakterien immer schädlich zu wirken. „Wurde der Schwamm bald nachher untersucht, so wurden darin nur wenige Bakterien bisweilen weniger als in normalen Spongillen gefunden.“ .... „Nach einem längeren Aufenthalt in dem mit Bakterien verunreinigten Wasser wurden die Tiere schlaff und es verloren die Zellen ihr normales Aussehen.“ Wir sind sonach über die gewöhnlichen Nahrungskörper resp. Nährstoffe der Spongien noch in keinem Falle näher unterrichtet. Nach Haeckel ernähren sich die Spongien von festen Teilchen zerstörter tierischer und pflanzlicher Gewebe, die sich im Seewasser an den Küsten allenthalben mehr oder minder reichlich finden.

Haeckel (15) hält es außerdem für wahrscheinlich, daß flüssige, von faulenden Organismen herrührende organische Bestandteile des Wassers an den Küsten des Meeres den Schwämmen als Nahrung dienen können. v. Lendenfeld (27) führt an, daß Noll jahrelang Spongillen in einem Aquarium mit Reisstärke ernährte. Blieb die Fütterung aus, so verkleinerten sich die Krusten. Es ist aber, wie man leicht sieht, aus dieser Tatsache an sich etwas Sicheres über die Rolle der Stärke nicht zu schließen. v. Lendenfeld denkt sich, daß dieselbe im Wasser (durch Bakterien?) allmählich in Zucker verwandelt und in dieser Form von den Spongien aufgenommen wird. Indessen erscheint dies wohl, wie überhaupt die Möglichkeit der Ernährung von Schwämmen in „Nährlösungen“, vorläufig noch fraglich, aber jedenfalls der Untersuchung wert. Für Pütter (vgl. 142 bis 144, p. 423) gilt es freilich als erwiesene Tatsache, daß sich Spongien von gelösten organischen Stoffen des Meerwassers nähren. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf den von ihm nachgewiesenen großen C-Bedarf, der, wie er meint, durch Planktonorganismen nicht gedeckt werden kann. „Wenn ein *Suberites* von 60 g Lebendgewicht pro Stunde 0,92 mg C ausscheidet, so würde ein täglicher C-Bedarf von 22 mg gedeckt werden durch:

1 480 000 000 *Sceletonema costatum*
7 400 000 000 *Thalassiosira nana*
22 200 000 000 *Calcycomonas gracilis*
110 000 000 000 Bakterien von 2 μ^3 Volumen.

Pütter hält es für ausgeschlossen, daß ein Schwamm sich derartige Mengen von geformter Nahrung zugänglich machen kann. Doch kommt wohl auch neben Organismen anderweitiger geformter Detritus mit in Betracht. Jedenfalls entspricht nach dem Mitgeteilten die apodiktische Behauptung Pütters „geformte Nahrung findet sich bei ihnen (den Spongien) nicht“ keineswegs den Tatsachen. Ich will da-

mit in keiner Weise die Möglichkeit leugnen, daß Spongien auch gelöste organische Stoffe aufnehmen, doch scheinen mir dafür ausreichende Beweise nicht erbracht zu sein.

Ueber den Verlauf der intracellularen Verdauung, sowie die dabei wirksamen Enzyme fehlen vorläufig fast alle Erfahrungen. Zwar hat KRUKENBERG (18—21) über angebliche Verdauungsenzyme von Spongien eine ganze Anzahl zum Teil sehr detaillierter Angaben gemacht, indessen sind ja leider fast alle verdauungsphysiologischen Arbeiten dieses nur zu fruchtbaren Forschers nicht so geartet, daß man ihnen so ohne weiteres Vertrauen schenken könnte. Strengste Kritik scheint unter allen Umständen geboten.

Dies gilt vor allem hinsichtlich der Meinung KRUKENBERGs, daß die Schwämme an der Oberfläche des Exoderms durch ein ausgeschiedenes Enzym Eiweiß zu verdauen vermögen. Er befestigte Fibrinfäden an der unverletzten Oberfläche von *Suberites massa* und *domuncula* und fand, daß nach 24—36 Stunden derjenige Teil der Fäden, welcher mit der Außenfläche des Schwammkörpers in direkter Berührung gestanden hatte, aufgelöst und resorbiert worden war, während, wenn die Fäden in eine, tiefere Schichten des Parenchyms bloßlegende Schnittwunde eingesenkt wurden, auch nach mehr als 48 Stunden keine Veränderung (wenigstens bei *S. domuncula*) zu konstatieren war. Bei den ramifizierten Suberiten (*S. massa*) soll die verdauende Fähigkeit auch den mehr zentralwärts gelegenen Teilen nicht mangeln, denn in tiefere Einschnitte gebrachtes rohes Fibrin wurde hier gleichfalls innerhalb 1—2 Tagen resorbiert. „Wird rohes Fibrin an das Osculum von *S. domuncula* gebracht, so erfährt es dieselbe Veränderung, als wenn es an die Außenfläche geheftet wird.“ Auch bei *Chondrosia reniformis* will KRUKENBERG sich überzeugt haben, daß rohes Fibrin vom Ektoderm aus resorbiert werden kann und daß es, tiefer eingesenkt, weder verflüssigt noch von den Zellen aufgenommen wird. Dagegen vermißte er die Oberflächenverdauung bei *Hircinia variabilis*, *Spongelia elegans* und *Euspongia adriatica*. Leider sind alle diese Angaben bis jetzt meines Wissens nicht nachgeprüft worden, doch liegt es auf der Hand, daß eine derartige Ernährungsweise der Spongien im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, und es erscheint die wegwerfende Art, in welcher KRUKENBERG die Beobachtungen METSCHNIKOFFs bespricht, wenig verständlich und noch weniger berechtigt. Nicht minder fragwürdig erscheinen die Angaben KRUKENBERGs über Enzyme, welche er aus Spongien extrahierte.

In Glyzerinextrakten verschiedener Schwämme (*Suberites domuncula*, *Chondrosia reniformis*, *Geodia gigas*, *Hircinia variabilis*) fand er angeblich peptische Enzyme, welche rohes, aber nicht gekochtes Fibrin verdauten. Oxalsäure in schwachen Lösungen, wie jede andere der versuchten Säuren, die verdauende Wirkung des Schwammpepsins ermöglichend, wirkt bei stärkerer Konzentration (2—4-proz.) der Lösung zerstörend auf das Enzym. Wenige Tropfen eines Glyzerinauszuges von *Geodia gigas* genügten nach KRUKENBERG, „um die Verdauung rohen Fibrins bei 40° C in 0,2-proz. HCl während einer Stunde unter Bildung von Peptonen zu bewerkstelligen“. Ebenso verhielt sich ein Glyzerinextrakt von *Suberites flavus*. Ein solcher von *Aplysina aerophoba* löste eine rohe Fibrinflocke bei 40° C in 0,1—0,2-proz. HCl innerhalb 3 Stunden. Dagegen schienen Syconen frei von peptischem Enzym zu sein. Der Glyzerinauszug des schwammigen Zentralteiles von *Ancorina verrucosa* enthielt reichlich ein peptisches Enzym, während ein Auszug der Rinde nur langsam (in etwa 5 Stunden) rohes Fibrin in 0,1-proz. HCl bei 40° C unter Bildung von Peptonen verdaute. Der Glyzerinauszug der Zentralpartie, sowie auch der Rinde von *Stenetta Wagneri* verhielt sich wie der des Zentralteiles von *Ancorina*; er verdaute in 0,2-proz. HCl-Lösung in sehr kurzer Zeit.

Auch ein tryptisches Enzym will Krukenberg in manchen Schwämmen nachgewiesen haben. So sollen Auszüge aus Trockenpräparaten, welche durch Alkohol- und Aetherextraktion lebend zerhackter Suberiten (*S. massa* und *lobatus*) erhalten wurden, auf einen Gehalt an 2-proz. Soda gebracht, rohes Fibrin bei 40 ° C innerhalb 2 Stunden verdauen. Durch Auspressen von Spongien mit der Hand gewann Krukenberg „eine neutrale Flüssigkeit, welche sich beim Kochen und auf Zusatz von HCl oder Essigsäure nicht trübte. KOH-Lauge rief in derselben einen weißen Niederschlag hervor, der sich beim Glühen nicht schwärzte und also nur aus anorganischen Stoffen bestand. Ebensowenig gelang mittels NaOH-Lauge und $CuSO_4$ die Pepton- oder Eiweißreaktion (Biuretprobe), und eine eiweißverdauende Wirkung in 0,1-proz. HCl-, 2-proz. Essigsäure- oder 2-proz. Sodalösung war gleichfalls nicht zu erzielen.“ Dagegen will J. Cotte (11) im ausgepreßten Saft von *Suberites domuncula* und *Tethya Lyncureum* ein Enzym nachgewiesen haben, welches Gelatine verflüssigt und auch Fibrin angreift. Flocken, welche längere Zeit in dem Preßsafte gelegen hatten und dabei anscheinend unverändert blieben, lösten sich langsam, wenn sie nach wiederholtem Waschen in destilliertes Wasser gebracht wurden. Gegenwart von Alkali oder Säure schien nicht erforderlich zu sein. Auch ein stärkeverzuckerndes und ein fettspaltendes Enzym soll vorhanden sein. Krukenberg gibt an, daß in den durch Dialyse von den Pigmenten und Peptonen befreiten Glyzerinauszügen des Gewebes von *Hircinia variabilis* und *Chondrosia reniformis* ein diastatisches Enzym nachweisbar sei; in gleicher Weise gelang der Nachweis bei *Sycon raphanus*, *Tethya Lyncureum*, *Tedania digitata*, *Geodia gigas*, *Suberites flavus*, *Reniera porosa* und in der Rindensubstanz von *Ancorina verrucosa* und *Stenetta Wagneri*. Der zentrale Teil des letztgenannten Schwammes, sowie auch von *Ancorina* scheint viel ärmer an diastatischem Enzym zu sein als die Rindensubstanz.

Alle diese noch sehr der Nachprüfung bedürfenden Angaben Krukenbergs beweisen für den peptischen Charakter der Eiweißverdauung bei Spongien, auch wenn sie sich wirklich als richtig herausstellen sollten, ebensowenig wie das „Aethalium-Pepsin“ desselben Beobachters für eine peptische Verdauung der Myxomyceten. Wie sich Krukenberg von seinem Standpunkt aus die extracellulare Auflösung der an die Oberfläche eines Schwammes gehefteten Fibrinfäden denkt, ist schwer ersichtlich, denn es müßte dann doch wohl Säure in reichlicher Menge nach außen abgeschieden werden, um im Verein mit dem angeblichen peptischen Enzym die Lösung zu bewerkstelligen. Ungleich wertwoller als die sehr fragwürdigen Behauptungen Krukenbergs sind einige Angaben Loisels (32) über die Reaktionsverhältnisse im Innern von Spongien. Nachdem bereits Metschnikoff beobachtet hatte, daß blaue Lackmuskörnchen, welche von jungen Spongillen aufgenommen worden waren, ihre Farbe nicht änderten, woraus er den Schluß zog, daß die Verdauung der Spongien sich nicht in einem sauren Medium vollzieht, nahm Loisel diese Versuche wieder auf. Er prüfte eine ganze Reihe von Farbstoffen, teils in fester Form, teils als Lösung, indem er die Spongien entweder unversehrt in solchen Lösungen hielt oder auch Injektionen machte. Ganz in Uebereinstimmung mit anderen Beobachtern fand auch Loisel (32) bei Karminfütterung die Körnchen sowohl im Innern der Geißelzellen, wie auch in sämtlichen Zellformen des Mesoderms (bei *Spongilla*). Viel schwerer werden anscheinend Lackmuskörnchen aufgenommen, doch gelingt es, an injizierten Exemplaren immer Zellen zu finden, welche einzelne blaue Körnchen einschließen; die Hauptmasse liegt freilich immer in der Grundsub-

stanz des Mesoderms. Oft erscheinen die Farbstoffpartikel eingeschlossen in Vakuolen, ähnlich wie dies auch bei Protozoen der Fall ist. Etwa 24 Stunden später erscheint die Umgebung der Injektionsstelle rötlich gefärbt und man findet vereinzelt Zellen mit rot gefärbten Einschlüssen. Zum größten Teil scheinen dieselben aber bereits ausgestoßen zu sein, wodurch die Grundsubstanz ihre blaurote Farbe erhält. Sowohl hier wie auch in Zellen finden sich aber auch noch zahlreiche blaue Körnchen. Loisel brachte ferner eine *Spongilla* in Wasser, welches mit Lackmus schwach blau gefärbt war. Nach 18 Stunden erschien der ganze Schwamm gleichmäßig rötlich gefärbt. Bei mikroskopischer Untersuchung ließ sich in den Zellen kein Farbstoff nachweisen, wohl aber erschien die Masse der Grundsubstanz in dickerer Schicht diffus blaßrot gefärbt. Es muß bemerkt werden, daß in allen diesen Fällen neutrales Lackmus zur Verwendung kam. Auf keinen Fall kann die erwähnte Rotfärbung auf das Absterben der Tiere bezogen werden, denn dieselben lebten in derselben Lösung noch mehrere Tage.

Auch bei Anwendung von Kongorot ergab sich ein ganz deutlicher Farbenumschlag der zunächst rot gefärbten Granula oder Vakuolen, in den Geißel- und Mesodermzellen im Sinne einer Säurebildung. *Reniera ingalli* zeigte in mit Kongo gefärbtem Meerwasser erst nach 5 Tagen eine schwache Färbung des Mesoderms; 24 Stunden später fanden sich sowohl in Zellen des Mesoderms, wie in denen der Wimperkörbchen rot und violett gefärbte Einschlüsse. Meist scheint es sich um kleine Vakuolen zu handeln, zum Teil aber auch um feste Granulationen. Auch innerhalb der Grundsubstanz, sowie in manchen Kanälchen findet man unregelmäßig geformte Massen, welche dieselbe violette Färbung zeigen, wie die viel kleineren Zelleinschlüsse. Die Zahl dieser letzteren erfuhr in den folgenden Tagen noch eine erhebliche Zunahme, und schließlich erschien die ganze Menge des absorbierten Farbstoffes violett verfärbt, vor allem wieder die Zellen der Geißelkammern. Kein so günstiges Ergebnis lieferten entsprechende Versuche mit *Spongilla.* Zwar tritt auch hier schon nach kurzem Aufenthalt in einer dünnen Lösung von Kongorot eine deutliche Rotfärbung des ganzen Schwammes ein und finden sich nach 1—2 Tagen rote Vakuolen in manchen Zellen des Mesoderms, aber der Farbenumschlag ist viel weniger deutlich als bei *Reniera.*

Mit Alizarinsulfat, Orange III und Tropäolin 00 erhielt Loisel keine entsprechenden Resultate, ebensowenig mit Neutralrot. Die von den Zellen des Mesoderms gespeicherten Farbstoffe werden nach kürzerer oder längerer Zeit (oft erst nach vielen Tagen) wieder ausgestoßen und gelangen teils in fester Form, teils gelöst in die Grundsubstanz.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen von Loisel, die allerdings noch weiter ausgedehnt werden müßten und wobei besonderes Augenmerk auf das Verhalten aufgenommener gefärbter Nahrungskörper zu richten wäre, darf man doch wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit voraussetzen, daß der Verdauungsvorgang bei den Spongien sich intracellular abspielt, und zwar im Inneren von Vakuolen, deren Inhalt, wie bei den Protozoen, in einem gewissen Stadium des Prozesses sauer reagiert. Doch läßt sich hieraus ebensowenig wie dort auf das Wirksamwerden eines peptischen Enzyms schließen. Möglicherweise handelt es

sich auch bei den Spongien nur um ein Vorstadium der eigentlichen Verdauung, welche wohl tryptischen Charakter zeigen dürfte.

Daß Spongien unter Umständen saure Sekrete auch nach außen abzugeben vermögen, scheint aus dem Verhalten gewisser Kieselschwämme (*Clione*) hervorzugehen, welche in Kalkschalen verschiedener Muscheln, sowie in Korallenskeletten leben und jene oft siebartig durchlöchern.

Nassonow (38) hat die Art und Weise, wie sich die jungen Schwämmchen im Gastrulastadium an Kalkplättchen ansetzen und dieselben allmählich zerstören, genauer untersucht. Es dringen Plasmafortsätze in das Innere der Kalkmasse ein, und schließlich werden kleinste, halbeiförmige Partikelchen ausgebrochen, so daß rosettenförmig angeordnete Grübchen entstehen, in welchen nun das junge Schwämmchen liegt. Nachdem alle Rosettenfelder ausgebrochen sind, beginnt der Schwamm die Höhlung in ganz derselben Weise zu vertiefen, um für den wachsenden Körper Raum zu gewinnen. Auch der völlig erwachsene Schwamm, welcher unregelmäßige, baumartig verzweigte Gänge in einer Muschelschale (Auster) ausfüllt, bohrt dieselben in ganz gleicher Weise aus, wie der in Entwicklung begriffene, indem er auf chemischem Wege halbkugelige Stückchen von mikroskopischer Kleinheit ausschneidet. Die ganze Oberfläche der Gänge ist gewöhnlich mit ununterbrochenen Reihen kleiner Grübchen besetzt, welche den ausgebrochenen Kalkstückchen entsprechen. Außerdem aber dringen von der Oberfläche des Schwammes lange, dünne Ausläufer in die Substanz der Schale ein, die sich verzweigen, miteinander anastomosieren, auf ihrem Wege Erweiterungen bilden und jeden beliebigen Punkt der Schwammoberfläche durch die Dicke der Muschel mit einem anderen verbinden können. Ist der Schwamm stark entwickelt, so füllt er beinahe gänzlich die Dicke der Muschel aus, indem er auf der Oberfläche bloß eine von Oeffnungen durchbohrte dünne Platte zurückläßt, wobei die innere und äußere Schicht der Muschel miteinander durch vom Schwamm noch nicht zerstörte Partien verbunden werden.

III. Algen bei Spongien.

Wie bei den Protozoen, taucht auch bei den Spongien wieder die Frage auf, ob und welche Bedeutung die in ihrem Innern oft reichlich vorhandenen Zoochlorellen resp. Zooxanthellen für die Ernährung besitzen und ob es sich hier etwa um eine wirkliche Symbiose, die auch dem Schwamm zum Vorteil gereicht, handelt.

In der Rindenschicht von *Hircinia variabilis* fand F. E. Schulze (39) manchmal große Mengen violettbrauner Kugeln, welche er als einzellige Algen ansprach. Aehnliche Gebilde, aber von gelber Farbe, beobachtete bei derselben Spongie auch Brandt (6). Sie hatten einen Durchmesser von 0,005–0,01 mm und zeigten eine deutliche Membran. Der Farbstoff war in den größeren in Form wandständiger Platten enthalten, in den kleineren mehr diffus. Im Innern liegen feine, braunviolette Körnchen, die zum Teil doppeltbrechend erscheinen. Außerdem war meist ein hohles Stärkekorn vorhanden, welches besonders nach Behandlung mit Alkohol oder Chromsäure leicht erkennbar ist und sich mit Jodjodkalium deutlich violett färbt. Ganz ähnliche gelbe Zellen fand Brandt auch in einer *Reniera cratera*. Die Algennatur der gelben Zellen ergibt sich auch in diesen Fällen aus der Möglichkeit, dieselben außerhalb ihrer Wirte in Objektträgerkulturen zu züchten.

„Bei keiner Gruppe von Tieren sind so frühzeitig wie bei den Schwämmen Algen entdeckt und in keiner anderen Tiergruppe ist eine so große Mannigfaltigkeit der Algenformen nachgewiesen worden. Während bisher bei anderen Tieren nur grüne und gelbbraune Algen gefunden sind, kommen bei den Schwämmen, außer

diesen, noch blaugrüne und rote Algen vor.“ Alle bis 1883 über das Vorkommen von Algen und Spongien bekannt gewordenen und in der Literatur vorliegenden Angaben hat BRANDT (6) gesammelt, und es darf hier wohl auf diese ausführliche Zusammenstellung verwiesen werden.

Am genauesten untersucht sind die grünen Einschlüsse des Mesoderms von *Spongilla*, deren Form fast ganz mit den Zoochlorellen der Wimperinfusorien übereinstimmt. Auch sie bestehen meist aus einem muldenförmigen Chlorophyllkörper und hyalinem Protoplasma; auch bei ihnen läßt sich durch geeignete Tinktionsmittel ein Zellkern mit Bestimmtheit nachweisen. Der einzige, allerdings durchgreifende Unterschied besteht darin, daß die Körperchen der Spongillen sehr viel kleiner sind als die der Infusorien.

SORBY (41) und RAY-LANKESTER (22) haben das Chlorophyll von *Spongilla* spektroskopisch untersucht; der erstere fand volle Uebereinstimmung mit echtem Chlorophyll, der letztere nicht. Bei der vollkommenen morphologischen Uebereinstimmung, welche die Zoochlorellen der Spongillen mit denen anderer Organismen (Infusorien, *Hydra*) zeigen, darf man wohl kaum an der Identität des Farbstoffes zweifeln, den für *Hydra*-Zoochlorellen auch RAY-LANKESTER als Chlorophyll anerkennt. BRANDT untersuchte gemeinsam mit BAUMANN das spektroskopische Verhalten des alkoholischen Auszuges grüner Süßwasserschwämme und fand, daß derselbe schon bei gewöhnlicher Betrachtung einem gleich starken und in gleicher Weise hergestellten Extrakt eines Grases vollkommen gleich war. Die grüne Farbe und die Fluoreszenz waren in beiden Fällen übereinstimmend. Auch das Spektrum beider Lösungen erwies sich als durchaus identisch. Bei der Untersuchung beider zeigte sich das charakteristische Absorptionsband im Rot (zwischen B und C). Auch MACMUNN (33) kam später zu demselben Resultate.

Wie über das Vorkommen von Algen in Schwämmen, so liegen auch zahlreiche Mitteilungen über das Vorhandensein von Stärke in diesen Tieren vor.

Der erste Forscher, welcher angeblich Stärke bei Schwämmen fand, war CARTER (10). Nach seinen Untersuchungen enthalten die Gemmulakeimzellen von *Spongilla* Amylumkörnchen. Dieselben gleichen der Weizenstärke, sind konzentrisch geschichtet und besitzen eine annähernd elliptische, zusammengedrückte Gestalt. Der Auffassung CARTERS trat LIEBERKÜHN (30) entgegen, der sich bei *Spongilla* nicht davon überzeugen konnte, daß die vermeintlichen Stärkekörner mit Jod blau werden. Darauf teilte CARTER mit, daß er bei Jodbehandlung viele unzweifelhafte Stärkekörner in der Rinde von *Geodia arabica* fand, bei der nahe verwandten *Pachymatisma Johnstonia* dagegen niemals. Später machte dann KELLER (17) genauere Angaben über das Vorkommen von Stärke. Er stellte fest, daß manche Zellen von *Ephydatia mülleri, Reniera litoralis, Myxilla fasciculata, Geodia gigas, Tethya Lyncurium, Suberites massa* und *S. flavus* eine große farblose Vakuole enthalten, deren flüssiger Inhalt bei Jodbehandlung entweder farblos bleibt oder sich blau bis violett färbt. Die Vakuole war oft so groß, daß das Zellprotoplasma mit dem Kern und den (bei *Spongilla*) grünen Körpern nur einen dünnen Ueberzug bildete. Wenn die blau gefärbten Zellen mit Kalilauge behandelt wurden, entfärbten sie sich und schwollen oft um das 8—10-fache ihres ursprünglichen Volumens an. Wurde das Kali durch Säure neutralisiert und hierauf wieder Jod zugesetzt, so erfolgte aufs neue eine Bläuung. Der Vakuoleninhalt war nicht doppelbrechend und löste sich nicht in kaltem Wasser oder in Alkohol. Hieraus schließt KELLER, daß Amylum in gelöster Form in den Schwammzellen vorhanden ist und daß das Lösungsmittel in der Zelle erst vorbereitet wird, bevor Stärke darin auftritt. (BRANDT.) „Physiologisch betrachtet, hätten wir also in der gelösten Stärke einen Reservestoff, der sich zeitweise in großer Menge bildet, um zu anderen Zeiten im Organismus verbraucht zu werden“ (KELLER). LANKESTER (22) hat KELLERS Beobachtungen bestätigt und in ausführ-

licher Weise die Verteilung von Stärke in Vakuolen und randständigen Körnchen bei *Ephydatia fluviatilis* beschrieben. Ferner beobachtete er, daß der Vakuoleninhalt sich bei Behandlung mit Karmin intensiv färbt, und schließt daraus auf das Vorhandensein einer „albuminoïden Substanz“. Es ist schwer, sich auf Grund dieser Angaben ein sicheres Urteil über Natur und Herkunft der betreffenden Substanz zu bilden. Die Annahme von Keller, daß es sich um lösliche Stärke handelt, bedarf wohl noch sehr des Beweises (Wierzejski [45] hält die gelöste Substanz für Glykogen), auch bleibt ganz unklar, ob und welche Beziehungen zu den im Schwammkörper lebenden Algen, die doch wohl als Erzeuger der Stärke gelten müßten, bestehen. Keller äußert sich über diesen wichtigen Punkt gar nicht und Lankester ist auch zu keinem bestimmten Urteil gekommen. Brandt (6) untersuchte drei der auch von Keller geprüften Spongien, welche in Alkohol konserviert waren. „Während bei *Suberites flavus* mit Jodlösung nur Braunfärbung eintrat und sich gar keine blau gefärbten Körner oder Kugeln erkennen ließen, fanden sich bei *S. massa* und *Geodia gigas* sowohl feine Körnchen als auch große Kugeln (bis 0,02 mm Durchm.), die violett oder intensiv blau gefärbt waren. HCl veränderte die Färbung gar nicht, KOH-Lauge dagegen beseitigte sie.“ Aus einer tabellarischen Uebersicht (l. c. p. 230 f.), welche Brandt von allen denjenigen Fällen gibt, in welchen bis zum Erscheinen seiner Arbeit (6) Stärke und Algen oder nur das eine oder andere in Spongien gefunden wurde, geht hervor, daß in den Familien der Spongiden, Renieriden und Suberitiden sowohl Algen als auch Stärke nachgewiesen wurden. Dagegen fehlen beide bei Halisarciden, Chondrosiden, Chaliniden, Chalinopsiden, Ancoriniden, Lithistiden, Hexactinelliden und bei den Kalkschwämmen. Endlich wurde Stärke angeblich ohne Algen bei den Desmacidoniden und Geodiiden gefunden und Algen ohne Stärke bei Aplysiniden. Nach Weltner (44, II, p. 251) findet man in den blasenförmigen Zellen von *Ephydatia mülleri* auch dann die mit Jod sich bräunende oder bläuende Flüssigkeit, wenn man vollkommen farblose Exemplare untersucht und sich überzeugt hat, daß in den untersuchten Zellen grüne Körper nicht vorhanden sind. Man ersieht hieraus, daß das Vorkommen von Algen sowohl wie von „Stärke“ im großen und ganzen als eine Ausnahme gelten kann, wie es ja auch bei Protozoen der Fall ist. Dazu kommt noch, daß nicht einmal für eine bestimmte Species die Befunde konstant sind, so daß man schon deshalb die Bedeutung derselben für die Ernährung der betreffenden Spongien nicht allzu hoch wird veranschlagen dürfen. Nach Weltner (l. c.) erscheint *Euspongia lacustris* im Tegeler See immer dunkelgrün, während *Spongilla fragilis* ebenda nie grün, sondern weißlich grau oder braun erscheint und *Ephydatia fluviatilis* außer in grünen Exemplaren auch in solchen vorkommt, welche an der belichteten Seite grün, auf der anderen aber gelblich oder bräunlich, bis braun sind. An einem und demselben Rohrstengel finden sich kleine Exemplare, die allseitig grün sind, während andere in dem erwähnten Sinne doppelfarbig erscheinen. An der Unterseite von Brettern sind dieselben Schwämme farblos. Sollte es sich herausstellen, daß die mit Jod sich bläuende Substanz wirklich Stärke ist, dann erscheint es wohl ausgeschlossen, sie als ein Produkt des Tieres zu betrachten, und Brandt dürfte das Richtige getroffen haben, wenn er in Fällen, wo „Stärke“, aber keine Algen gefunden wurden, dennoch das Vorhandensein dieser letzteren für wahrscheinlich hält.

Um die Frage zu entscheiden, ob die Zoochlorellen von *Spongilla* für ihre Wirte einen nachweisbaren ernährenden Wert besitzen, ob es sich also um eine wirkliche Symbiose handelt, setzte Brandt grüne Süßwasserschwämme des Tegler Sees zum Teil in täglich frisch erneuertes filtriertes Wasser, zum Teil blieben sie längere Zeit in nicht gewechseltem filtrierten Wasser, und endlich wurden andere im Wasser des Fundortes gehalten. Es ergab sich, daß die ersteren sich

am besten hielten und noch nach 4 Monaten frisch grün und lebendig waren. Dagegen gingen die in nicht filtriertem Wasser gehaltenen Exemplare sämtlich schon nach 2—4 Woche zugrunde, wohl zweifellos infolge Verderbnis des Wassers. Wenn Brandt aus diesem Verhalten den Schluß zieht, daß „grüne Spongillen monatelang von Wasser und Luft zu leben vermögen“, so erscheint dies doch wohl kaum ausreichend bewiesen, denn einmal fehlt jede Garantie, ob das „filtrierte“ Wasser auch wirklich frei von Mikroorganismen (Bakterien?) gewesen ist, und andererseits müßten Kontrollversuche mit zoochlorellenfreien Spongillen angestellt und ferner geprüft werden, wie sich grüne Spongillen unter gleichen Verhältnissen im Dunkeln verhalten. Auch ist immerhin die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß im Wasser gelöste organische Substanzen assimiliert werden können, worauf schon Haeckel seinerzeit hindeutete. Auf diese Möglichkeit wies neuerdings auch Loisel (32) hin. Es gelang ihm, eine gut ausgewaschene Spongille (ob mit oder ohne Zoochlorellen wird nicht angegeben) viele Tage in dreimal filtriertem Quellwasser, dem der ebenfalls filtrierte „Saft“ eines anderen Exemplares zugesetzt wurde, lebendig zu erhalten. Da aber während der ganzen Zeit feste Partikelchen (Reste verdauter Nahrungskörper?) durch die Oscula ausgestoßen wurden, so erscheint auch dieser Versuch für die beregte Frage nicht beweisend, und man wird hier wie bei den chlorophyllführenden Protozoen zugeben müssen, daß unsere Kenntnisse der biochemischen Bedeutung des tierischen Chlorophylls noch völlig unzulänglich sind.

Literatur.

Spongien.

1. ***Auduin, J. V.,** et **Milne Edwards,** Resumé des recherches sur les animaux sans vertébrés. Ann. de Sc. Nat., T. 15 (1828).*
2. ***Bidder, G.,** Note on the excretion in Sponges.. Proceed. of Roy. Soc. London, Vol. 51 (1892), p. 474.*
3. *— On the flash shaped Ectoderm and Spongioblasts in one of the Keratosa. Proceed. of Roy. Soc. London, Vol. 52 (1893), p. 134.*
4. *— The collar cells of Heterocela. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. 38 (1896).*
5. ***Bowerbank, J. S.,** A monograph of the british Spongiadae, Vol. 1 (1864).*
6. ***Brandt, K.,** Morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. Mitt. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 4 (1883), p. 225, 242, 265, 271, 288.*
7. ***Carter,** On the organisation of infusoria. Ann. Mag. Nat. Hist. (2), Vol. 18 (1856).*
8. *— On the ultimate structure of Spongilla. Ann. Mag. Nat. Hist. (2), Vol. 20 (1857), p. 21.*
9. *— On the ultimate structure of marine sponges. Ann. of Nat. Hist. (4), Bd. 6 (1870), p. 329.*
10. *— On the identity in structure and composition of the so-called seed-like body of Spongilla with the winter egg of the Bryozoa and the presence of starche-granules in each. Ann. and Mag. of Nat. Hist. (3), Vol. 3 (1859), p. 331.*
11. ***Cotte, J.,** Note sur les diastases du Suberites domuncula. Compt. rend. Soc. Biol., T. 53 (1901), p. 95.*
12. ***Fredericq, L.,** La digestion des matières albuminoïdes chez quelques invertébrés. Arch. de Zool. expérim., T. 7 (1878), p. 400.*
13. ***v. Fürth, O.,** Vgl. chem. Physiol. d. niederen Tiere. Jena (G. Fischer) 1903.*
14. ***Grant, R. E.,** Observations and experiments on the structure and fonctions of the Sponge. Edinbourgh Phil. Journ., Vol. 13 (1825) and Vol 14 (1826), p. 270.*
15. ***Haeckel, E.,** Die Kalkschwämme, 1872, p. 372.*
16. ***Heider, C.,** Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. Arb. d. Zoal. Inst. in Wien, 1886.*

17. **Keller, E.,** *Ueber den Bau von Reniera semitubulosa. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), p. 574.*
18. **Krukenberg, F. W.,** *Weitere Studien über die Verdauungsvorgänge bei Wirbellosen. Vergl. physiol. Studien, 1. Reihe, 1. Abt., 1880.*
19. — *Kritik Metschnikoffs. Vergl. physiol. Studien, 2. Reihe, 3. Abt., 1882, p. 123.*
20. — *Ueber Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Untersuch. a. d. Heidelberger Physiol. Inst., Bd. 2 (1882), p. 338.*
21. — *Vgl. physiol. Vorträge, Bd. 1 (1886), p. 50.*
22. **Lankester, Ray,** *On the Chlorophyll-corpuscles and Amyloïd-Deposits of Spongilla and Hydra. Quart. Journ. of Microsc. Sc., N. S. Vol. 22 (1882), p. 229.*
23a. **Laurent, E.,** *Recherches sur la Spongilla fluviatile. Compt. rend. Acad. Paris, T. 7 (1838), p. 617; T. 11 (1841), p. 478 u. 693.*
23b. — *Recherches sur l'Hydre et l'Eponge d'eau douce. Paris 1844. p. 113. (Ce travail . . . . fait partie du voyage de la Bonite.)*
24. **v. Lendenfeld, R.,** *Ueber Cölenteraten der Südsee. II. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883), p. 251.*
25. — *The digestion of sponges effected by Ectoderm or Entoderm. Proceed. of Linnean Soc., N. S. Vol. 9 (1884).*
26. — *Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 48 (1889), p. 407—698.*
27. — *Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Biol. Ctbl., Bd. 10 (1890), p. 71.*
28. — *Neuere Arbeiten über Spongien. Zool. Ctbl., Bd. 6 (1899), p. 257.*
29. — *Bemerkungen über Tinktionsmittel für Spongien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 11 (1894), p. 22.*
30. **Lieberkühn, N.,** *Ueber Bewegungserscheinungen bei den Schwämmen. Müllers Arch., 1859.*
30a. — *Ueber Bewegungserscheinungen der Zellen. Schriften d. Ges. zur Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg, Bd. 9 (1870), p. 335.*
31. — *Beiträge zur Anatomie der Spongien. Müllers Arch., 1856, p. 1 u. 1857, p 376 u. 1859, p. 374 und 526.*
32. **Loisel, G.,** *Actions des substances colorantes sur les sponges vivantes. Journ. de l'Anat. et Physiol., T. 34 (1897).*
33. **Mac Munn, C. A.,** *Further observations on some of the applications of the spectroscope in Biology and presence of Chlorophyll in animals. Proceed. of the Birmingham Philos. Soc., Vol. 5, Part 1 (1886), p. 177.*
34. **Mastermann,** *On the nutrition and excretory processes in Porifera. Ann. of Nat. Hist. (6), Vol. 13 (1894).*
35. **Metschnikoff,** *Pathologie comparée de l'inflammation. Paris 1892, p. 60.*
36. — *Spongiologische Studien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 373.*
37. — *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei den wirbellosen Tieren. Arb. a. d. Zool. Inst. in Wien, Bd. 5 (1883), p. 141.*
38. **Nassonow, H.,** *Zur Anatomie und Biologie der Cliona. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1883).*
39. **Schultze, F. E.,** *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. VIII. Mitteil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 33 (1879), p. 25.*
40. **Sollas, W. J.,** *Tetractinellida. Reports on the scientific results of the Voyage of H. M. S. „Challenger" Zoology, Vol. 25 (1888) p. 209.*
41. **Sorby,** *On comparative vegetable chromatology. Proceed. of Roy. Soc., Vol. 21 (1873), No. 146.*
41a. — *On the chromatological relations of Spongilla fluviatile. Quart. Journ. Micr. Soc. Vol. 15 (1875), p. 47.*
42. **Topsent, E.,** *De la digestion chez les eponges. Arch. de Zool. expér. (3), Vol. 6 (1898).*
43. **Vosmaer** und **Pekelharing,** *Ueber die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1898.*
44. **Weltner, W.,** *Spongillenstudien I—III. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 1893, p. 210 und 246 und 1895, p. 114. (Daselbst auch ausführliches Literaturverzeichnis bis zum Jahre 1893.)*
45. **Wierzejski, A.,** *Bemerkungen über Süßwasserschwämme. Zool. Anz., Jahrg. 10 (1887), p. 122.*

Vierter Teil.

Die Ernährung der Coelenteraten.

Indem wir uns nun der Betrachtung der Verdauungsvorgänge derjenigen Metazoen zuwenden, bei welchen die Differenzierung so weit vorgeschritten ist, daß in der Regel ein besonderer Verdauungsraum als Magen resp. Darm ausgebildet erscheint, dessen entodermale Zellbekleiduug die spezifische Funktion und Resorption vermittelt, erscheint es notwendig, zuvörderst die leitenden Gesichtspunkte darzulegen, von welchen alle folgenden Betrachtungen ausgehen. Sie sind im wesentlichen darin gegeben, daß ein wirkliches Verständnis der betreffenden Vorgänge nur erreichbar ist, wenn sich die physiologische Untersuchung, wie es bei den Protisten ja selbstverständlich ist, stets im engsten Anschluß an die Morphologie (Histologie) der in Betracht kommenden Gewebselemente entwickelt. Es ist dies eine Forderung, die, so selbstverständlich sie auch scheinen mag, bisher nur in wenig befriedigender Weise erfüllt wurde. Die zahlreichen Irrtümer und fragwürdigen Resultate der meisten Arbeiten auf diesen so umfangreichen und wichtigen Gebieten finden in der Nichtbeachtung dieses Umstandes ihre genügende Erklärung, und möge in dieser Beziehung nur an KRUKENBERGS mehr in quantitativer als in qualitativer Hinsicht beachtenswerte Arbeiten erinnert werden. Ich habe schon bei anderer Gelegenheit einmal darauf hingewiesen, daß ein physiologisches Problem nur dann wirklich aufgeklärt werden kann, wenn es von allen Seiten her in Angriff genommen wird und wenn vor allem der Bau des Organes, um dessen Funktion es sich handelt, die feste Basis der Erörterungen bildet. Am meisten fühlbar macht sich dabei stets und vor allem bei den „Nährzellen" des Verdauungsapparates der Mangel einer hinlänglich entwickelten Mikrochemie, deren weitere Ausgestaltung, nach dem Vorbilde der botanischen Forschung, die nächste Aufgabe bilden muß.

Schon vor Jahren hat JOH. FRENZEL ähnliche Anschauungen, wie ich sie hier vertrete, geäußert, und ich möchte mir nicht versagen, seine Aeußerungen hier wörtlich anzuführen (Beitr. z. vergl. Physiol. u. Histol. d. Verdauung, Bd. 1; Arch. f. Anat. u. Physiol., 1892).

„Wollen wir über die Verdauungserscheinungen im Tierreich etwas erfahren, so werden wir die anatomische Gestaltung der Verdauungsorgane der Tiere zugrunde legen müssen, mit anderen Worten die vergleichende Anatomie. Wir müssen jedoch noch einen Schritt weitergehen, denn das, was man gemeinhin unter dem letzteren Begriff zusammenfaßt, hat sich weniger zur Aufgabe gemacht, die Or-

gane und Organsysteme mit Rücksicht auf ihre Tätigkeit zu beschreiben und zu vergleichen, sondern vielmehr in allererster Linie mit Rücksicht auf ontogenetische und phylogenetische Probleme, welche gegenwärtig wenigstens mit den physiologischen recht wenig Berührungspunkte haben. Es ist daher eine Vernachlässigung der letzteren eingetreten, welche leicht gefährliche Folgen nach sich ziehen könnte, es ist ähnlich so gekommen, wie seinerzeit mit einem bekannten Theatergebäude, von dem eine hochgestellte Persönlichkeit meinte, daß es nicht nur recht schön sei, sondern daß es auch noch ein kleines Theaterchen enthalte."

I. Hydroïdpolypen und Hydromedusen.

A. Ernährung der Hydroïdpolypen.

a) Anatomisches.

Die einfachsten Verhältnisse in morphologischer und physiologischer Hinsicht bieten die Hydroidpolypen und vor allem *Hydra* selbst dar, eine Form, die wir daher auch zweckmäßig zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen wählen, zumal hier Verhältnisse gegeben sind, die in vieler Beziehung an jene der Spongien erinnern. Der Körper der Hydroïdpolypen ist in dieser seiner einfachsten Form ein zylindrischer Schlauch, der mit dem aboralen Pol festsitzt und am oralen Pole eine Mundöffnung besitzt. Diese liegt in dem Mundfeld und ist von einem Kranze von Tentakeln, fadenförmigen hohlen Fortsätzen, umgeben, die zum Erfassen der Beute dienen. Die Anordnung der Tentakeln wird bei den höheren Formen regelmäßiger strahlig und gibt den ersten Anlaß zur Ausbildung des radiären Körperbaues. Die Seitenwand des Körpers heißt das Mauerblatt oder der Kelch, während der Polyp mit dem Fußblatt festsitzt (Fig. 73). Der Körper des Polypen ist zweischichtig und diese beiden Epithelschichten, Ektoderm und Entoderm, entsprechen den gleichmäßigen Schichten der Spongien-Gastrula resp. der Gastrulaform der Metazoen überhaupt. Zwischen Ektoderm und Entoderm liegt bei *Hydra* an Stelle des Mesoderms eine dünne, strukturlose Lamelle, die Stützlamelle. Die Ektodermzellen scheiden häufig Sekrete oder starr werdende Stoffe aus. Ein Teil derselben enthält im Innern die im Dienste der Nahrungsaufnahme stehenden sogenannten Nesselkapseln (Cniden), welche namentlich an den Tentakeln in außerordentlicher Menge vorkommen und funktionell wohl den „Trichocysten" mancher ciliaten Infusorien entsprechen dürften. Sie enthalten in ihrem Innern einen spiralig aufgerollten, oft Widerhaken tragenden Faden, der bei Berührung ausgestülpt und hervorgeschleudert werden kann und zweifelsohne eine giftige (lähmende) Wirkung auf kleinere Tiere ausübt. Aber auch auf die Haut der Menschen wirken die

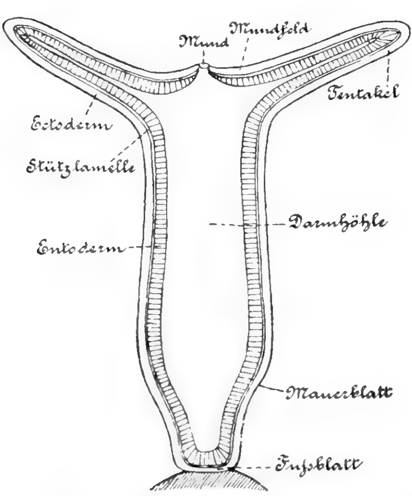
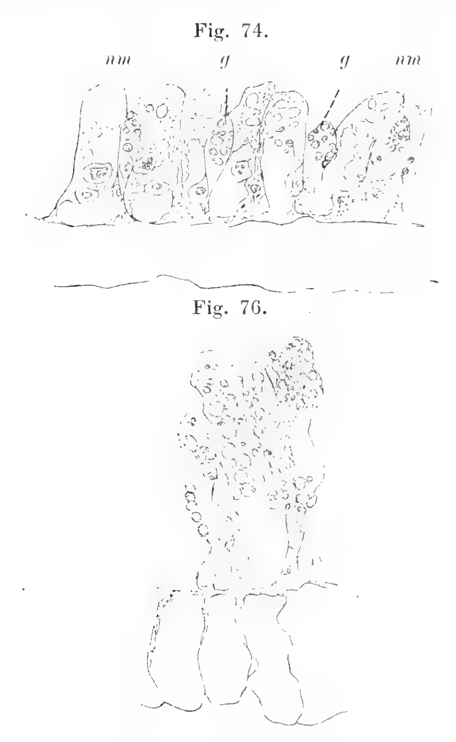


Fig. 73. Schematischer Längsschnitt durch einen Hydroidpolypen.

Nesselzellen größerer Cnidarier (Quallen) stark reizend und verursachen, wie allbekannt, einen brennenden Schmerz. Bau und Funktion dieser eigenartigen Organe wird an anderer Stelle dieses Werkes näher erörtert werden.

Abgesehen von den Nesselzellen, besteht das Ektoderm von *Hydra* aus zylindrischen oder mehr platten, plasmareichen, vakuolären Zellen, welche auf den Tentakeln am niedrigsten sind. Das basale Zellende ist durch Ausbildung einer Muskelfaser besonders charakterisiert, die in der Längsrichtung des Tieres auf der Stützlamelle verläuft.

Viel mannigfaltigeren Gestaltungen begegnen wir im Entoderm. Die Epithelbekleidung besteht aus mindestens zwei morphologischen und funktionell verschiedenen Zellarten, von denen die eine sekretorischen Charakter trägt (Drüsenzellen), während die andere vorwiegend der Verdauung und Resorption dienen dürfte („Nährmuskelzellen" nach C. Schneider, 65, 66). Die letzteren, welche durch ihre Größe auffallen, waren schon den älteren Autoren bekannt, während die viel schmäleren Drüsenzellen von Nussbaum (59) und Jickeli (31) beschrieben und als solche gedeutet wurden (Fig. 74). Die Nährmuskelzellen sind hohe zylindrische Zellen mit meist leicht verdicktem, distalem Abschnitt, der mit konvexer Wölbung endet und zwei lange Geißelhaare trägt (Fig. 75). Das Plasma



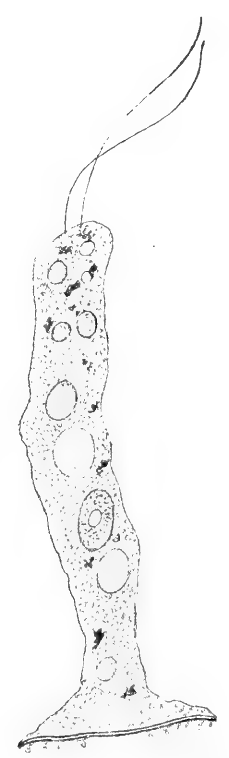


Fig. 74. *Hydra.* Entodermzellen in einem frühen Verdauungsstadium. *nm* Nährmuskelzellen, *g* Drüsenzellen (nach Greenwood).

Fig. 76. *Hydra.* Nährmuskelzellen des Entoderms mit Einschlüssen (Proteïnkörner) in einem weiter vorgerückten Stadium der Verdauung (nach Greenwood).

Fig. 75. *Hydra fusca.* Entodermzelle (nach K. C. Schneider).

ist, namentlich bei Nahrungsmangel, stark vakuolisiert, ja es besteht meist nur aus einer dünnen Rinde, die eine lange, große Vakuole umschließt.

Seltener kommt es, wie so oft in Pflanzenzellen, zur Bildung von Plasmabrücken, welche die Hauptvakuole teilen. Bei Untersuchung während des Lebens bemerkt man bisweilen ganz deutliche amöboïde Bewegungen am Vorderende dieser Zellen, wobei stumpfe, hyaline Pseudopodien gebildet werden. Basal bildet jede Zelle eine zarte, kurze Muskelfaser aus, die im Gegensatz zu den entsprechenden Elementen des Ektoderms in der Querrichtung des Tieres verläuft, so daß in der Gesamtheit eine innere Ringmuskellage zustande kommt.

Von besonderem Interesse sind gewisse geformte Einschlüsse der in Rede stehenden Zellen, welche diese oft in großer Menge erfüllen und anscheinend als gespeichertes Assimilationsmaterial zu deuten sind (Fig. 76). Schon Jeffrey Parker (62) fand die Entodermzellen bei *Hydra* in voller Verdauung „completely crammed with transparent sphaerous". Im frischen Zustande erscheinen diese Gebilde als rundliche, stark lichtbrechende und anscheinend homogene Körner von sehr verschiedener oft beträchtlicher Größe, die sich fixiert leicht mit Boraxkarmin, Pikrokarmin und Hämatoxylin färben. Osmiumsäure bringt sie zu leichtem Aufquellen und färbt sie gelbbräunlich. In 10-proz. NaCl lösen sie sich teilweise auf, auch von Säuren wird eine stark lichtbrechende Außenschicht gelöst. Greenwood hält die Eiweißnatur dieser Körner für unzweifelhaft und vergleicht sie direkt mit den Proteïnkörnern (Aleuronkörnern) gewisser Pflanzensamen. Daß es sich nicht einfach um aufgenommene Partikel der Nahrungskörper handelt, sondern um Produkte einer spezifischen Zelltätigkeit, durch welche resorbiertes Nahrungseiweiß als Reservematerial gespeichert wird, läßt sich schon auf Grund des histologischen Verhaltens jener Körner kaum bezweifeln. Zudem finden sie sich, wie Greenwood bemerkt, nicht nur in den mit der verschluckten und in Verdauung begriffenen Beute direkt in Berührung stehenden Entodermzellen, sondern auch in jenen der Tentakel und Fußplatte, deren Hohlraum Greenwood während der Verdauung immer nur mit einer fein granulierten Masse erfüllt fand, in der etwas jenen Körnern ähnliches, wie überhaupt größere feste Partikel nicht zu bemerken waren. Außer diesen „Proteïnkörnern" finden sich in den großen vakuolisierten Entodermzellen auch noch kleine, bräunliche Exkretkörner von kristallinischer Form, oft zu Ballen zusammengedrängt (C. Schneider, 65 u. 66). Miß Greenwood gibt an, daß in den ersten Stadien der Verdauung (bezw. Resorption) innerhalb der protoplasmatischen, dem Magenraum zugewendeten Kuppe der „Nährzellen" vielfach kleinere Vakuolen (Nahrungsvakuolen?) auftreten, deren Inhalt sie mit der Entstehung der Proteïnkörner in Beziehung bringt, die sich in dem Maße, als die Vakuolen später schwinden, an gleicher Stelle anhäufen, um dann allmählich nach der Zellbasis hinzurücken.

Was nun die zweite Art von Entodermzellen betrifft, die meist als Drüsenzellen aufgefaßt werden, so handelt es sich hier um viel kleinere Elemente von kurz zylindrischer oder fast kegelförmiger Gestalt mit basal gelegenem Kern. Wie bei den Nährzellen, finden sich an der Endfläche 2—3 Geißelhaare. Im Innern enthalten sie rundliche Einschlüsse (Granula), welche sich oft in so großer Menge finden, daß der Zellkörper fast kugelig angeschwollen erscheint. Oft liegen diese „Sekretkörner" in kleinen Vakuolen eingeschlossen. Sie färben sich schwach mit Säurefuchsin, intensiv mit Orange und Eisenhämatoxylin. In verdünnter KOH-Lauge quellen sie und werden von 10-proz. NaCl-Lösung gelöst.

Infolge des reichen Gehaltes an Körnchen treten die „Drüsenzellen" immer dann am deutlichsten hervor, wenn die Hydren einige Tage gehungert haben. Im Verlaufe der Verdauung nehmen die Granula an Zahl mehr und mehr ab und schließlich schwinden sie völlig, so daß nun die stark verkleinerten und geschrumpften Zellkörper zwischen den großen, mit Proteïnkörnern gefüllten Nährzellen kaum zu erkennen sind (Fig. 76).

Als zweites Beispiel aus der Gruppe der Hydroïdpolypen wähle ich die

stockbildende *Cordilophora lacustris*, weil dieselbe histologisch mit am genauesten bekannt ist und zugleich die weitgehendste Uebereinstimmung des feineren Baues mit *Hydra* erkennen läßt.

Cordilophora bildet reich verzweigte Stöcke, die eine Höhe von 3—4 cm erreichen. An den freien Enden der einzelnen Zweige sitzen die gelblich-weißen Hydranthen, die im allgemeinen spindelförmig vorn mit einem walzenförmigen, rüsselartigen Fortsatz ausgestattet sind, an dessen Spitze die Mundöffnung liegt (Fig. 78). Der Hydranthenkörper ist zwischen 0,8—2 mm lang, sein Dickendurchmesser ist natürlich abhängig von dem jeweiligen Kontraktionsgrad und der Füllung mit Nahrungskörpern. Dicht unterhalb des Rüssels bis etwa zur Mitte des Hydranthenkörpers herab entspringen unregelmäßig zerstreut stehende, drehrunde Tentakel; sie sind äußerst beweglich und mit massenhaften Nesselzellen ausgerüstet. Ihre Zahl schwankt zwischen 10 und mehr als 20.

Von besonderem Interesse ist nun wieder wegen seiner unmittelbaren Beziehungen zur Verdauung und Resorption das Entoderm. Nach F. E. Schulze stellt dasselbe ein einschichtiges, vollsaftiges Zylinderepithel dar, dessen Zellen alle eine lange Geißel tragen und die in dem bauchig erweiterten Magenteil der Hydranthen fast ganz mit wasserheller Flüssigkeit erfüllt sind. Das Protoplasma beschränkt sich wesentlich (wie bei *Hydra*) auf eine plattenförmige Anhäufung am freien Endteil der Zelle, eine geringe Menge hüllt den stets seitlich und über der Mitte gelegenen Kern ein. Endlich sei noch die ganze Wand der Zelle von einer dünnen Plasmaschicht überzogen, von welcher zarte Fäden ausgehen und die Zellflüssigkeit durchsetzen. In der plattenförmigen Anhäufung am freien Zellende unterscheidet Schulze noch zweierlei Elemente, größere, unregelmäßig eckige „Krümel", die er als Pigmentbildungen ansieht, und glatte, rundliche, ziemlich stark lichtbrechende „Körner", welche er, da sie am reichlichsten im Spätherbst oder zu Anfang des Winters vorkommen, für gespeichertes Nährmaterial hält. Im Bereich des unteren Hydranthendrittels sind nach Schulze die Entodermzellen niedriger, ihr Vorderteil erscheint infolge des reichlichen Gehaltes an den erwähnten „Körnern" trübe, während der basale Abschnitt davon frei und deshalb heller erscheint.

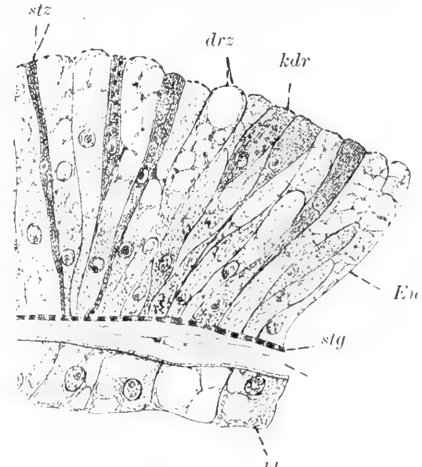


Fig. 77. *Cordilophora lacustris*. Teil eines Längsschnittes durch einen Polypen (Hydranthen). *ekt* Ektoderm, *stg* Stützgallerte, *En* Entoderm, *drz* „Drüsenzellen", *kdr* „Körnerdrüsenzellen", *stz* „Stützzellen" (nach Pauly).

Ganz unverkennbar entspricht diese Beschreibung dem Verhalten der großen vakuolisierten „Nährzellen" im Entoderm von *Hydra*. Auch Pauly (63) schildert neuerdings den Bau der Entodermelemente in der Basalregion der Hydranthen ganz übereinstimmend (Fig. 77), doch hält er dieselben „für Drüsenzellen" (Becherzellen), deren Vakuolen ein „Verdauungssekret" enthalten sollen. Neben diesen findet sich nach Pauly noch eine zweite Art von Drüsenzellen, die er als „körnige Drüsenzellen" bezeichnet. „Sie finden sich über das ganze Entoderm des Hydranthen verstreut, sind nur ganz sporadisch in der Rüsselregion vorhanden, erreichen ihre größte Verbreitung innerhalb der Tentakelregion und nehmen nach dem Grunde des Hydranthen wieder an Menge ab. Ganz vereinzelt finden sie sich noch

im Anfangsteil des Stieles. Sie stellen keulenförmige Gebilde dar, an denen man einen wenig verbreiterten Fuß, einen schmalen Stiel und den runden Endkolben unterscheiden kann. Das Protoplasma enthält in einer feinkörnigen Grundmasse entweder zahlreiche kleinere oder wenige sehr große, dunkle Kügelchen, welche bisweilen von einem helleren Hof umgeben sind." Man erkennt in diesen Gebilden unschwer die „Drüsenzellen" von *Hydra* wieder. Im Gegensatze zu Schulze findet Pauly jede Entodermzelle mit zahlreichen Cilien ausgestattet, deren Spiel am lebenden Objekte leicht zu beobachten und für die Verteilung der Verdauungsprodukte im ganzen Stocke sicher von großer Bedeutung ist. Wie das Ektoderm die Längsmuskulatur liefert, so scheiden die Zellen des Entoderms an ihrer Basis Ringmuskelfibrillen ab, welche sich, wie auch die Längsmuskeln, namentlich am Grunde des Rüssels reichlich entwickelt finden, wo jede Zelle 5—7 derartige Fibrillen liefert. Weiter nach unten wird die Muskulatur immer spärlicher, was offenbar mit der Aufnahme der Nahrungskörper in Zusammenhang steht.

b) Nahrungsaufnahme der Hydroïdpolypen.

Was nun die Nahrung betrifft, so gehören die Hydren, wie überhaupt die Hydroïdpolypen, zu den gefräßigsten Tieren, die wir kennen. Kleine Krebse (Endomostraken) und Würmer, welche in den von *Hydra* bewohnten stehenden oder langsam fließenden Gewässern vorkommen, namentlich auch Daphnien, bilden die Hauptmasse der Nahrung. Doch fallen ihnen unter Umständen auch viel größere Organismen zur Beute. Trembley (69) sah sie *Nais (proboscidea), Cypris, Cyclops, Tubifex*, Larven verschiedener Wassertiere und selbst Fischchen in ihren äußerst dehnbaren „Magen" einschlucken. Diese letztere Beobachtung ist auch von Beardsley und Schuberg bestätigt worden. In einem reich mit *Lemna* besetzten Teich wurden Forellen von 3—4 cm Länge derart geschädigt, daß zahlreiche Fischchen zugrunde gingen. Die untersuchten Forellen zeigten nach Schuberg Defekte der Epidermis und ließen besonders an den Flossen zahlreiche ausgeschnellte Nesselkapseln erkennen. Auch *Cordilophora* verzehrt unter Umständen Tiere, deren Dimensionen die der zarten Polypen (Hydranthen) um ein vielfaches übertreffen (Fig. 78). In den beistehenden Figuren sind zwei Hydranthen (nach Pauly) wiedergegeben, deren einer eine Mückenlarve bereits im Innern seines Gastralraumes beherbergt, während der andere eine solche erst teilweise

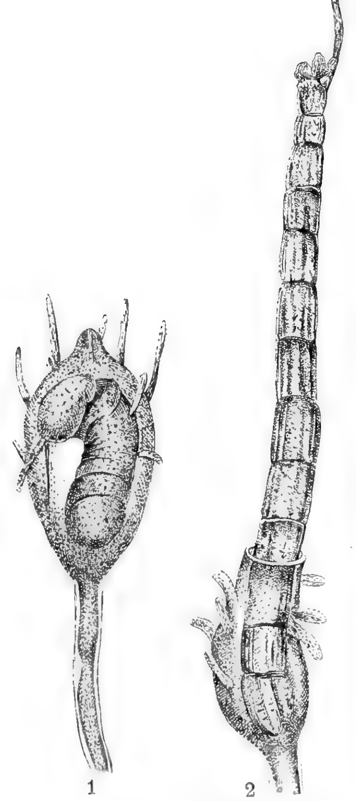


Fig. 78. *Cordilophora lacustris.* 1 Ein Polyp (Hydrant) mit einer Mückenlarve im Gastralraum, 2 ein Polyp eine Mückenlarve fressend (nach Pauly).

verschluckt hat. Das frei herausragende Ende des erbeuteten Tieres fällt durch seine eigentümliche Starrheit auf, die wohl auf den lähmenden Einfluß des Sekretes der Nesselkapseln zurückzuführen sein dürfte. Die Hydranthen zeichnen sich neben einer beträchtlichen bauchigen Erweiterung durch eine erhebliche Verkürzung der Tentakel aus, eine Erscheinung, die sich bei allen während der Nahrungsaufnahme und Verdauung beobachteten Exemplaren bemerkbar machte. „Es ist erstaunlich, wie große und verhältnismäßig widerstandsfähige, durch Chitinskelette geschützte Tiere die Polypen zu bewältigen vermögen, jedenfalls leisten dabei die muskulösen, mit zahlreichen Nesselkapseln ausgerüsteten Tentakel in Verbindung mit der ebenfalls muskelreichen, dehnbaren Leibeswand die wesentlichsten Dienste. Berücksichtigt man die Gefräßigkeit der Polypen und ihr stellenweise massenhaftes Auftreten, so wird man zugeben müssen, daß unter Umständen *Cordilophora* eine nicht zu unterschätzende Nahrungskonkurrentin der Fische ist." (PAULY, 63.) Auch verschiedene meerbewohnende Hydroïdpolypen scheinen unter Umständen Tiere von beträchtlicher Größe zu verschlingen, wenigsten hat LOVÈN (46) in solchen große Copepoden gefunden. Bei *Hydra* hängt in auffälliger Weise die Größe von der Größe der Nahrungstiere ab. Exemplare, welche sich von Daphnien ernähren, sind oft 5mal so groß, wie diejenigen, die *Noteus* (Rädertier) fressen. In der Mitte stehen diejenigen, die sich von *Cypris* nähren. Wenn man eine *Hydra*, die ausschließlich mit *Cypris* gefüttert wurde, allmählich an größere Nahrungstiere (Daphnien) gewöhnt, so wächst sie bis zu einer gewissen Größe heran, die sie konstant innehält, solange kein Nahrungswechsel stattfindet. (J. HADŽI, 24.)

Allen diesen Angaben gegenüber erscheint es sonderbar, wenn PÜTTER (vgl. 142—144, p. 423) sich zur Stütze seiner Annahme von der Bedeutung im Meerwasser gelöster organischer Stoffe für die Ernährung von Seetieren u. a. auch auf eine Bemerkung von E. RAUSCHENPLAT (63a) beruft, wonach diesem Beobachter bei Hydroïdpolypen der Nachweis von fester Nahrung im Verdauungsraume nicht gelungen ist: [„Von *Cordilophora lacustris* und *Gonothyraea lovenii* habe ich eine ganze Reihe untersucht, aber nur im Innern eines Exemplars der ersteren Art zwei kleine Eizellen bemerkt"] „eine spärliche Ausbeute", bemerkt PÜTTER, „wenn man an den intensiven O-Bedarf denkt, welchen diese kleinen Formen wahrscheinlich haben werden".

Eine sehr anschauliche Schilderung der Nahrungsaufnahme bei *Hydra* (*viridis*) gibt MARSHALL (48): „Die zwischen den Tentakeln gelegene Mundregion ist in der Ruhe sanft gewölbt und zeigt keine Spur einer Mundöffnung. Wenn man aber zu hungrigen Exemplaren, die man in einem Uhrglas hat, einige kleine Daphnien hinzufügt, so sieht man, wie sofort ein eigenartiges Leben in die Hydren kommt, sie merken die Anwesenheit ihrer Leibspeise augenblicklich, der Körper wird so weit wie möglich gestreckt, die Tentakel beginnen ihr unruhiges Spiel, die Mundregion verlängert sich beträchtlich zu einem Kegel, der mindestens 3mal so hoch ist, wie die Wölbung vorher gewesen ist, es öffnet sich ein zentraler runder Mund. Bald hat nun ein oder der andere Tentakel eine Daphnie erfaßt, die sofort nach der Berührung paralysiert erscheint; mit der äußersten Spitze vielleicht hat ein Arm das Schlachtopfer umrankt, ein anderer nimmt es ihm ab, indem er den Bissen mit seinem Mittelteil umschlingt und

zum Munde führt, der sich seinerseits zur Aufnahme bereit macht; der Oralkegel ist möglichst gestreckt, die Mundöffnung erweitert sich, indem ihre Ränder sich umkrempeln wie die Ränder eines Pferdeafters beim Kotlassen.“ (Marshall.) Ischikawa (31b) beobachtete gelegentlich eine vollständige Umstülpung des Vorderendes einer *Hydra*. „Wenn eine Daphnie am vorderen oder hinteren Ende gefaßt wurde, dann wurde sie gleich verschluckt, wenn aber eine kleine *Hydra* eine große Daphnie an der Seite faßte, dehnte sie ihren Mund so weit aus als nur möglich, gelang es ihr dann nicht, das Tier in die Leibeshöhle hereinzuziehen, so erfolgte ein Zurückklappen des Mundrandes und eine teilweise Umstülpung des Tieres. Dieser Vorgang geht sehr rasch vor sich und scheint rein mechanisch hervorgerufen durch die Elastizität der Stützlamelle und vielleicht auch durch Kontraktion der Ringmuskeln um den Mund.“ Ueberhaupt ist die Schnelligkeit, mit der das Verschlucken geschieht, sehr bemerkenswert. Nach Mannoir (47) legen sich, „sobald das Beutestück dem Munde nahe genug gebracht ist, im Nu dessen Ränder an dasselbe und mit einem Ruck ist es auch schon in der Leibeshöhle verschwunden; der Mundkegel zieht sich zurück, seine Oeffnung schließt sich, das Tier kontrahiert sich etwas, schlaff hängen die Tentakel herab und in süßer Ruhe beginnt das beschauliche Geschäft der Verdauung. War der verschluckte Bissen ansehnlich, so tritt auch bei *H. viridis* die deutliche Differenzierung des Leibeshohlraumes in einen vorderen verdauenden und in einen hinteren Stiel-(Fuß-) Abschnitt zutage“; in diesen letzteren sah Marshall nie Nahrungsmittel eindringen. Dasselbe konstatierte auch Greenwood (Fig. 79). Handelt es sich um große Beutetiere, welche nicht auf einmal verschluckt werden können, wie in den oben erwähnten und abgebildeten Fällen bei *Cordilophora*, so dürfte die Bewältigung in der Weise erfolgen, daß der noch heraussteckende Teil, nachdem der bereits im Gastralraum befindliche verdaut ist, mit Hilfe des Muskelapparates nach und nach in den Rüssel hineingezogen wird, um nun seinerseits der Verdauung anheimzufallen.

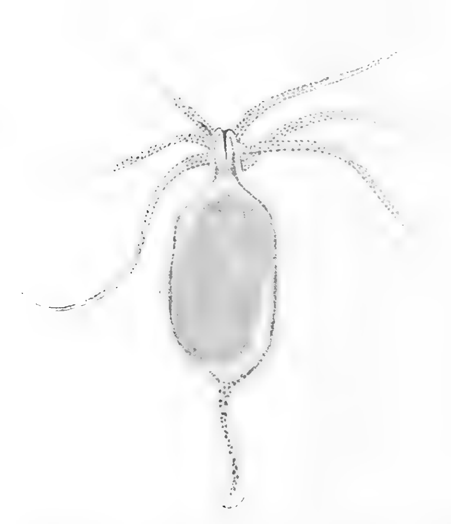


Fig. 79. *Hydra fusca* mit einem im „Magen“ eingeschlossenen Nahrungskörper (nach Greenwood).

c) Die Vorgänge bei der Verdauung.

Die Tatsache, daß so große und zum Teil von harten Chitinskeletten umhüllte Tiere von den zarten, weichen Hydroïdpolypen

gefangen und verzehrt werden, scheint auf den ersten Blick sehr dafür zu sprechen, daß die Verdauung zunächst extracellular in der Gastralhöhle unter Vermittelung eines ausgeschiedenen Sekretes erfolgt und zum vorläufigen Zerfall der widerstandsfähigen Nahrungskörper führt. So spricht auch JICKELI (31) von „teilweise im Nahrungsbrei aufgelösten Krustern“, welche er im Gastralraum von *Tubularia* fand.

Demungeachtet ist für das Vorhandensein einer derartigen sekretiven Verdauung im vorliegenden Falle bisher kein sicherer Beweis erbracht worden, wohl aber ist bekannt, daß die Entodermzellen feste Nährpartikel aufnehmen und intracellular zu verdauen vermögen, worauf ja schon der ausgeprägt amöboïde Charakter der großen den Gastralraum begrenzenden Zellen hinweist.

Schon ALEXANDER ECKER (10), der noch die zellige Struktur von *Hydra* in Abrede stellte, berichtet, daß beim Zerreißen oder Zerquetschen eines Polypen sich Stücke loslösen, welche in den meisten Fällen eine rundliche Form haben „und in einer meist homogenen, klaren, seltener etwas körnigen Grundmasse ein oder mehrere helle Bläschen oder bläschenförmige Räume (Vakuolen) und nebstdem eine Anzahl grüner Körner (Zoochlorellen) enthalten.“ (Fig. 80.) Die „zellenähnlichen“ Körper „kontrahieren sich nun sehr lebhaft und diese Bewegungen, die oft stundenlang fortdauern, erinnern auf das lebhafteste an die Bewegungen einer Amöbe. Bisweilen sind dieselben ziemlich regelmäßig abwechselnd peristaltisch und antiperistaltisch; während das eine Ende des zellenähnlichen Körpers sich zusammenzieht und die darin eingebetteten grünen Körner samt den bläschenförmigen Räumen austreibt, wird das andere Ende erschlafft und durch Aufnahme der genannten Bestandteile ausgedehnt. Ein andermal sind die Bewegungen weniger regelmäßig, indem bald hier bald dort ein Fortsatz hervorgetrieben wird. Diese Fortsätze (Pseudopodien) sind anfangs meist ganz wasserklar wie bei einer Amöbe, und erst nach und nach werden grüne Körner in dieselben hineingetrieben.“ Daß ECKER hier nichts anderes vor sich hatte als abgelöste Entodermzellen resp. Teile von solchen, geht aus der Schilderung und aus den Abbildungen ohne weiteres hervor. Auch KLEINENBERG (33) hat einige Angaben über das Verhalten isolierter Entodermzellen gemacht. Er führt die Formänderungen, welche dieselben unter dem Mikroskope zeigen, auf zwei verschiedene Vorgänge zurück: „Einmal entstehen solide Plasmafortsätze, die in ihrer Beschaffenheit und in der Art ihrer Bildung genau mit den Pseudopodien der Amöben übereinstimmen. Sie kommen bei *Hydra* nicht besonders häufig vor und sind meist kurz und dick, während nach GREEF bei *Protohydra* diese Bildungen prävalieren und lang und dünn sind. Andererseits werden hyaline Blasen bruchsackartig vorgetrieben. Sie entstehen durch Translokation der Vakuolen, die, nur von einer dünnen Plasmaschicht überzogen, über die Oberfläche hinausgeschoben werden.“

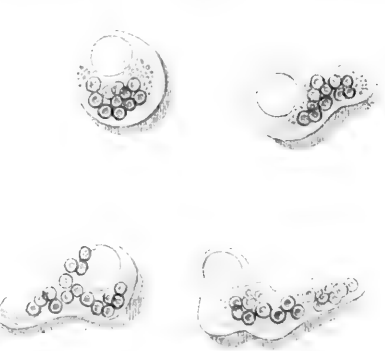


Fig. 80. *Hydra*. Kontraktile „zellenähnliche Körper“ (Entodermzellen, nach A. ECKER).

Später hat J. PARKER (62) die große Lebhaftigkeit und Ausgiebigkeit der amöboïden Bewegung der Entodermzellen von *Hydra* betont. An Schnitten von in geeigneter Weise gehärteten Hydren erfüllten die stumpfen Pseudopodien der Entodermzellen völlig den Hohlraum

der Leibeshöhle. Daß übrigens auch die Zellen des Ektoderms namentlich der Fußregion amöboïder Bewegung fähig sind, ergibt sich aus Beobachtungen von Hamann (26) und ebenso zeigte Zykoff (74), daß die Ektodermzellen der Tentakeln Pseudopodien aussenden, wenn sich der Polyp mittels seiner Fangfäden fortbewegt. An den Ektodermzellen am Fuß der *Scyphistoma* von *Aurelia aurita* hat neuerdings auch O. Friedemann (15) die Aussendung kurzer Pseudopodien beobachtet.

In Uebereinstimmung mit Greenwood findet auch Parker das Protoplasma der Entodermzellen (Nährzellen) von *Hydra* während voller Verdauung namentlich in dem der Gastralhöhle zugewendeten Abschnitt oft ganz erfüllt mit homogenen, durchsichtigen, rundlichen Körpern („transparent sphaeroïds“), die er wie andere dunklere und unregelmäßig geformte Einschlüsse von sehr verschiedener Größe, für Teile aufgenommener Nahrungskörper hält. Daß nun tatsächlich geformte Bestandteile der Nahrung von den amöboïd beweglichen Entodermzellen aufgenommen werden können, bezeugt am sichersten der Befund einer Diatomee im Plasma einer solchen Zelle von *Hydra*. Nach Jickeli (31) erscheinen die hohen Entodermzellen des Gastralraumes bei *Eudendrium ramosum* „je nach dem Ernährungszustande des Polypen von deu verschiedensten Inhaltskörpern erfüllt. Die Masse derselben kann eine so große werden, daß der Kern der Zellen nur bei sehr genauer Betrachtung aufzufinden ist.“ Leider fügt Jickeli keine nähere Beschreibung dieser „Inhaltskörper“ hinzu. Doch dürfte es sich wohl der Hauptsache nach um feste Nahrungsbestandteile handeln, denn „hat sich der Polyp weniger angefressen, so begegnet man statt der Masse der Inhaltskörper in seinen Entodermzellen nur einem protoplasmatischen Wandbelag.“

Gewisse Stoffe werden aber auch nicht aufgenommen. J. Hadži (24) injizierte in den Gastralraum einer *Hydra* mittels einer Kapillarröhre rote Blutkörperchen einer Kröte. Nach kurzer Zeit schon fanden sich dieselben frei in der Flüssigkeit des Gastralraumes stark angegriffen, farblos mit undeutlichen Konturen, aber deutlichen Kernen. Von den Entodermzellen war kein einziges aufgenommen worden. Eine besondere Abneigung scheint *Hydra* gegen Stärke an den Tag zu legen und es ist dies mit Rücksicht auf später zu besprechende Fragen von Wichtigkeit. Wurden einer hungernden *Hydra* Stärkekörner injiziert, so werden die meisten sehr bald ausgeworfen, die wenigen, die im Gastralraum verbleiben, werden weder von Zellen aufgenommen, noch überhaupt irgendwie verändert. Auch durch Kochen isolierte Kartoffelzellen wurden nicht verdaut. In einem einzigen Falle sah Hadži eine solche Zelle von einer gefräßigen *Hydra* aufgenommen werden, sie wurde aber sehr rasch wieder ausgestoßen.

Wenn es nun auch wohl als sicher gelten kann, daß die Entodermzellen von *Hydra* aufgenommene Nahrungsmittel intracellular zu verdauen vermögen, so erscheint doch, wie ich glaube, die Annahme einer vorbereitenden extracellularen Verdauung wenigstens in allen den Fällen unvermeidlich, wo es sich um relativ große Nahrungskörper handelt. Auch Parker (62) hat auf diesen Umstand bereits hingewiesen.

Es läßt sich schwer vorstellen, wie durch amöboïd bewegliche, im übrigen aber festsitzende Zellen eine so weitgehende Zerstörung großer und gut geschützter Beutetiere (wie Krebschen u. a.) sollte

bewirkt werden können, wenn man nicht die Mithilfe abgesonderter Verdauungssäfte in Anspruch nimmt. Man hat darauf hingewiesen, daß die amöboïden Endothelzellen während der Verdauung mehr oder weniger miteinander zu einem Syncytium oder Plasmodium verschmelzen, welches den zu verdauenden Körper vollständig einhüllt und umfließt, worauf die Verflüssigung der verdaulichen Teile in ganz ähnlicher Weise sich vollzieht, wie im Innern irgendeines einzelligen Tieres, einer Amöbe oder eines Infusoriums. Es liegt aber auf der Hand, daß man in solchem Falle doch nur in sehr beschränktem Sinne von „intracellularer (intraplasmatischer) Verdauung" sprechen könnte, da es sich ja zunächst nicht eigentlich um eine Aufnahme ins Innere von einzelnen Zellen handelt, was ja immer nur bei entsprechender Kleinheit der Nahrungskörper möglich ist, sondern vielmehr um eine Umfließung durch ein plasmodiumartiges Zellaggregat.

Die geringen Differenzen, welche, abgesehen von den Nesselzellen zwischen Ektoderm und Entoderm in bezug auf den Bau der Zellen bestehen, lassen an die Möglichkeit einer Ernährung (wenigstens der einfachsten Formen von Hydroïdpolypen) auch durch das Ektoderm denken. Ohne Kenntnis des feineren histologischen Aufbaues hat schon vor langer Zeit Trembley (69) durch seine berühmt gewordenen Versuche diesen Gedanken experimentell zu prüfen unternommen, indem er sich bemühte, Hydren umzudrehen, und die äußere Oberfläche einzustülpen, was ihm schließlich auch gelang. Er fand, daß ein derart umgestülptes Tier in seinem neuen Zustande fortleben kann, indem die ursprüngliche Außenseite nunmehr Innenseite ist und umgekehrt. Durch eine schräg durchgestoßene Schweinsborste hielt er die Tiere in der neuen Lage. Daß der Körper wirklich umgedreht war, kontrollierte er unter anderem dadurch, daß etwaige früher außen aufsitzende Knospen nun in der Leibeshöhle saßen und dann, wenn der Reife nahe, ihre Entwickelung und Ablösung hier vollendeten. Bereits nach 2 Tagen fraßen solche umgewendete Hydren wieder Würmer (Mückenlarven) und eine blieb 2 Jahre lebend. Viele Forscher wiederholten später diese merkwürdigen Experimente, aber sie kamen alle zu dem Resultate, daß ein umgestülptes Tier, wenn es nicht wieder in seine ursprüngliche Lage zurückkehren kann, zugrunde geht. Nur Nussbaum (60, 61) will beobachtet haben, daß eine so behandelte *Hydra* weiterleben kann, ohne sich wie ein umgestülpter Handschuhfinger wieder umzukrempeln; aber freilich sollte statt dessen eine Art heimlicher Zurückkrempelung eintreten, indem die künstlich ins Innere des Tieres versetzten Ektodermzellen durch die Einstülpungsöffnung und die beiden Stichwunden, die von dem durchgezogenen Silberdraht herrührten, herauskriechen und sich außerhalb des Entoderms wieder zu einem neuen Ektoderm zusammenlagern sollten. Nussbaum bestätigte also nur den allgemeinen Erfolg des Trembleyschen Versuches, nicht aber den Schluß, den man aus ihm gezogen hatte, daß nämlich das Ektoderm zum Entoderm werden könne, und umgekehrt. Man wird zugeben müssen, daß die Vorstellung, es könnten Ektodermzellen speziell bei der Verdauung die Funktion der Entodermzellen übernehmen, von vornherein äußerst unwahrscheinlich ist, zumal die Differenzen der Struktur und Zusammensetzung beider Epithelschichten

immerhin erheblich sind. Ischikawa (30a), welcher 1890 die Versuche von Nussbaum nachmachte, kam denn auch zu einem ganz anderen Ergebnis, indem er fand, daß umgestülpte Hydren sich regelmäßig wieder umkehren und stets zugrunde gehen, wenn diese Umkehrung nicht möglich ist. Eine durchgesteckte Borste liefert durchaus keine Garantie gegen das Zurückstülpen in die ursprüngliche Lage, die oft schon in so kurzer Zeit erfolgt, daß man sie leicht übersehen kann, wenn man nicht kontinuierlich beobachtet.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, und könnte wohl zugunsten der Anschauungen Trembleys geltend gemacht werden, daß, wie Metschnikoff (53) angibt, Ektodermzellen bei manchen Hydroïdpolypen nicht nur Pseudopodien bilden, sondern mittels derselben auch feste Partikel aufzunehmen imstande sind. Er beobachtete dies bei den sogenannten Nematocalyces von *Plumularia*. Setzt man dem Wasser, in welchem Plumularien (*setacea*), gehalten werden etwas Karminpulver zu, „so sieht man nach Verlauf einiger Zeit, daß eine mehr oder weniger beträchtliche Anzahl Karminkörnchen in das Ektoderm der Nematocalyces eingedrungen ist". (Fig. 81.)

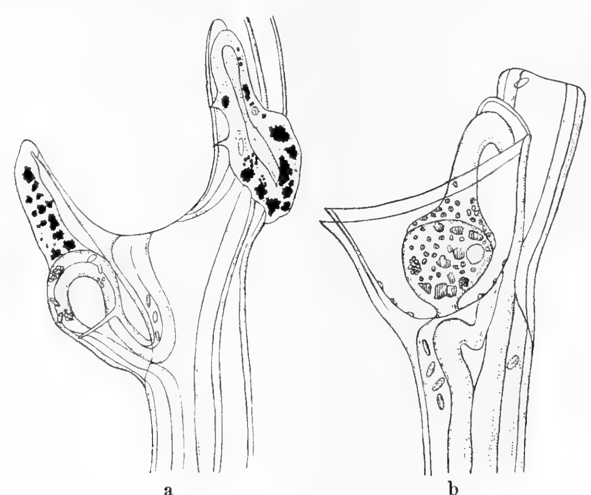


Fig. 81. Nematocalyces von *Plumularia* mit Karminkörnchen (schwarz) gefüttert. b Ein Nematocalyx von *Plumularia* (spez.) im Begriff, den Inhalt eines abgestorbenen Polypenköpfchens aufzufressen (nach Metschnikoff).

Es zeigte sich, „daß die genannten Organe mit ihrem frei hervorragenden Ende sehr verschiedenartige, pseudopodienähnliche Bewegungen ausführen: dasselbe zieht sich entweder zum Kelche, resp. zu dem in ihm enthaltenen Polypen, zum großen Teil aber breitet es sich plattenförmig auf dem Stiele aus, wobei es den letzteren gewöhnlich mehr oder weniger umgibt. Die Ektodermzellen solcher beweglicher Enden lassen sich nicht voneinander unterscheiden und scheinen in eine gemeinschaftliche Plasmamasse sich zu verwandeln, welche einige wenige Pseudopodien aussendet. Die langsam kriechenden Bewegungen der Nematocalycesenden dienen wahrscheinlich zur Reinigung der benachbarten Polypenteile, worauf auch die Anwesenheit verschiedenartiger Körnchen in ihrem Ektoderm hindeutet. Entscheidendere Resultate erhält man bei Beobachtung solcher *Plumularia*-Stöcke, welche bereits einige Zeit in den Versuchsgläsern zugebracht haben. Dann sind in der Regel einzelne Hydranthen-Köpfchen abgestorben. Die Weichteile des Stammes, sowie die Nematocalyces bleiben am Leben und produzieren bei Eintritt günstigerer Bedingungen

auch neue Polypen. Die Nematocalyces dienen nun dazu, um das absterbende Köpfchen förmlich aufzufressen. Nachdem der Polyp sich zu einem tentakellosen rundlichen Klumpen umgewandelt hat, kriecht das bewegliche Ende des Nematocalyx in den Kelch herein, setzt sich an das obere Ende des Klumpens und nimmt in sein Ektoderm dessen Inhalt allmählich auf. (Fig. 81 b.) Daher kommt es, daß am 2. Tage der Gefangenschaft, wenn die Köpfchen zum großen Teil bereits verschwunden sind, die meisten Nematocalyces in ihrem Ektoderm eine große Menge verschiedener Körner enthalten. Die weitere Beobachtung solcher vollgefressener Nematocalyces lehrte, daß der aufgenommene Inhalt in ihnen liegen bleibt und nicht etwa dem Entoderm übergeben wird. Auch ließ sich während einiger Tage kein Zeichen der Auflösung (Verdauung) bemerken. Gleichwohl dürfte schließlich eine solche stattfinden und dabei neues Material zum Aufbau neuer Polypenköpfchen geliefert werden“ (METSCHNIKOFF). METSCHNIKOFF faßt demnach die Nematocalyces als Organe auf, „welchen vorzugsweise eine sozusagen prophylaktische Rolle zugeschrieben werden muß: sie fressen nekrotische Teile auf und betasten auch die benachbarten Organe, wahrscheinlich, um die etwa vorhandenen schädlichen Stoffe in sich aufzunehmen und sie dadurch unwirksam zu machen“.

Die aus dem Ektoderm sich bildenden Eizellen von *Hydra* sowie von *Tubularia* liefern ein weiteres Beispiel fressender Ektodermzellen. METSCHNIKOFF (52) sah bei dem letztgenannten Hydroïdpolypen junge amöboïde Eierstockseier ihnen benachbarte Genitalzellen auffressen und auch verdauen, und nach KOROTNEFF (zit. nach METSCHNIKOFF) sollen bei überwinternden Hydren die jüngeren Ektodermzellen die ältere Generation auffressen.

B. Ernährung der Hydromedusen.

a) Anatomisches.

Bezüglich der Bauverhältnisse sei vorausgeschickt, daß die Form dieser Tiere die einer Schale oder Glocke ist „aus der, an der Mitte der Unterseite entspringend, ein verschieden langes Rohr herabhängt. Die Glocke ist der Schirm (umbrella), die gewölbte Oberseite die Exumbrella, die Unterseite die Subumbrella und das herabhängende Rohr das mit der Mundöffnung beginnende Mundrohr, welches in die Darmhöhle führt. Diese Darmhöhle besteht aus einem zentralen Teil, dem Hauptdarm (Magen) und davon ausgehenden, zur Peripherie ziehenden Kanälen, ursprünglich vier an der Zahl (Radialkanäle), welche durch einen in der Peripherie des Schirmes liegenden Ringkanal miteinander verbunden sind. (Fig. 82.) Daß trotz dieser Umformung die Meduse nur ein modifizierter Hydroïdpolyp ist, erkennt man aus einem Vergleich der beiden Schemata Fig. 73 und 82. Die wichtigste Veränderung ist die Ausbildung einer ansehnlichen Gallertschicht an Stelle der Stützlamelle des Polypenkörpers (KÜKENTHAL).

Das Lumen des ganzen Gastrovaskularsystems ist von einem flimmernden Epithel ausgekleidet. Die Cilien selbst sind lange feine Geißeln, die in wellenförmiger Bewegung schlagen. In den Radiär-

kanälen verläuft nach Böhm (1b) die Richtung der Bewegung stets vom Magen nach dem Zirkelkanal.

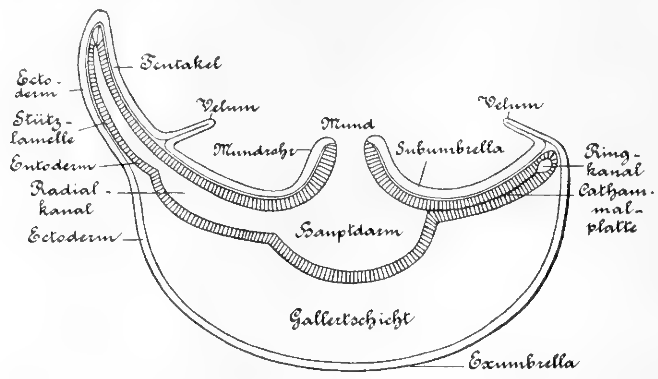


Fig. 82. Schematischer Längsschnitt durch eine Hydromeduse.

b) Nahrungsaufnahme.

Auch die Hydromedusen sind sehr gefräßig und nehmen unter Umständen sehr große Nahrungstiere auf. So berichtet Böhm, daß *Syncoryne (Sarsia) eximia* selbst auf dem Objektträger, ohne sich stören zu lassen, kleine in ihrer Glocke eingeschlossene Copepoden verschlingt, welche ihre Hauptnahrung zu bilden scheinen. (Fig. 83.) „Selbst große Sagitten überwältigt sie trotz ihres Sträubens. Eine Sarsia hatte den Magen ganz und gar mit Eiern, wahrscheinlich von Copepoden, angefüllt. Das Verschlingen der durch die Nesselkapseln getöteten Tiere geht mit erstaunlicher Schnelligkeit vor sich, gleichviel ob sie der Quere oder der Länge nach in die Mundöffnung kommen. Oft liegen schon ein oder zwei Krebse unverdaut in dem sich an ihre Form anschmiegenden Magen, während bereits ein neuer gefaßt und hineingewürgt wird“ (Böhm). Der Magen ist bei dieser Form außerordentlich beweglich und formveränderlich. Im leeren Zustande kann er sich so ausdehnen, daß er weit vorragt. Je mehr er sich ausstreckt, desto mehr verdünnt er sich und gleicht dann mit seinen schlängelnden, windenden und tastenden Bewegungen einem Wurm. „Aus der Wurmform kann er in die eines länglichen Sackes übergehen, dicht über dem Mund oder weiter oben sich ein oder mehrere Male einschnüren, sich zu einer flachen, an einem ganz dünnen Stiel hängenden Glocke ausdehnen, kurz alle möglichen Formänderungen durchmachen. Zu mächtigem Umfang dehnt er sich aus, wenn er mit Nah-



Fig. 83. *Syncorine (Sarsia) eximia.* Magenstiel mit einem eingeschlossenen kleinen Krebs (nach Böhm).

rung angefüllt ist, in welchem Zustande er schwer und unbeweglich herabhängt. Ebenso veränderlich ist der Mund. Er kann sich weit öffnen und wieder, namentlich im gefüllten Zustand des Magens, um die Nahrung festzuhalten, so zusammenziehen, daß man eine Oeffnung vergebens sucht." (Böhm.) Selbst die kleinen und zarten Leptomedusen nehmen unverhältnismäßig viele und massige Nahrung auf und lösen die verschlungenen Tiere innerhalb des Magens schnell bis auf die chitinigen Teile auf; gar nicht selten findet man im Magenstiel von Hydromedusen selbst kleine Fische, die hier ebenfalls rasch in eine schleimige Masse verwandelt (verdaut) werden. Mc Crady sah eine Liriope einen Fisch töten, welcher sie 3mal an Größe übertraf und Haeckel fand den Magen von *Glossocodon* zuweilen auf das Zehnfache durch Speisebrei ausgedehnt. Darin fanden sich oft Fischchen und pelagische Krebse.

Bei dem Einführen der Nahrung bedient sich *Lizzia octopunctata* (Sars.) nach Böhm ihrer Mundarme mit großem Geschick. Die durch das Nesselgift getöteten oder gelähmten Crustaceen werden zunächst zwischen die Aeste eines Armes, wie mit einer Zange gefaßt und dann durch Einkrümmen desselben vor die Mundöffnung gebracht. Nun greift die Meduse mit allen 4 Armen zu, um das Objekt in der zum Verschlingen bequemsten Lage festzuhalten und krümmt dann alle Arme nach innen und oben, auf diese Weise das erfaßte Tier in die Mundöffnung selbst befördernd.

Böhm scheint es für fast selbstverständlich zu halten, daß in allen den erwähnten Fällen die das Magenlumen begrenzenden Zellen eine sekretorische Funktion ausüben und man wird ihm in dieser Auffassung, meine ich, nur beipflichten können. Von einer ausschließlich „intracellularen" Verdauung kann, ganz abgesehen von der Größe uud Beschaffenheit der Nahrungskörper, hier schon deshalb nicht die Rede sein, weil als Produkt der Verdauung ein Speisebrei (Chymus, wohl auch als Chylus bezeichnet) gebildet wird, der als Inhalt der Gastrovascularkanäle an Stelle des Blutes die Ernährung der Gewebe vermittelt.

Bei Geryoniden sah Haeckel bei guter Ernährung in den Radialkanälen und im Ringgefäß zahlreiche kleinere und größere, meist stark lichtbrechende fettglänzende Körnchen und Bläschen als Verdauungsprodukte des Magens auftreten, und in den Kanälen, die weißlich gefärbt erschienen, durch die Flimmer (Geißel-)Bewegung umhergeführt werden. Es scheint, daß fast nur brauchbare (resorbierbare) Stoffe in die Gastrovascularkanäle übergeführt werden, während der ganze nicht verwendbare Rest durch den Mund wieder ausgestoßen wird. (Böhm.) „An gewissen Stellen des Gastrovascularsystems verweilt der Chylusbrei besonders lange und in besonders großer Menge. Dies ist der Fall im Magen selbst, wo die verschlungene Nahrung bis zu ihrer gänzlichen Auflösung verharrt und ganz besonders in den Tentakelbulbis." Hier „wirbeln die Chyluskörper, durch die Cilien von verschiedenen Seiten getroffen, oft lange Zeit umher, ohne vorwärts kommen zu können, und stauen sich zu kompakten Massen an, welche nicht selten das Lumen ganz und gar ausfüllen". (Böhm.)

Sehr oft zeigen die im Speisebrei schwimmenden zellenähnlichen Körperchen (Böhms „Chyluskörperchen") eine mehr oder weniger intensive Färbung (meist braungrün), die mit der Nahrung wechseln

kann und naturgemäß am stärksten an den Stellen auftritt, wo sich jene Körperchen in größerer Menge anhäufen. Bei *Syncoryne (Sarsia) eximia* fand Böhm den Magen und die Bulbi der Tentakeln statt, wie gewöhnlich braungrün, oft prachtvoll purpurrot gefärbt. In solchen Fällen war der Magen von großen, teils farblosen, teils orangeroten Fetttropfen erfüllt, welche unzweifelhaft von zersetzten (verdauten) Copepoden herstammten, welche von den Medusen massenweise verschlungen werden und von denen manche Species rotgefärbte Körperteile hatten oder auch ganz rot waren. Vielfach zeigen auch die Entodermzellen an den genannten Ansammlungsstellen des Chylus eine mehr oder weniger intensive mit der der Körperchen übereinstimmende Färbung, was Böhm auf eine „Imbibition" der ersteren mit dem betreffenden Pigmente beziehen will. Es wäre daran zu denken, ob die „Chyluskörperchen" nicht schließlich von Entodermzellen aufgenommen und intracellular weiterverarbeitet werden. Es könnte dies kaum überraschen, da Metschnikoff (53) bei mehreren Hydromedusen (*Eucope*, *Oceania*, *Tiara*) die Aufnahme von Karminkörnchen seitens der Entodermzellen tatsächlich beobachtet hat. Bei Oceaniden ist fast das gesamte Entoderm imstande, solche feste Partikel aufzunehmen. Bei *Eucope affinis* ließ sich das Eindringen von Karminkörnchen in die Entodermzellen des Magens, der Genitalien, der Verdickungen des Ringkanales und der Basalteile der Tentakel feststellen. Dagegen war bei Trachymedusen (*Liriope, Carmarina, Cunina*) etwas ähnliches niemals zu beobachten.

Von großem Interesse sind auch Beobachtungen von Ray Lankester (40) an *Limnocodium* einer kleinen, ganz durchsichtigen Hydromeduse des süßen Wassers.

Das Tier wurde zuerst im Londoner Botanischen Garten in einem Victoria regia-Bassin entdeckt und später (1905) an gleicher Stelle in München gefunden. Die Umbrella der Meduse ist hochgewölbt, dennoch ragt aber der langgestielte Magen noch unter ihr hervor. Das Entoderm des letzteren, des Ringkanales und der 4 Radialkanäle, besteht aus flachen Zellen, doch sind dieselben keineswegs überall von gleicher Beschaffenheit. Es lassen sich nach dem Bau des Entoderms drei Abschnitte des Magens unterscheiden, ein oraler, ein mittlerer und ein proximaler. Von der Fläche gesehen, zeigt sich das Entoderm des oralen Magenabschnittes zusammengesetzt aus großen (vollentwickelten) und dazwischen gelegenen kleineren (jüngeren) Elementen (Fig. 84a), welche nach R. Lankester als Drüsenzellen aufzufassen wären, die einen Verdauungssaft bereiten, geeignet, größere Nahrungskörper, wie z. B. Krebschen (Entomostraken), welche die Meduse oft erbeutet, zum Zerfall zu bringen.

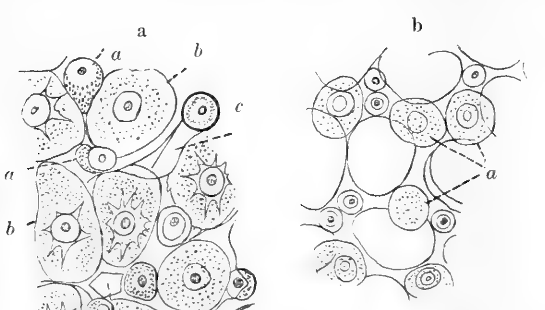


Fig. 84. a *Limnocodium.* Epithel des oralen (Magen-) Abschnittes von der Fläche gesehen. *a* Junge Drüsenzellen, *b* voll entwickelte Drüsenzellen, *c* Gerüstwerk (Stützsubstanz), *d* Intercellularraum. b *Limnocodium.* Flächenansicht des oralen Epithels. An Stelle der großen (alten) Drüsenzellen Lücken. *a* Junge Ersatzzellen (nach Ray Lankester).

In manchen Fällen fand R. Lankester die großen reifen Drüsenzellen überhaupt nicht vor, sie schienen (bei dem Sekretionsakte) zerstört oder unter Zurücklassung von Lücken abgestoßen worden zu sein. (Fig. 84 b.) Im mittleren Drittel erscheint der Magen ausgekleidet von einem geschlossenen polygonalen Epithel, welches anscheinend keine wichtigere aktive Rolle bei der Verdauung spielt. Weiter nach hinten bildet das Endothel des Magenraumes dann aber ein durch große Lücken unterbrochenes Netzwerk verzweigter Zellen, welche im frischen Zustande am lebenden Tier untersucht (Fig. 85) ziemlich dunkle körnige Einschlüsse

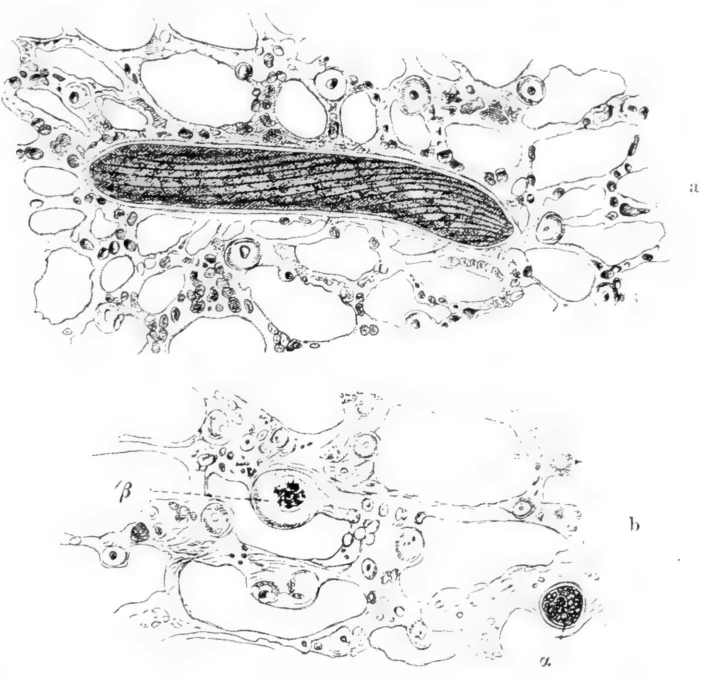


Fig. 85. *Limnocodium.* a Entoderm des hinter dem Magenabschnitt gelegenen Teiles der Verdauungshöhle mit einem eingeschlossenen Nahrungskörper (*Euglena*). b Ein gleiches Präparat mit einem frisch aufgenommenen (α) und einem bereits zerfallenen (β) *Protococcus* (nach R. Lankester).

und außerdem Vakuolen erkennen lassen, die mehr oder weniger veränderte (verdaute) kleinere Nahrungskörper bezw. Reste von solchen enthalten. In Fig. 85 a erscheint ein euglenenartiger Organismus in ein „Plasmodium“ eingebettet, welches aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangen ist, während an anderen Stellen (Fig. 85 b), ein noch unveränderter und ein bereits zerfallener Protococcus in Nahrungsvakuolen liegen. Nach Behandlung mit Osmiumsäure (Fig. 86) erscheinen die erwähnten dunklen Granula zu großen homogenen stark lichtbrechenden ovalen Körpern angequollen. Sie sind vielleicht, ähnlich wie die „Proteïnkörner“ der Nährzellen des *Hydra*-Entoderms, als eiweißartiges Reservematerial zu deuten. Allenthalben sieht man pseudopodienartige Fortsätze sowohl von den Zellkörpern, wie von den verbindenden Brücken in die Intercellularräume hereinragen. (Fig. 86 a.)

Ein derartiges Aussehen bietet aber das Endothel des proximalen Magenabschnittes nur dann, wenn die Drüsenzellen des oralen Drittels eine geschlossene zusammenhängende Schicht bilden, wie in Fig. 84a, was immer dann der Fall ist, wenn längere Zeit kein größeres Beutetier verschluckt wurde und die „Drüsenzellen“ in-

folgedessen geladen sind. War aber etwa ein kleines Krebschen gefangen worden und dadurch Anlaß zu energischer Sekretion der oralen Drüsenzellen gegeben (wobei sich das Aussehen der betreffenden Schicht wesentlich ändert (vgl. Fig. 84 b), so erleidet konsekutiv auch das Endothel des proximalen Magenabschnittes eingreifende Veränderungen (Fig. 86 b), indem die Intercellularräume durch Vergrößerung

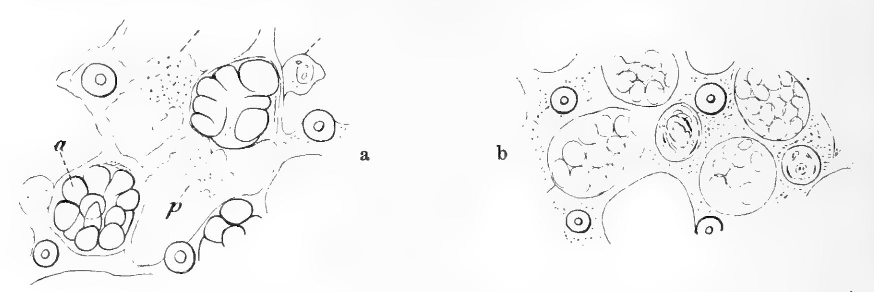


Fig. 86. *Limnocodium*. a Flächenansicht des Entoderms im proximalen Magenabschnitt nach Behandlung mit Osmium. *a* Aufgequollene Körner des Zellnetzes, *p* pseudopodienartige Fortsätze in die Lücken des Netzes hinein. b Ein gleiches Präparat nach Verdauung eines größeren Nahrungsobjektes im oralen Magenabschnitt (nach R. Lankester).

der Zellkörper fast völlig ausgefüllt werden, was R. Lankester auf die reichliche Zufuhr von Assimilationsmaterial bei der Verdauung eines größeren Beutetieres zu beziehen geneigt ist. Wir hätten es also hier anscheinend mit extra- und intracellularer Verdauung zu tun. Das vordere (orale) Drittel des Magens von Limnocodium scheint speziell als Drüsenmagen zu fungieren und die extracellulare Verdauung größerer Nahrungskörper zu vermitteln, während der proximale Abschnitt mit seinen amöboïd beweglichen Zellen der intracellularen Verdauung kleiner Nahrungskörper und zugleich der Resorption dient.

Es ist hier der Ort, auf eine merkwürdige Beobachtung von Merejkowsky (50) zurückzukommen, die schon an anderer Stelle dieses Buches kurz erwähnt wurde und, wie mir scheint, noch sehr der näheren Prüfung bedarf. Es handelt sich um abnorme magenlose Formen von Hydroïdmedusen, welche sich angeblich durch Aufnahme im Meerwasser gelöster organischer Stoffe ernähren sollen. Unter zahlreichen normalen Exemplaren von *Bougainvillea paradoxa* und einer zweiten im Weißen Meer lebenden Hydromeduse der gleichen Gattung fand Merejkowsky viele, welchen der Magen vollständig fehlte und die nur 4 Radialkanäle und den Ringkanal besaßen. Irgendeine Kommunikation mit der Außenwelt ließ sich trotz aller Mühe nicht feststellen, so daß er die oben erwähnte Annahme für gerechtfertigt hält, zumal es nie gelang, in den Ektodermzellen aufgenommene feste Nahrungspartikel zu entdecken.

C. Ernährung der Siphonophoren.

In nächster Verwandtschaft zu den Hydromedusen stehen die Siphonophoren Tierstöcke (Cormen), deren Einzelindividuen die weitgehendste funktionelle Differenzierung aufweisen.

„Wie eine Guirlande aus Blumen und Blättern besteht, die an einem Faden aufgewickelt sind, so besteht eine Siphonophore aus zahllosen, teils glasartig durchsichtigen, teils farbigen Einzeltieren, die an einem gemeinsamen Strang aufgereiht sind. Dieser, die Cönosarkröhre oder der Stamm ist äußerst muskulös und enthält im Innern einen von Entoderm ausgekleideten Zentralkanal, eine Art Nah-

rungsreservoir, von dem aus die Einzeltiere der Kolonie (die sämtlich medusoïden Charakter zeigen) gespeist werden. Sein vorderes Ende umschließt bei den meisten Arten ein abgeschlossenes, mit Luft gefülltes Säckchen (die Luftkammer), welche als hydrostatischer Apparat funktioniert, und indem sie das obere Ende spezifisch leichter macht, die senkrechte Stellung der Kolonie im Meere bedingt. Die von der Cönosarkachse entspringenden Einzeltiere erfüllen verschiedene Funktionen und haben infolgedessen auch einen verschiedenen Bau. Unmittelbar auf die Luftkammer folgen gewöhnlich mehrere Reihen von Schwimmglocken, Tiere, welche von der Organisation der Meduse alles erhalten haben, was für die Fortbewegung nötig ist (Glocke, Subumbrella, Velum), dagegen abgesehen von den Geschlechtsorganen auch den Magen verloren haben, da ihre Kanäle (Radialkanäle und Ringkanal) vom Cönosark gespeist werden. Die anschließenden zum Schutz dienenden medusenartigen Tiere, die Deckstücke, haben auch den Ringkanal, die Muskulatur und die Glockengestalt der Meduse eingebüßt; sie sind nur feste, verschieden gestaltete Gallertplatten, in welche einige Radialkanäle behufs der Ernährung eindringen. Zur Ernährung dienen besondere Polypen mit trompetenartig erweiterter Mundöffnung die Freßpolypen, welche die Nahrung für die ganze Kolonie aufnehmen und verdauen; sie besitzen keine Tentakel, werden aber für diesen Mangel entschädigt durch den neben ihrer Basis entspringenden Fangfaden, einen langen muskelreichen Strang, von dem seitlich feine Fäden, die Senkfäden herunterhängen. Diese enden mit bunt gefärbten Anschwellungen (Nesselknöpfe), welche aus dicht gedrängten auffallend großen Nesselzellen bestehen.“ (R. Hertwig.)

Die einseitige Anpassung an die Nahrungsaufnahme und die Verdauung sowie die große Durchsichtigkeit macht die „Freßpolypen“ mancher Siphonophoren zu ausgezeichneten Objekten der Untersuchung, und wir verdanken namentlich E. Metschnikoff (53) interessante und wichtige Beobachtungen über intracellulare Verdauungsvorgänge bei *Praya diphyes*, „deren Entodermzellen außerordentlich lange und zahlreiche Pseudopodien ausschicken, welche die in den betreffenden Magenabschnitt gelangende Nahrung umfließen und sich in ein vollständiges Plasmodium verwandeln“. Anscheinend sind nur Entodermzellen des mittleren Magenabschnittes, und zwar ausschließlich dessen Verdickungen, imstande, feste Nahrung aufzunehmen und intracellular zu verdauen. Schon früher hatte Claus (6), gestützt auf den Befund von Nesselkapseln im Innern von Entodermzellen bei Siphonophoren, die Vermutung ausgesprochen, daß bei diesen Organismen feste Nahrungspartikel direkt von jenen Zellen aufgenommen und verdaut würden.

Marcellin Chapeaux (5) machte ganz übereinstimmende Beobachtungen an den Freßpolypen von *Apolemia uvaria* und *Diphyes acuminata*. Gerade diese eignen sich wegen ihrer großen Durchsichtigkeit sehr gut zu Beobachtungen während des Lebens. Es fanden sich gelegentlich große Diatomeen in verschiedenen Stadien der Verdauung im Innern der Entodermzellen eingeschlossen; desgleichen ließ sich die Aufnahme und intracellulare Auflösung von Fibrinpartikeln feststellen. Dagegen blieben Stärkekörner (Kartoffelstücke) während 20 Stunden völlig unverändert. In einer Emulsion von Olivenöl nahmen die Nährpolypen von *Apolemia* Fetttröpfchen auf und schienen sie auch intracellular zu verdauen, denn es ließ sich nicht nur eine Verkleinerung ihres Volums, sondern auch ihre völlige Lösung konstatieren. Ganz ähnlich wie bei Protozoen sah Chapeaux auch im vorliegenden Falle mehrfach, daß sich um aufgenommene blaue Lackmuskörnchen ein rötlicher Hof (Vakuole) bildete,

doch war dies nicht ausnahmslos der Fall und läßt sich daraus ebensowenig wie bei Protisten auf einen peptischen Charakter der Verdauung schließen.

Daß nun neben diesen unzweifelhaften intracellularen Verdauungsvorgängen bei Siphonophoren auch eine extracellulare Vorverdauung stattfindet, worauf ja schon der Umstand hinweist, daß gelegentlich auch größere Beutetiere (Krebschen) verzehrt werden, kann nach neueren überaus interessanten Beobachtungen von V. Willem (71) wohl kaum noch bezweifelt werden. Er kommt auf Grund von Fütterungsversuchen zu der Ueberzeugung, daß die Freßpolypen von *Apolemia uvaria*, welche die Nahrungsaufnahme vermitteln, zunächst eine sekretive extracelluläre Vorverdauung einleiten, um dann durch ihre Kontraktion den „Speisebrei" mit zahllosen kleinsten Nahrungspartikeln den Leibeshöhlen der übrigen Anhänge und speziell auch der „Taster" zu übermitteln, in denen nun in einer überaus merkwürdigen Weise die intracellulare Endverdauung stattfindet. Untersucht man auf Querschnitten einen „Taster" von *Apolemia*, so zeigen sich, wenn der Schnitt etwa in der Mitte der Länge (Fig. 87)

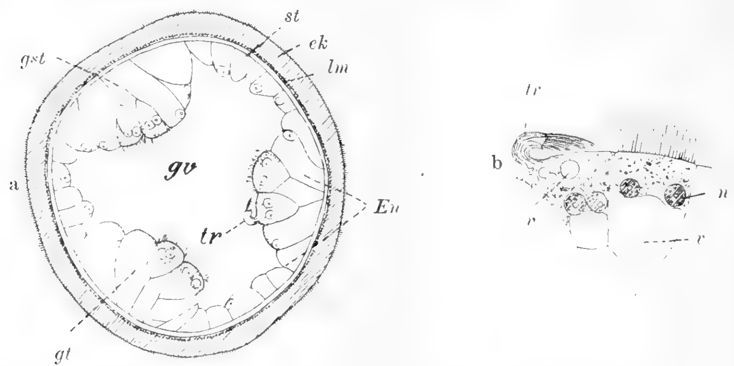


Fig. 87. *Apolemia uvaria*. a Querschnitt durch einen Tasterpolyp. *ek* Flimmerndes Ektoderm, *st* Stützlamelle. Das Entoderm besteht zum größten Teil aus saftreichen nicht flimmernden Zellen, welche an der Basis zirkulär verlaufende Muskelfibrillen ausscheiden (*En*). Es bildet drei gegen die Gastralhöhle (*gv*) vorspringende Gastralwülste (*gt*), denen Flimmerzellen aufsitzen, die nicht an die Stützlamelle herantreten. Die Flimmerzellen besitzen je zwei Zellkerne und sind mit einem dichten Wald von Cilien bedeckt. Einige derselben sind mit einem Flimmertrichter (*tr*) ausgestattet, der an seiner Mündung einen Schopf lebhaft wimpernder Cilien trägt. b Flimmertrichterzelle und Flimmerzelle eines Gastralwulstes stärker vergrößert. Im Flimmertrichter ist ein Kanal zu erkennen. Das Plasma sammelt sich vorwiegend an der dem Gastralraum zugekehrten Seite an. *n* Kerne, *v* Vakuole, *tr* Flimmertrichter (nach Chun).

geführt wurde, 3 ins Lumen vorspringende Wülste, welche von Zellen gebildet werden, die durch ihre Größe ausgezeichnet sind, und von denen die am weitesten nach innen gelegenen die Stützlamelle nicht erreichen. Die Zellen, welche die zwischengelegenen Teile der Innenwand bekleiden, sind viel kleiner und niedriger, aber alle haben die Fähigkeit, kleine feste Partikel in ihr Inneres aufzunehmen. „Das Einverleiben der Nährpartikel wird von der Mehrzahl nach Art der Nahrungsaufnahme bei Amöben bewerkstelligt. Ein Nährballen, welcher an der Oberfläche einer Entodermzelle haften bleibt, sinkt in das Innere derselben ein, indem ihre Peripherie unregelmäßige Konturen annimmt, oder die Entodermzelle entsendet Pseudopodien,

welche die Partikel umfließen" (CHUN). Speziell bei *Apolemia* besteht das Entoderm der „Taster" zum größten Teil aus saftreichen Zellen, welche an der Basis Muskelfibrillen ausscheiden. Den erwähnten 3 Längswülsten sitzen große Flimmerzellen auf, welche je 2 Zellkerne enthalten und mit einem dichten Wald von unbeweglichen Cilien bedeckt sind. Einige dieser Zellen sind nun mit besonderen Flimmertrichtern versehen, welche an ihrer Mündung einen Schopf lebhaft wimpernder Cilien tragen (Fig. 87) und in den Gastralraum vorspringen. Diese Trichter besitzen die Gestalt schornsteinförmiger Röhren, deren erweiterte Mündung nach dem Zellkörper hin gekrümmt ist; der proximale Abschnitt des Rohres endet in einer Vakuole des Zellplasmas. Die Cilien entstammen nicht, wie CHUN ursprünglich meinte, der Rohrmündung, sondern es handelt sich nach WILLEM um eine „Wimperflamme", welche von der Oberfläche der Zelle entspringt und deren Spitze im Zustande der Tätigkeit ins Innere des offenen Rohres hereinragt. Gelegentlich gehört der Wimperschopf nicht einmal derselben Zelle an, wie der Trichter, sondern sitzt einer benachbarten Zelle auf. Die Enden der Wimpern ragen aber auch in diesem Falle in den Trichter und strudeln Nährpartikel in denselben ein, welche dann, zu Ballen vereint, im Innern der Zelle verdaut werden.

Wir haben es hier also, wie sich CHUN ausdrückt, mit förmlichen Mundöffnungen der Entodermzellen zu tun, in welche ganz wie bei Infusorien Nährpartikel durch Flimmertätigkeit eingestrudelt werden. Es läßt sich dies sehr deutlich während des Lebens beobachten, wenn man, wie dies WILLEM tat, den Freßpolypen Muskelstückchen mit Tusche verabreicht. Man kann dann oft auf das deutlichste sehen, wie sich eine ganze Straße schwarzer Körnchen durch den Hohlraum des Trichterapparates, der als Zellschlund fungiert, nach der am Ende gelegenen Vakuole hinzieht, und schließlich finden sich eine Menge mit Farbstoff beladener Vakuolen im Innern der Zelle, während die Trichter davon wieder ganz frei geworden sind.

Die cilienähnlichen Gebilde, welche die anderen, nicht mit „Trichtern" ausgestatteten Zellen an ihrer freien Oberfläche tragen, zeigen nach WILLEM keine aktive Beweglichkeit, obwohl auch diese Zellen Nahrungspartikel aufzunehmen imstande sind. Man findet solche nicht nur in der Kuppe der Zellkörper, sondern kann auch ihr Eindringen direkt beobachten. Der Mechanismus ist aber nicht bekannt und ebensowenig, ob und welche Rolle jene Zellfortsätze dabei spielen.

II. Scyphozoa.

Wenn schon bei den Hydrozoen (Hydroïdpolypen und Hydromedusen) trotz ihres einfachen Baues die Verhältnisse der Verdauung zum Teil sehr kompliziert sind, so gilt dies in noch viel höherem Maße von den Anthozoen und Scyphomedusen.

A. Anthozoa.

Als Typus derselben darf der Scyphopolyp (Actinopolyp) gelten, dessen abweichender Bau sich leicht aus der Vergleichung der beistehenden Schemata ergibt (Fig. 88). Die Mundöffnung ist eine sekundäre, sie führt in ein Schlundrohr, welches — als eine Einstülpung der Körperwand — vom Ektoderm ausge-

kleidet ist. Erst an der inneren Schlundpforte gehen Ektoderm und Entoderm ineinander über. Die Urdarmhöhle (Gastrovaskularhöhle) ist durch einspringende longitudinale Entodermfalten (Septen) komplizierter gestaltet, so daß wir an der-

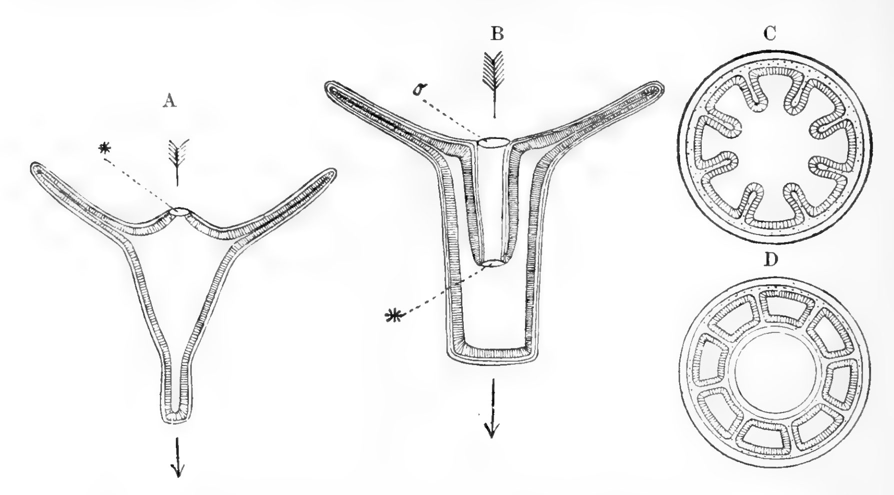


Fig. 88. A Schematischer Längsschnitt eines Hydroidpolypen. Der Pfeil deutet die Primärachse an. * Mundöffnung, welche mit dem Protostoma übereinstimmt. B Schematischer Längsschnitt eines Scyphopolypen. Der Pfeil deutet in gleicher Weise die Primärachse an. * Protostoma, welche hier als Schlundpforte in die Tiefe verlegt ist, *o* sekundäre Mundöffnung. C Querschnitt durch einen achtstrahligen Scyphopolypen (schematisch) durch den unteren Teil. D derselbe Querschnitt in der Höhe des Schlundrohres.

selben einen Zentralmagen und peripher angeordnete Gastralrinnen unterscheiden. In der Höhe des Schlundrohres sind die Septen breiter und meist an dasselbe angewachsen, so daß die Gastralrinnen hier als Gastraltaschen (Radialkammern) sich fortsetzen, welche weiter in die Tentakelhöhlen übergehen. Die Körperwand ist aus den drei Schichten (Ekto-, Ento- und Mesoderm) zusammengesetzt, doch enthält hier die Gallertschicht des Mesoderms auch mesenchymartige Zellen (Bindegewebszellen), ähnlich wie schon bei den Spongien.

Die Anthozoen (Actinozoen, Korallenpolypen) sind wenigstens, soweit es sich um die isoliert lebenden Formen (Actinien) handelt, den Hydroïdpolypen gegenüber oft durch eine sehr bedeutende Größe ausgezeichnet, während andererseits die stockbildenden Formen und namentlich die kalkabsondernden Madreporarien durch ihr festes Skelett und die Größe der Stöcke hervorragen. „An dem im allgemeinen zylindrischen Körper unterscheidet man die seitliche Wand als Mauerblatt, die untere Wand als Fußscheibe und die obere als Mundscheibe. Am äußeren Rande der letzteren finden sich die hohlen Tentakel in einem oder mehreren Kreisen geordnet. Die Mundöffnung ist spaltförmig verlängert, ebenso ist das Schlundrohr (früher meist als Magen bezeichnet) seitlich komprimiert. Die verschließbare Schlundpforte führt in den Gastralapparat (Gastralvaskularapparat), der in den Zentralmagen und die Gastralfächer (Gastralrinnen, Gastraltaschen) sich gliedert.“ (Hatschek.) Von besonderer morphologischer und physiologischer Bedeutung sind die mit Muskeln reichlich ausgestatteten Septen (Mesenterien), welche die Gastralfächer voneinander abgrenzen und entweder bis zum Schlundrohr reichen (vollständige) oder vor demselben enden (unvollständige Septen). Die Ränder der Septen werden eingefaßt von den krausenförmigen, drüsen- und nesselzellenreichen Mesenterialfilamenten, welche für die Verdauung die wichtigste Rolle spielen. Unterhalb der-

selben finden sich bisweilen (*Sagartia, Adamsia*) noch besondere Nesselorgane („Acontien"), welche durch seitliche, das Mauerblatt durchsetzende Poren (Cinclides) herausgeschleudert werden können. Die Radialkammern stehen untereinander nicht nur von unten her in Verbindung, sondern auch dadurch, daß die Septen in der Höhe der Mundöffnung von je einer kreisrunden Oeffnung durchbohrt sind („Ringkanal").

a) Die Nahrungsaufnahme der Actinien.

Nicht minder gefräßig, wie ihre zarten Verwandten, die Hydroïdpolypen, bemächtigen sich auch die Actinien vielfach sehr voluminöser Beutestücke, die sie verschlingen und bis auf unverdauliche Reste völlig in ihrem Gastralraum auflösen. „Wenn ein Krebschen, ein Stückchen Fleisch oder etwas ähnliches auch nur die Spitze eines Actiniententakels berührt, so wird der letztere in rascher Zuckung gegen den Mund gezogen und die dem Strom folgende Beute von einem oder mehreren Tentakeln angegriffen. Ist das Tier hungrig, so treibt es hiernach seinen Mundrand wulstig vor, formt ihn lippenartig und bringt mehr ihn zur Beute, welche unterdessen in umstrickenden Nesselfäden erliegt, als die Beute zu ihm, bis der Mund unter das Opfer untergeschoben, dieses in sich aufnehmen kann. Dann wird die Flüssigkeit aus den Tentakeln gegen die Verdauungshöhle gedrängt und in dem geschwollenen Leibe geht der Gegenstand, welchen man durchscheinen sieht, der Verdauung entgegen. Nach einiger Zeit wird er, außen in eine schleimige Masse verwandelt oder damit umhüllt, wieder ausgeworfen. Größere Actinien fressen Muscheln, deren Schalen sie wieder von sich geben. In den Aquarien füttert man sie mit Fleisch, aber die Reaktionen treten viel lebhafter bei lebender, sich sträubender Beute, z. B. Regenwürmern, ein. Solche wird wohl auch von dem ganzen Tentakelkranz umschlossen und so in den Mund gedrängt" (PAGENSTECHER).

„Wenn man gesehen hat, wie eine *Anemonia* oder *Actinia* sich ihrer Beute zu bemächtigen weiß, wie ein unglückliches Lanzettfischchen, das ihnen zu nahe kommt und einen Arm berührte, von diesem erfaßt und herangerissen, von hundert Armen umschlungen wird, wie seine letzten zappelnden Bewegungen den Räuber nur von neuem reizen, daß seine erstickende Umarmung immer enger wird, bis schließlich das gelähmte Opfer in dem nimmersatten Schlunde verschwindet, wer dies beobachtet hat, der muß glauben, in den Polypen ein ebenso gewandtes und hinterlistiges, wie grausames und starkes Tier vor sich zu haben. Die täuschende Ruhe, solange bis ein Opfer naht, das blitzschnelle Ergreifen und Lähmen desselben, die gewandte und scheinbar wohlberechnete Umschlingung — das alles macht geneigt, dem Tiere ziemlich hohe psychische Fähigkeiten zuzutrauen, seien es auch nur solche, die für den Nahrungserwerb von Nutzen sind. Analysiert man nun aber diese Vorgänge mittels des Experimentes, so ist man überrascht, zu sehen, daß hier alles rein maschinenmäßig, wie in einem Uhrwerke, dessen Räder ineinandergreifen, abläuft und daß von einer Beteiligung einer Psyche wenig oder nichts zu merken ist." (W. NAGEL, 56.)

NAGEL (l. c.) gibt an, daß die Umgebung des Mundes, welche meist wulstig vorgebuchtet ist, wie überhaupt der größte Teil der Mundscheibe sowohl für mechanische wie für chemische Reize unempfindlich ist. Legt man einer Actinie (*Adamsia, Actinia, Haliactis*) ein Stück ihrer liebsten Nahrung, Fisch oder Krebsfleisch, auf den Mund direkt, so merkt das Tier gar nichts davon. Es könnte in dieser Stellung verhungern, mit der Speise auf dem Munde. Erst wenn die Tentakel

von dem mechanischen oder chemischen Reize der Speise getroffen werden ergreift das Tier diese und bringt sie in seinen Verdauungsraum. Wie Loeb (45) gezeigt hat, führen die Tentakel einer Actinie einen Körper nur dann zum Munde, „wenn derselbe eine bestimmte chemische und mechanische Beschaffenheit hat“. „Wenn man auf den Mund einer *Actinia equina* der Ostsee ein Papierkügelchen legt, das lange in Seewasser aufgeweicht wurde, so nimmt der Mund dieses Stück nicht an, während er ein Stück Krebsfleisch, das für unseren Geschmack bei bloßer Berührung der Zunge sich von dem Papierkügelchen nicht unterscheidet, meist sofort nimmt.“ Loeb band nun „an das eine Ende eines ganz kurzen Fadens ein Papierkügelchen, an das andere Ende ein Stück Fleisch und warf das Ganze auf die ausgestreckten Tentakel eines hungrigen Tieres. Die Tentakel, die von dem Fleischstück berührt wurden, reagierten sofort durch die Krümmungen, welche das Fleisch an den Mund brachten; die vom Papier berührten Tentakel reagierten nicht. Nun wurde der Faden weggezogen und in umgekehrter Richtung auf die Mundscheibe gelegt, so daß die vorhin vom Papier berührten Tentakel jetzt vom Fleisch berührt wurden. Diese führten nun das Fleischstück zum Munde, während die vom Papier berührten Tentakel dasselbe herunterfallen ließen. Das Fleischstück wurde dann in den Mund gewürgt, der Faden wurde mit hineingezogen, aber das Papierstück und ein Stück Faden blieben vor der Mundöffnung liegen. In den nächsten 24 Stunden änderte sich hieran nichts; dann aber wurde der Faden ausgespien, aber ohne Fleisch.“ Loeb (l. c.) findet im Gegensatz zu Nagel nicht nur die Tentakel, sondern auch die Mundscheibe selbst für chemische Reize empfindlich. Er teilte eine *Actinia equina* durch einen Querschnitt in zwei Hälften und sah nun, daß die orale (Kopf-)Hälfte nicht nur in normaler Weise durch den Mund, sondern auch am aboralen Ende Nahrung in die Leibeshöhle einführte. „Dem Fußstück, welches an seinem aboralen Ende einen unversehrten Fuß, am oralen Ende dagegen eine Schnittfläche besitzt, wachsen hier alsbald Tentakel; derselbe nimmt die Form eines Mundes an. Die Funktion eines Mundes hat die Schnittfläche schon bald nach der Durchschneidung, lange bevor eine Tentakelbildung vorhanden ist. Fleischstücke werden aufgenommen und verschluckt. Es macht den Eindruck, als ob dieser neue Mund schon vor der Bildung der Mundstücke und Tentakel mehr dem alten, normalen Munde gleiche, wenigstens hat er niemals Papierkügelchen oder Sandkörner angenommen, während er Fleisch mit großer Gewandtheit fraß.“ (Loeb.)

Unter normalen Verhältnissen spielen aber wohl die Tentakel bei der Nahrungsaufnahme die wichtigste Rolle und besteht der erste Akt derselben immer in der Anheftung eines Tentakels an den Bissen unter Vermittlung der Nesselfäden. In der Regel pflegt sich der gereizte Tentakel an der Anheftungsstelle sofort stark zu krümmen, entweder konkav um den Bissen herum oder konvex von demselben weg. „Im gleichen Moment schon retrahiert sich der Tentakel stark, und hierbei kommt nun der Bissen notwendigerweise auch mit anderen Fangarmen (natürlich etwas näher der Basis als am erstem Fangarm) in Berührung. Diese heften sich sofort ebenfalls an und ziehen jetzt mit vereinten Kräften. Da sich, wie bemerkt, die Tentakel an der Berührungsstelle immer krümmen, ist in einem Augenblick der Bissen von zahlreichen Armen umschlungen.“ „Gleichzeitig mit diesem Vorgange spielt sich auch schon der weitere ab, vermöge dessen der betreffende Randteil der Mundscheibe, dem die gereizten Tentakel angehören, sich nach dem Munde zu umbiegt. Hierdurch wird der Bissen dem Munde sehr nahe gebracht, jedoch meistens noch nicht direkt auf denselben hinbefördert. Vielmehr pflegt er von den Tentakeln auf die Mundscheibe angepreßt zu werden (*Adamsia, Heliactis*), bei einer großen *Heliactis* etwa 1 cm vom Mundrande entfernt. Näher an den Mund vermögen die Tentakel den Bissen nicht zu bringen, außer wenn der ganze Tentakelkranz kontrahiert wird, was nur bei großen Fleischstücken geschieht. Nun nähert sich vielmehr der Mund der Speise, und zwar in seltsamer Weise, oft im Verlaufe von Minuten: der enge runde Mund wird ein

wenig erweitert und zieht sich allmählich etwas in die Länge gegen die Speise hin. Dabei wird die ganze Mundöffnung von der Mitte gegen die Seite hin verzogen, wo sich die Speise befindet. Gleichzeitig schwellen langsam die den Mund umgebenden Höcker oder Wülste an und gleichzeitig biegt sich auch ganz langsam der Rand samt Tentakeln und der von diesen festgehaltenen Nahrung noch weiter nach innen, gegen den Mund hin, um, bis Mund und Nahrungsstoff sich berühren. Jetzt haben sich die Tentakel so weit über die Speise hinübergedeckt, daß man von den weiteren Vorgängen nichts beobachten kann. Offenbar wird die Speise durch ebensolche, ganz langsame, fast unmerkliche Muskelkontraktionen in den Schlund hinabgedrückt, wobei die Tentakel durch einfachen Druck von oben nachhelfen werden. Nach längerer Zeit (einige Minuten bis 1 Stunde) ziehen sich dann die Tentakel wieder in ihre ursprüngliche Lage zurück, die Speise ist verschlungen.“ (NAGEL.)

Nach v. UEXKÜLL (70a) sollen auch die Mesenterialfilamente an der Nahrungsaufnahme gelegentlich beteiligt sein. „Viele Aktinien stoßen ihre Gekrösefäden nach außen und ziehen sie mit Nahrungspartikeln beladen wieder ein.“

Außerordentlich dürftig sind noch unsere Kenntnisse über die Ernährungsverhältnisse der Alcyonarien (Oktokorallen) und der Zoantharien. Bezüglich der ersteren ist es bekannt, daß man in ihnen nur ganz selten aufgenommene Nahrung findet. In den wenigen Fällen, wo EDITH PRATT (zit. nach PÜTTER, 63aa, p. 57), solche Partikel überhaupt fand, bestanden sie aus verdauter organischer Materie mit Bruchstücken kleiner Crustaceen, Zoochlorellen und aus Teilen von Algenfäden, welche letztere keinerlei Einwirkung von Verdauungsfermenten erkennen ließen. Bei Fütterungsversuchen (an *Alcyonium*) mit lebendem Plankton wurden Nauplien häufig von den Polypen getötet, sobald sie in Berührung mit den Pinnulis der Tentakeln kamen, aber meist wurde diese „Beute“ nicht aufgenommen, sondern abgestoßen. Ueber geformte Nahrung bei Madreporarien und Antipatharien scheint überhaupt nichts bekannt zu sein. PÜTTER, dem ich das Vorstehende entnehme, sucht diese negativen Ergebnisse natürlich wieder zugunsten seiner Theorie zu verwerten und hegt sogar Bedenken, inwieweit bei den Actinien die Fähigkeit, geformte Nahrung aufzunehmen, „für die normale Ernährung ausgenützt wird“, eine Ansicht, für die er wohl schwerlich Glauben finden dürfte.

b) Der Verdauungsvorgang bei Actinien.

Die ersten Anfänge unserer Kenntnisse über Actinienverdauung reichen zurück bis in das Jahr 1851, wo M. HOLLARD (30) eine Monographie veröffentlichte, in der sich auch einige Bemerkungen über den Verdauungsmodus dieser Tiere finden. Er gibt an, daß die Wände des Gastralraumes von einer schleimigen Flüssigkeit benetzt seien, deren Reaktion auch zur Zeit der Verdauung neutral zu sein scheint („les papiers réactifs n'ont jamais décelé la moindre trace d'acidité ou d'alcalinité“). Demungeachtet glaubt HOLLARD die rasche Verflüssigung der eingeführten festen Nahrungskörper jener Absonderung zuschreiben zu sollen, während LEWES und COUCH (44), die ähnliche Beobachtungen machten, daraus den Schluß zogen, „daß die Actinien sich keiner chemischen Mittel zur Bereitung ihrer Nahrung bedienen, sich vielmehr damit begnügen, den im Fleische enthaltenen Saft mechanisch auszupressen“ (zit. nach

v. Fürth, 16). Lewes experimentierte an *Anthea cereus* und *crassicornis*, Couch an Actinien. Sie brachten kleine Stückchen von Fischfleisch in den cölenterischen Raum und bestimmten vorher und nach längerem Verweilen im Tiere das Gewicht der Stückchen. Der gefundene Gewichtsverlust wurde, wie erwähnt, auf ein Auspressen des im Fleisch enthaltenen Saftes bezogen. Um sich von der Gegenwart eines Verdauungssaftes im Gastralraum zu überzeugen, füllte Lewes, wie seinerzeit Reaumur bei seinen berühmten Experimenten an Vögeln, Fleischstückchen in eine beiderseits offene, etwa 1/2 Zoll lange Federspule, welche er außerdem noch mit 6 breiten seitlichen Einschnitten versehen hatte, und brachte diese Actinien bei. Er bemerkte bei einer Spule, wo das Fleisch an beiden Enden etwas hervorsah, eine Aufweichung an den herausragenden Ecken des Fleischstückchens, welche einer Verdauung glich. Allein unter dem Mikroskope fand er die Muskelfasern nicht im mindesten zersetzt und die Querstreifen der einzelnen Fasern genau so in ihrer Lage wie an jeder anderen Stelle, so daß die Aufweichung sich als eine rein mechanische erwies (? B.).

Ganz entsprechende Versuche hat später Krukenberg (34—38) an verschiedenen Anthozoen angestellt mit im wesentlichen gleichartigen Ergebnissen. Er brachte bei *Actinia mesembryanthemum* eine Flocke rohen Fibrins in den vorderen Abschnitt des cölenterischen Raumes .... „am folgenden, mitunter auch erst am 3. Tage findet man, daß der Fibrinpfropf ausgestoßen ist. Dieser zeigt sich immer so gut wie unverändert, an den Rändern zwar meist ein wenig aufgequollen, und nur ein eigentümlicher, sehr schwach ätzender Geschmack des eben ausgestoßenen Ballens verrät, daß ihm ein Sekret beigemischt wurde, welches aber auch an sehr empfindlichem blauen oder roten Lackmuspapier keine Farbenveränderung hervorruft. Ohne tiefgreifende Verletzungen ließ sich das Fibrin nicht länger als 2 Tage in dem cölenterischen Raume der Actinien aufbewahren, denn es wurde nach 1/2—2 Tagen, wie auch Couch mitteilt, regelmäßig ausgeworfen“ (Krukenberg). In einer Reihe weiterer Versuche (an *Sagartia troglodytes, parasitica, Anthea cereus* und *Cerianthus cylindr.*) schloß Krukenberg das zur Fütterung benützte rohe oder gekochte Fibrin in ein Beutelchen aus feinem Mull oder in eine Federspule ein und bestimmte den etwaigen Gewichtsverlust nach 20—40-stündigem Verweilen im Tiere. Im allgemeinen waren die Differenzen vor und nach der „Verdauung“ sehr geringfügig und oft innerhalb der Fehlergrenze liegend. In einigen Fällen jedoch (vgl. die Tabellen Krukenbergs in 36, p. 43 ff.) und namentlich bei Anwendung rohen Fibrins waren die Gewichtsverluste doch so beträchtlich, daß eine teilweise Auflösung anzunehmen war. Zweimal war bei *Sagartia* das rohe Fibrin aus den Mullsäckchen sogar gänzlich verschwunden, also sicher verdaut worden. Demungeachtet lehnt Krukenberg die Annahme einer sekretiven extracellularen Verdauung durchaus ab und stützt sich dabei hauptsächlich darauf, daß es ihm nie gelang, „von den Mullsäckchen oder von den in ihnen enthaltenen und scheinbar angedauten Fibrinfäden, welche tagelang im cölenterischen Raume verweilt hatten, einen tryptisch oder peptisch wirkenden Auszug zu erhalten. Nie gelang es ferner, eine Verdauung von Eiweißsubstanzen mit der schleimigen Masse des cölenterischen Raumes bei den günstigsten Temperaturverhältnissen auszuführen.“ Bei genauerer Untersuchung der

Mullsäckchen, aus denen das Fibrin während eines längeren Verweilens im cölenterischen Raume ganz oder teilweise verschwunden war, fanden sich dieselben dicht überzogen von abgerissenen Mesenterialfilamenten, die sich den eingeführten Fremdkörpern dicht anschmiegten und anscheinend die Verflüssigung des mit ihnen in unmittelbarer Berührung stehenden Fibrins vermittelt hatten.

Bei gewissen Medusen (*Tamoya hoplonema*) hatte schon FRITZ MÜLLER (55) viel früher (1858) gefunden, daß Krebsmuskeln mit den einem lebenden Tier entnommenen Randfäden bedeckt und, mit ein wenig reinem Seewasser übergossen, in 10—12 Stunden vollständig resp. fast ganz zu einer trüben Flüssigkeit gelöst waren, während entsprechende Muskelstückchen sich in reinem Seewasser während dieser Zeit nicht merklich verändert zeigten. WILLEM (72 u. 72a) brachte kleine Stückchen von koaguliertem Eiereiweiß mit Mesenterialfäden von *Actinia* oder *Sagartia* in ein Uhrglas mit Seewasser und konstatierte nach kurzer Zeit das Vorhandensein von „Peptonen“. Bei einer Actinie, der CHAPEAUX (5) einen Teil des Mundringes entfernt hatte, traten die Mesenterialfäden nach außen. Ein Stück des Fußes von *Haliotis* (etwa 2 g im Gewichte) auf dieselben gelegt, wurde von ihnen dicht umsponnen und im Verlaufe von 5 Stunden vollkommen gelöst. „Bringt man eine mit rohem Fibrin gefüllte Federspule in den cölenterischen Raum eines *Cerianthus*, einer *Anthea* oder *Sagartia*, so erfolgt eine Verflüssigung des Fibrins nur an den Stellen, wo ein inniger Kontakt zwischen den Mesenterialfilamenten und dem Fibrin zustande kommen kann; alle anderen Partien des Fibrins bleiben unverflüssigt“ (KRUKENBERG).

Hiernach scheint es, daß bei den Anthozoen wesentlich die Mesenterialfilamente es sind, welche die Eiweißverdauung vermitteln, und es ist daher vor allem erforderlich, deren Bau etwas näher ins Auge zu fassen. Ich folge dabei im wesentlichen der ausgezeichneten Schilderung, welche die Gebrüder HERTWIG (29) in ihrer Monographie der Actinien gegeben haben (1879).

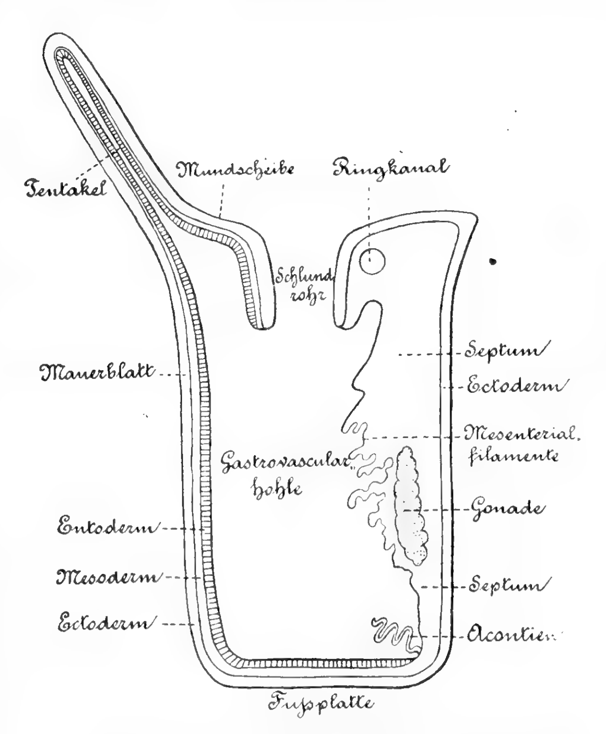


Fig. 89. Schematischer Längsschnitt durch einen Korallenpolypen (nach KÜKENTHAL).

Bei allen Actinien erscheint der freie Rand der Septen eingesäumt von

eigentümlich fadenartigen Organen, die unter dem Namen der Mesenterialfilamente bekannt sind. Dieselben haben im Laufe der Jahre sehr verschiedene Deutungen erfahren. Man hielt sie für Ovidukte (Spix 1809 und Rapp 1829), für männliche Geschlechtsorgane (Delle Chiaie 1825 und Wagner 1835) und endlich für Drüsen oder Därmchen, die als Leber funktionieren (Erdl 1842, Hollard und Milne-Edwards 1857). Sie nehmen niemals den ganzen freien Rand der Septen ein (Fig. 89), sondern beginnen erst in einiger Entfernung von der Fußscheibe. „In ihrem oberen und unteren Abschnitt verlaufen die Mesenterialfilamente ziemlich gerade gestreckt; in den dazwischen gelegenen Partien sind sie vielfach gewunden, so daß sie, glatt ausgebreitet, die Länge des Tieres um ein vielfaches übertreffen würden. Dabei verschlingen sie sich zu einem unentwirrbaren Knäuel, der unterhalb des Schlundrohres herabhängt und am lebenden Tier mit lebhaften wurmförmigen Bewegungen seine Lagerung verändert, während er bei Behandlung mit Reagentien zu einem dicken Paket zusammenklebt, welches den Eingang in die Septalfächer teilweise versperrt. Diese Anordnung ist oft mit der Anordnung des Dünndarmes der Wirbeltiere verglichen worden, um so treffender, als auch der nach innen von dem Längsmuskel-

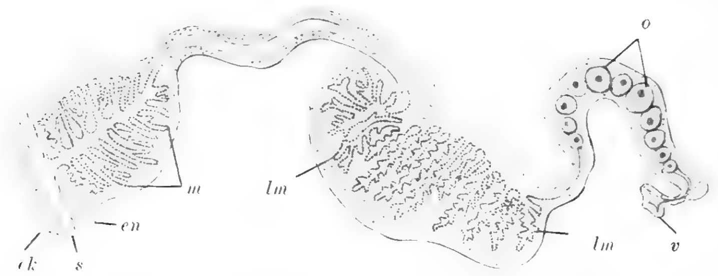


Fig. 90. *Edwardsia tuberculata.* Querschnitt durch ein Septum unterhalb des Schlundrohres. *m* Muskeln, *lm* Längsmuskeln, *en* Entoderm, *ek* Ektoderm, *s* Stützlamelle, *o* Eier, *v* Mesenterialfilament.

strang gelegene Teil des Septums, der das Mesenterium des Filamentes bildet, krausenartig gefaltet ist, wie das Mesenterium des Dünndarmes.“ Jedes Mesenterialfilament, welches den freien Rand des Septums einfaßt, „wie der Besatz den Saum eines Kleides“, wird durch eine Verdickung des Epithels (Entoderms) gebildet, welche im Querschnitt (Fig. 90 u. 91) dreiteilig erscheint, indem sich die Stützlamelle (Mesoderm) in drei Fortsätze spaltet. „Der mittlere Fortsatz liegt in der Verlängerung des Septums und ist anfänglich schmal, verbreitert sich aber an seinem freien Rande bedeutend zu einem linken und rechten Vorsprung (Fig. 91), welche beide eine flache Rinne zwischen sich fassen. Die seitlichen Fortsätze entspringen beiderseits flügelartig von der Stützlamelle. In der Bindesubstanz der Fortsätze liegen zahlreiche spindel- und sternförmige Zellen,

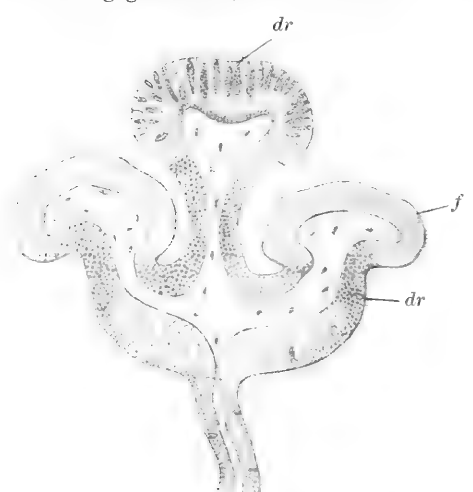


Fig. 91. *Sagartia parasitica.* Querschnitt durch ein Mesenterialfilament. *dr* Drüsenzellen, *f* Flimmerstreifen (nach O. Hertwig).

während die Zwischensubstanz homogen oder undeutlich faserig erscheint. Das Epithel ist in den einzelnen Teilen des Mesenterialfilamentes durchaus verschieden. Der mittlere Fortsatz ist mit vier Arten von Zellelementen bedeckt. Am zahlreichsten sind Drüsenzellen (Fig. 91), die in zweierlei Formen auftreten; entweder haben sie einen ansehnlichen, von trüben Körnern erfüllten Körper oder sie enthalten einen farblosen Inhalt und sehen wie Hohlräume im Epithel aus, in denen sich ein Netzwerk von Protoplasma ausspannt. Ebenfalls zahlreich sind Nesselzellen. Außerdem erwähnt HERTWIG noch Stützzellen und Sinneszellen.

Ganz verschieden von dem Epithel dieses mittleren „Nesseldrüsenstreifens" ist die Epithelbekleidung der beiden seitlichen „Flimmerstreifen". Es fehlen vollständig Drüsen- und Nesselzellen und finden sich ausschließlich fadendünne Geißelzellen.

„Durch die besondere Gestaltung seiner Zellen ist das Epithel der Mesenterialfilamente nur auf der Höhe des unpaaren und der paarigen Fortsätze ausgezeichnet, in den seitlichen Partien dagegen und in den Einbuchtungen zwischen den Fortsätzen besitzen die Epithelzellen den Charakter, wie er ihnen sonst im Bereiche des Entoderms zukommt. Sie sind blasig aufgetrieben oder von trüben größeren und kleineren Körnchen durchsetzt; nur selten finden sich dazwischen isolierte Drüsenzellen. Die Drüsenstreifen und der Flimmerstreifen werden so durch eine dazwischen geschobene Partie gewöhnlicher Zellen voneinander getrennt. Dabei ist kein allmählicher Uebergang der einen Zellform in die andere nachweisbar, sondern scharf und unvermittelt setzt sich die Reihe der spezifisch geformten Epithelzellen gegen die Umgebung ab." Der geschilderte, sehr charakteristische Bau der als „Mesenterialfilamente" bezeichneten Epithelsäume der Gastralsepten bei den Anthozoen und besonders die drüsige Beschaffenheit des mittleren Streifens hat zu der sehr naheliegenden Vermutung geführt, daß die „Drüsenzellen" ein verdauendes Sekret liefern, während die an gleicher Stelle vorhandenen Nesselzellen die Lähmung der Beute noch weiter vervollständigen. Diese Ansicht vertraten unter anderem auch die Gebrüder HERTWIG sowie später HEIDER. Die Bedeutung der Flimmerstreifen sehen die genannten Forscher darin, „daß sie den Inhalt der Körperhöhlen in Bewegung halten, die verdauten Massen aus dem einheitlichen, unter dem Magen Schlundrohr) gelegenen Raum in die Gastralfächer überleiten und auf diese Weise den Geweben ernährende Säfte zuführen." (O. und R. HERTWIG.)

Mit Rücksicht auf die schon oben erwähnten Befunde KRUKENBERGS und seiner Vorgänger, denen sich eine ganze Reihe neuerer, gleichlautender Erfahrungen anschließen, scheint es aber so gut wie sicher, daß ein Verdauungssekret in irgend erheblicher Menge **in den Gastralraum** weder von den Mesenterialfilamenten noch überhaupt vom Entoderm ausgeschieden wird. Vielmehr scheint es wesentlich nur auf den Kontakt der Mesenterialfäden mit den zu verdauenden Substanzen anzukommen. „Wie nahe der lebende Zelleninhalt der Mesenterialfäden sich mit der eiweißhaltigen Kost in Kontakt befinden muß, damit diese verdaut wird und inwiefern man diesen Verdauungsmodus als einen intra- oder extracellularen zu bezeichnen hat, entzieht sich jeder Beurteilung" (KRUKENBERG). Es ist nach KRUKENBERG nur bewiesen, „daß es zur Verdauung des Fibrins der nahen Berührung mit den lebenden Mesenterialfäden bedarf und daß diese bei *Anthea* und *Sagartia* ein trypsinähnliches Enzym enthalten, das nicht in Form eines Sekretes abgegeben wird. Erschwert man den Zutritt der Filamente zu dem Fibrin, indem man es in Federspulen schiebt, so vermindert sich sein Gewicht nach tagelangem Verweilen

im cölenterischen Raume der Actinien (*Cerianthus*, *Anthea*) nur dann, wenn die Mesenterialfäden einen Weg durch die Spule finden und sich dem Fibrin dicht anlegen.“

Krukenberg führt an, daß auch die Erfahrungen, die er über die Ernährung der Actinien in der Gefangenschaft machte, mit den Resultaten der künstlichen Fütterung übereinstimmten. „Wiederholt bemerkte ich, sagt er, daß Syngnathen- und Palaemon-Arten tagelang von Sagartien umschlungen gehalten wurden und daß nur an den von den Mesenterialfilamenten umstrickbaren Körperstellen das Verdauliche später verschwunden war. Nie fanden sich bei den Syngnathen die Kiemen, zu denen enzymatische Sekrete äußerst leicht hätten Zugang finden müssen, angedaut, und nur die zerquetschten Palaemoniden waren ihrer Weichteile beraubt.“ Mit dieser letzteren Behauptung Krukenbergs stehen Erfahrungen anderer Forscher (Willem, l. c.) in direktem Widerspruch. Man begegnet aber auch sonst noch manchen Widersprüchen in den auf Actinienverdauung bezüglichen Angaben dieses Autors. So ist mehrfach von der „Unverdaulichkeit“ des Fibrins die Rede, während es an anderer Stelle (36, p. 53) heißt, daß „rohes Fibrin und rohe Fleischstückchen, welche ohne Hülle verfüttert wurden, von den Actinien sehr wohl verflüssigt werden“.

Es scheint mir für die Beurteilung des Verdauungsvorganges im vorliegenden Falle von viel größerer Wichtigkeit, die allmählichen Veränderungen der in normaler Weise aufgenommenen lebendigen Beutetiere zu studieren, als künstliche Fütterungsversuche mit einem offenbar so wenig geeigneten Stoffe, wie Fibrin, anzustellen. Leider besitzen wir in dieser Richtung nur wenige Angaben. Man überzeugt sich zunächst leicht, daß die verschlungene Beute nicht im Schlundrohr (früher fälschlich als Magen bezeichnet) verbleibt, sondern in die eigentliche Leibeshöhle (Zentralmagen) gerät. Oeffnet man eine in Verdauung begriffene *Actinia mesembryanthemum* vorsichtig von unten her durch einen Einschnitt in die Fußscheibe, so findet man regelmäßig die Nahrungsmasse in allen Stadien der Verdauung dicht eingehüllt von Mesenterialfäden, wie in einem Netze in der Mitte des cölenterischen Raumes liegen, wo sie bis zur Ausscheidung der unverdaulichen Reste verweilt. Bei manchen Sagartien, die im ausgestreckten Zustande hinreichend durchscheinend sind, läßt sich nach Willem der Weg und die Lage der Nahrungsmasse direkt von außen beobachten.

Willem (72) verfolgte näher die Veränderungen verschluckter Krebschen (*Talitrus*) bei *Actinia mesembryanthemum* und fand, daß zunächst die Epithelgewebe gelöst werden, während die Muskelfasern viel länger Widerstand leisten. Nach 16—20 Stunden war nur mehr das unversehrte Chitinskelett vorhanden, welches noch die Kalkkonkremente der Rektaldrüsen sowie Pflanzenreste, die im Darmkanal des Krebschens ursprünglich enthalten waren, umschloß. Beim darauffolgenden Ausstoßen des Skelettes trennen sich die einzelnen Teile desselben meist voneinander und werden für sich ausgeworfen. Bei *Anemonia* fand Mesnil (51) in der Gastralhöhle Krabben, verschiedene Gastropoden und zuweilen auch kleinere Fischchen (*Blennius pholis*). „Verfüttert man an Actinien Sardinenstücke, so findet man nach H. Jordan (32) deren Reste am anderen Tage an den Mesenterialfilamenten festhaftend vor. Man kann die Fäden mit ihrer

Beute herausschneiden, konservieren, einbetten, ohne daß beide Gebilde sich trennten. Stellt man von solchen Präparaten, nämlich Fäden mit daran haftenden silberglänzenden Fischresten, Schnitte her, so kann man folgendes beobachten: Von einem Eindringen der Fäden (Septalränder) in die eigentliche Masse des Fischrestes, d. h. zwischen dessen mikroskopischen Partikel, ist keine Rede. Der Fischrest hingegen ist vollständig zu kleinen Partikeln desintegriert, welche, wie es scheint, durch Schleim mit den Zellen der Mesenterialfilamente in Kontakt erhalten werden. Diese Partikel, die in kompakten Haufen daliegen, wo vorher das Fischfleisch sich befand, lassen sich in großer Zahl auch innerhalb jener Zellen nachweisen" (H. Jordan).

Die verhältnismäßig rasche Auflösung voluminöser oder hartschaliger Nahrungskörper ohne das Vorhandensein eines Verdauungssekretes erscheint auf den ersten Blick sehr auffallend, und hatte denn auch zur Folge, daß man sich immer wieder bemühte, ein solches nachzuweisen. So hat Willem (72 u. 72a) das Vorhandensein einer verdauenden Flüssigkeit im Magenraum, freilich ohne jeden Beweis, behauptet. Auch Chapeaux glaubt sich von der Anwesenheit eines verdauenden Sekretes überzeugt zu haben (5). Er untersuchte die Flüssigkeit, welche verschiedene Actinien (*Adamsia, Sagartia, Anemonia, Haliactis* u. a.) nach dem Herausnehmen aus dem Wasser entleerten, die bei schwach alkalischer Reaktion außer Vakuolen und Bakterien Körnchen einer eiweißartigen Substanz, sowie vielfach Reste von verdauten Krebschen (Ostracoden, Copepoden) und Diatomeen enthielt. Nach vorhergehender Injektion einer Stärkeemulsion fanden sich in der ausgedrückten Flüssigkeit (nach 2—10 Stunden) gänzlich unveränderte Stärkekörnchen und keine Spur von Zucker oder Dextrin. Dagegen ergab der flüssige Inhalt des Magenraumes nach Fibrinfütterung (nach 8—20 Stunden) beim Kochen einen Niederschlag, der sich mit HNO_3 gelb färbte (Xanthoproteïnreaktion). Das Filtrat gab schwache Biuretreaktion. Die aus dem Leibesraum einer hungernden Actinie entleerte Flüssigkeit wirkte auf Fibrin im Reagenzglase gar nicht. War jedoch vorher Wasser mit aufgeschwemmtem Karmin injiziert worden, so wurde eine Fibrinflocke von der nach einigen Stunden entnommenen Flüssigkeit, wiewohl nur sehr langsam, gelöst. Chapeaux schließt aus diesen Beobachtungen auf die Absonderung eines proteolytischen Enzyms, die aber an das Vorhandensein fester, als Reiz wirkender Körper geknüpft sei. Die betreffenden Versuche sind so wenig genau beschrieben, daß, wie auch Mesnil (51) später bemerkte, eine Kritik derselben sehr schwierig ist. Doch konnte sich der eben genannte Forscher, dem wir eine vortreffliche Arbeit über Actinienverdauung verdanken, von irgendeiner erheblichen Differenz der Wirkung von mit Chloroform versetztem Seewasser und der cölenterischen Flüssigkeit der Actinien auf Fibrin nicht überzeugen. Wurde Fibrin verwendet, welches vorher auf 58° erwärmt worden war (um die Blutenzyme zu zerstören), so ließ sich auch unter den günstigsten Temperaturverhältnissen (36° C) und innerhalb sehr langer Zeit eine merkliche Wirkung von seiten des flüssigen Inhaltes des cölenterischen Raumes nicht konstatieren. Auch ergab derselbe normalerweise keine Fällung beim Erhitzen und ebensowenig mit Ammoniumsulfat.

H. Jordan hat ganz neuerdings (32) die alten Versuche Kruken-

bergs mit besserem Erfolge wiederholt. Er „brachte Fibrin in kleine Beutel oder Umschläge von Fließpapier, die auf das sorgfältigste versiegelt wurden, so daß keinerlei Oeffnung zurückblieb. Der so hergestellte Beutel wurde in einen zweiten in genau derselben Weise eingesiegelt und bei einigen Versuchen noch dieser zweite in einen dritten. Das ganze wurde mit einer konzentrierten Lösung von Liebigs Fleischextrakt befeuchtet (in Anlehnung an die Versuche von Loeb und Nagel), um von den Actinien (*Anemonia sulcata*) spontan ingeriert zu werden. Am anderen Tage fanden sich die Beutel, stets von Schleim umgeben, ausgespieen im Glase liegen, das der Actinie zum Aufenthalte diente. Oeffnete man den Beutel, so fand man ihn stets des Fibrins beraubt.“ Das Fibrin war gekocht oder lange in Glyzerin aufbewahrt, ferner mit alkoholischer Thymollösung imprägniert worden. Kontrollversuche in Seewasser zeigten, daß Lösung oder bakterielle Verdauung nicht in Betracht kommen konnte.

Jordan schließt aus seinen Versuchen, „daß im Innern des Magens der Actinien ein Ferment (in Lösung) sich befindet oder sich befinden kann, geeignet, Fibrin aus einer Hülle herauszulösen, durch die sowohl die Mesenterialfilamente, wie die Acontien verhindert werden, mit dem Fibrin in unmittelbaren Kontakt zu kommen. So wenig Grund vorliegt, die Richtigkeit der Angaben Jordans zu bezweifeln, so glaube ich doch, daß sich das Ergebnis seiner Versuche sehr wohl mit der Annahme einer „plasmatischen“ Verdauung in Uebereinstimmung bringen läßt.

Eine solche hat für die Actinien zuerst Metschnikoff (53) auf Grund von Versuchen mit Karminfütterung behauptet. Er fand, daß bei Actinien „der größte Teil des verschluckten Karmins in die Zellen der Mesenterialfäden eindringt, welche deswegen als wahre Verdauungsorgane dieser Tiere aufgefaßt werden müssen. Dabei ist zu bemerken, daß es nur die gewöhnlichen Entodermelemente sind, welche Karmin aufnehmen, nie aber die Nesselzellen oder Drüsen der Mesenterialfilamente“. Metschnikoff ist daher geneigt, die einzelligen Drüsen des mittleren Fortsatzes als „Schleimdrüsen“ zu deuten, „zumal ganz ähnliche Elemente auch im Ektoderm vorkommen“. Später hat Willem (l. c.) Stückchen von koaguliertem Eiweiß, dem vorher Karminpulver beigemischt war, verfüttert und fand nach einigen Stunden Farbstoffkörnchen in den Entodermzellen des Gastralraumes, und zwar nicht sowohl in denen der Mesenterialfäden, sondern vielmehr in den angrenzenden Partien der Septen. Jedes Filament erscheint beiderseits begrenzt von einer breiten roten Körnchenzone und ebenso fanden sich Karminpartikel, wie es auch Metschnikoff angegeben hatte, in den Zellen, welche die „Flimmerstreifen“ von dem medianen „Drüsenstreifen“ trennen. War die Menge des verfütterten Karmineiweißes beträchtlich, so beschränkte sich die Ablagerung von Karmin nicht allein auf die eben erwähnten Partien des Entoderms, sondern erstreckte sich auf die gesamte Epithelbekleidung des cölenterischen Raumes. Auch selbst die Acontien, welche Metschnikoff stets frei von Karmin fand, enthielten bei *Sagartia* innerhalb der von Nessel- und Drüsenzellen freien Zone Farbstoffkörnchen. Es sind diese Versuche deswegen noch von besonderer Bedeutung, weil sie zeigen, daß es sich tatsächlich um die Aufnahme verdaulicher Nährstoffe handelt, welchen das Karmin

nur sozusagen als leicht nachweisbarer Index beigemischt war. Uebrigens hatte auch schon METSCHNIKOFF die Karminfütterungen nur zur Kontrolle vorgenommen und war stets bestrebt, seine Versuchstiere Nahrungsstoffe mit Farbkörnchen gemischt zu gleicher Zeit aufnehmen zu lassen. Er betont außerdem, daß Karmin an sich „sehr leicht verdaubar" sei, „indem es aufgelöst und resorbiert wird; es ist nur nicht nahrhaft und wird bald nach seiner Aufnahme wieder ausgeschieden". WILLEM konstatierte weiterhin auch die Aufnahme von Fetttröpfchen seitens der Entodermzellen der genannten Gebiete. Wie METSCHNIKOFF, fand er aber niemals Karmin oder Fett in den Zellen der Flimmer- oder der Drüsenstreifen.

Ganz analoge Versuche mit gleichem Resultate hat auch CHAPEAUX (5) angestellt. Nach Injektion von zwei Tropfen Olivenöl, welchem Karminpulver beigemischt war, fanden sich Oeltröpfchen sowohl wie auch Karminkörnchen in den Entodermzellen der Mesenterialfilamente und der Septa. Nach 4—8 Tagen waren die ersteren verschwunden (intracellular verdaut), während Pigmentkörnchen noch in den Zellen vorhanden waren. MESNIL verfütterte verschiedenen Actinien (*Anemonia sulcata, Actinia equina, Bunnodes gemmacea*) Blut sowie Fibrin mit Lackmus oder Karminpulver. Nach 12 Stunden fanden sich die Mesenterialfäden rosig gefärbt und Farbstoffkörnchen resp. Blutkörperchen waren überall an den schon erwähnten Stellen im Innern der Entodermzellen nachweisbar. Schon 5—6 Stunden nach der Aufnahme von geronnenem Blut (Vogelblut) fanden sich intracellular Blutkörperchen, welche nicht mehr elliptisch, sondern rundlich erschienen und deren Hämoglobin zum Teil schon nach außen getreten war. Dagegen hatten alle extracellular befindlichen Blutkörperchen sowohl Form wie Farbe bewahrt, auch wenn sie mit den Zellen der Mesenterialfäden direkt in Berührung standen. MESNIL hält diesen Befund für beweisend dafür, daß von einer extracellularen Verdauung auch in unmittelbarstem Kontakt mit den Mesenterialfilamenten (im Sinne von KRUKENBERG) nicht die Rede sein könne. Es bleibt aber dabei zu bedenken, daß die roten Blutkörper typischen Enzymen gegenüber sich außerordentlich widerstandsfähig zeigen, solange sie nicht tiefergreifend chemisch verändert sind. Möglicherweise vollziehen sich aber solche Veränderungen an den ins Innere der Zellen aufgenommenen Erythrocyten. Auch MESNIL fand, wie WILLEM, wenn große Mengen von Blutkörperchen eingeführt wurden, diese nicht nur innerhalb der verdauenden Zellen der Mesenterialfäden, sondern auch, wie wohl in geringerer Zahl, im Entoderm der Außenwand des Mundrohres, sowie in den Tentakeln.

Es ist sehr bemerkenswert und spricht für die noch verhältnismäßig geringe funktionelle Differenzierung der Zellen des Ento- und Ektoderms, daß auch die Elemente des letzteren bei Actinozoën feste Partikel von außen aufzunehmen imstande sind.

METSCHNIKOFF (53) beobachtete bei Fütterungsversuchen an *Actinia mesembryanthemum*, „daß die Tentakelenden dieser Actinie gewöhnlich sehr viel Karminkörnchen in sich aufnehmen. Desgleichen fand er im Ektoderm der Larven der lebendig gebärenden, eßbaren Actinie von Pantano (identisch mit *Bunodes sabelloides?*) immer Fremdkörper. „Je jünger die Larve, um so größer ist der Ein-

schluß an solchen Körnern. Oft sehen die Gastrulae ganz mißgestaltet aus, indem sie unsymmetrische Auftreibungen am Körper aufweisen und dabei ganz schmutzig sind. Die nähere Beobachtung zeigt sofort, daß dieser Schmutz nicht etwa von außen angeklebt ist, sondern im Innern von Ektodermzellen seinen Sitz hat; er besteht sowohl aus pechschwarzen, unregelmäßigen, oft eckigen Körpern, als aus regelmäßigeren, rundlichen, eiweiß- und fetthaltigen Körnchen (Metschnikoff, 52, Taf. 1, Fig. 6). Bei Untersuchungen lebender Larven sieht es aus, als ob das Ektoplasma sämtlicher Ektodermzellen verschmolzen wäre; die fremden Körper erscheinen erst in den tieferen Protoplasmaregionen entweder vor oder hinter dem Nucleus. Gewöhnlich liegen sie im Plasma direkt eingebettet, manchmal dagegen im Innern von Vakuolen was schon auf einen gewissen Verdauungsakt hindeutet. Die im Ektoderm liegenden Fremdkörper sind ganz identisch mit denjenigen, welche sich im Entoderm und auch in der Gastralhöhle der Larven befinden, was schon vollkommen hinreicht, um zu beweisen, daß sie eben von außen aufgenommene und nicht etwa dem Larvenkörper selbst angehörige Körper sind. Es stellt sich nämlich heraus, daß die im Mutterleibe befindlichen Actinienlarven dessen Kommensalen sind, welche von der durch die Mutter aufgenommenen Nahrung leben. Die im Wasser, in welchem die aus dem Actinienleibe herausgenommenen Larven leben, suspendierten Karminkörnchen werden von Ektodermzellen aufgefressen, was mittels sehr kurzer Pseudopodien an der freien Oberfläche der Zellen vollzogen wird." „Bei den Larven mit gekammertem Entoderm ist der Gehalt an fremden Stoffen im Ektoderm ein viel geringerer. Junge, noch im Mutterleibe befindliche Actinien, in deren Ektoderm sonst keine Fremdkörper mehr zu finden sind, behalten die Fähigkeit, Karminkörnchen aufzunehmen, welche vorzugsweise in das Ektoderm der Tentakeln und der Mundscheibe zu liegen kommen." (Metschnikoff.)

Wie ist nun die Verdauung so voluminöser Nahrungskörper, wie Krebse und Fischchen, bei den Actinien zu erklären, wenn, wie die Meisten annehmen, ein chemisch wirkendes, in den cölenterischen Raum entleertes Sekret fehlt? Wir stoßen hier auf die gleiche Frage, wie bei den Hydroïdpolypen und Hydromedusen, und sie ist wohl auch in gleicher Weise zu beantworten, wie dort. Es kommt auch hier wieder die besondere Beschaffenheit der betreffenden Entodermzellen in Betracht, ihre amöboïde Beweglichkeit und die Fähigkeit, sich zu einer Art von Plasmodium zu vereinigen, welches die Beutetiere allseitig umfließt. Nur liegen bei den Actinien die Bedingungen noch günstiger, indem durch die Bildung der Mesenterialfäden, welche in erster Linie als Verdauungsorgane in Betracht kommen, eine enorme Vergrößerung der Oberfläche bedingt wird. Bringt man ein Konvolut dieser Gebilde in eine Schale mit Seewasser, so sieht man nach Mesnil (51) sehr bald, wie sich dieselben am Boden, zum Teil auch an der Oberfläche, ähnlich wie ein Plasmodium ausbreiten oder, wenn sie einen festen Körper berühren, sich diesem allseitig anschmiegen. Dasselbe geschieht nun offenbar auch, wenn ein umfangreicherer fester Bissen verschlungen wurde. Die Mesenterialfäden umspinnen denselben nicht nur äußerlich, sondern sie dringen auch an allen Stellen, wo überhaupt die Möglichkeit dazu gegeben ist, ins Innere ein, die verdaulichen Teile förmlich durchwuchernd, so daß schließlich, wenn es sich etwa um einen Krebs gehandelt hat, nur der entleerte Panzer übrig bleibt. Man überzeugt sich davon am besten an einem Blutgerinnsel, welches einige Stunden nach dem Verschlingen von Mesenterialfilamenten fast in seiner ganzen Masse dicht durchsetzt gefunden wird. Die Entodermzellen der Fäden selbst sind ganz erfüllt von

Blutkörperchen. Auch BIELOOUSSOW (1aa) hat diese Durchdringung der Beutetiere mit Mesenterialfäden beobachtet.

Wie sind nun aber die einer solchen Auffassung anscheinend so ganz widersprechenden Versuche JORDANS (32) mit den versiegelten Papiersäckchen zu deuten? Ich glaube, daß man hierbei in erster Linie die von allen neueren Autoren übereinstimmend hervorgehobene Tatsache berücksichtigen muß, daß zum Zustandekommen der Verdauung bei den Actinien unter allen Umständen eine unmittelbare Berührung der Ingesta mit gewissen Zellen der Mesenterialfäden erforderlich ist. Man darf vielleicht diese Art der Einwirkung am ehesten jenen Vorgängen vergleichen, wo einzellige, amöboid bewegliche Organismen (wie z. B. Vampyrellen) oder Pilzfäden sich geschützter Protoplasmamassen dadurch bemächtigen, daß sie die schützenden Cellulose- oder auch Chitinhüllen in unmittelbarem Kontakt auflösen oder, wie man wohl sagen darf, „verdauen". Es scheint nicht ausgeschlossen und jedenfalls der Prüfung bedürftig, ob nicht etwa zartere Partien des Chitinpanzers eines verschluckten Beutetieres auch bei Actinien durch die sich dicht anschmiegenden Zellen der Mesenterialfilamente aufgelöst werden. Im einen wie im anderen Falle würde dies natürlich nur durch an der Grenzfläche ausgeschiedene und zur Wirkung kommende Enzyme ermöglicht werden, und das gleiche wäre dann, wie man leicht sieht, auch für die Lösung plasmatischer Gewebsbestandteile vorauszusetzen, die direkt mit jenen verdauenden und resorbierenden Zellen in Berührung kommen. Eine solche Berührung aber und zwar mit einer verdaulichen oder resorbierbaren Substanz scheint die unerläßliche Vorbedingung für die Absonderung von Enzymen zu sein (ähnlich wie bei *Drosera*). Man sieht leicht, daß es sich hier nicht sowohl um eine „intracellulare" Verdauung, sondern um einen Vorgang handelt, bei welchem an der Grenzfläche ausgeschiedene Enzyme, mehr oder weniger lokal zur Wirkung kommen. Dies schließt nun aber, wie mir scheint, keineswegs aus, daß, wenn, wie in den JORDANschen Versuchen, die zu verdauende Substanz (Fibrin) sich innerhalb einer leicht durchlässigen Hülle (Filtrierpapier) befindet, deren chemische Beschaffenheit (Imbibition mit Fleischextrakt) die lokale Ausscheidung von Enzymen ermöglicht, diese sich weiterverbreiten und wiewohl in starker Verdünnung, bis zu dem Nahrungsstoff vordringen. In der Tat gibt JORDAN ausdrücklich an, daß es sich immer nur „um eine wenig energische Proteolyse" gehandelt hat, indem „durch den dreifachen Beutel in etwa 14 Stunden eine kleine Fibrinflocke nicht vollständig gelöst worden war". Leider hat es JORDAN verabsäumt, den flüssigen Inhalt seiner Beutel oder den aus ihrer Wand ausgedrückten Saft auf eine etwaige verdauende Wirkung zu prüfen. Ließe sich feststellen, daß eine mit Fleischextraktlösung getränkte Papierkugel nach längerem Verweilen im cölenterischen Raume Proteosen aufgenommen hat, so dürfte die ausgesprochene Ansicht wohl als bewiesen gelten können. Der Unterschied zwischen der gewöhnlichen „sekretiven" Verdauung der höheren Tierformen und jenem Vorgang bei den Cnidariern läge dann wesentlich darin, daß bei diesen kein eigentlicher Verdauungssaft in größerer Menge gebildet wird, sondern nur eine in unmittelbarer Berührung mit bestimmten Zellen erfolgende En-

zymbildung an der Grenzfläche die Ursache der schließlichen Lösung der Nahrungskörper bildet. Erst die aus dem Zerfall derselben hervorgegangenen kleinen Partikel werden ins Innere jener Zellen aufgenommen und nun im strengen Wortsinne „intracellular“ verdaut.

Handelt es sich um eine sehr kompakte, widerstandsfähige Nahrungsmasse, so spielt sich der Verdauungsprozeß wesentlich im zentralen Magenraum ab und das Epithel der entfernter liegenden Partien (Tentakel, Mundrohr) erscheint kaum beteiligt. Dagegen nehmen außer den Mesenterialfäden auch die übrigen Entodermzellen teil, wenn der Bissen voluminös, aber verhältnismäßig weich ist (Blutgerinnsel). Bei der Verteilung derartiger Nahrungsmassen in den Nebenräumen der Leibeshöhle dürfte die kräftig entwickelte Muskulatur der Septa eine wesentliche Rolle spielen.

Um den intracellular sich abspielenden Verdauungsvorgang mehr in seinen Einzelheiten zu studieren, empfiehlt Mesnil besonders Fütterung mit Blutgerinnseln. Man überzeugt sich dann, daß die Blutkörperchen in den Zellen entweder einzeln oder zu mehreren in Vakuolen eingeschlossen liegen. Die nächste Veränderung besteht darin, daß sie kugelige Form annehmen, ohne zunächst Farbstoff abzugeben. Der Austritt von Hämoglobin beginnt in der Regel erst 6—7 Stunden nach der Aufnahme und erreicht sein Maximum etwa am 2. Tage. Ein Teil des Hämoglobins gelangt in die Leibeshöhle und verbreitet sich durch das ganze Innere des Tieres. Dabei nehmen die Tentakel in der Mehrzahl der Fälle eine lebhaft rote Farbe an und man findet ihren Hohlraum erfüllt mit einer roten Flüssigkeit ohne körperliche Elemente. Die Kerne der Blutkörperchen (Vogelblut) erweisen sich immer am meisten widerstandsfähig und erscheinen noch nach 3 Tagen völlig unverändert, werden aber später auch gelöst.

Sehr bemerkenswert ist es, daß, wie Mesnil (l. c.) fand, die Mesenterialfäden von *Anemonia sulcata* 2—3 Tage nach der Blutfütterung sich grün färben. Die verdauenden Zellen enthalten zu dieser Zeit noch reichlich Blutkörperchen, während die nichtverdauenden mit zahlreichen grünen Körnchen erfüllt sind. In den Grenzgebieten findet sich diffus gelöstes Hämoglobin, dessen Farbe Uebergänge nach Grün aufweist. Nach beendeter Verdauung der Blutkörperchen erhält sich das offenbar aus der Umwandlung des Blutfarbstoffes hervorgegangene grüne Pigment noch lange Zeit, um schließlich ausgestoßen zu werden. Mesnil sah Actinien nach mehrmaliger Blutfütterung oft Schleimklümpchen auswerfen, welche lebhaft grün gefärbt waren. Man findet unter diesen Umständen das Pigment nicht nur in den Zellen der Mesenterialfäden, sondern auch im übrigen Endothel. Es liegt nahe, an die Bildung von Biliverdin oder wenigstens einen verwandten Farbstoff zu denken. Hiermit scheinen auch die Löslichkeitsverhältnisse übereinzustimmen. Mesnil fand das grüne Pigment unlöslich in Wasser, Chloroform und Aether, dagegen teilweise löslich in starkem Alkohol (90°), mit schön grüner Farbe vollkommen löslich in angesäuertem Alkohol sowie in Eisessig.

Schon Metschnikoff (53) konstatierte, daß blaue Lackmuspartikel nach der Aufnahme von seiten der Entodermzellen bei Actinien sich röten, und das gleiche konstatierte auch Chapeaux, der hierfür junge, durchsichtige Embryonen von *Sagartia* besonders geeignet fand. Endlich hat auch Mesnil die gleiche Tatsache an verschiedenen Actinien und bei Verabreichung mannigfacher Nahrungsstoffe beobachtet. Wurde *Cylista (Sagartia) viduata* oder *Anemonia sulcata* mit Krebsfleisch, Muskeln von *Patella* oder *Helix*, Fibrin oder auch Blutgerinnseln gefüttert, denen in Meerwasser fein verteiltes Lackmuspulver zugemischt war, so zeigten die Mesenterialfilamente schon nach 24 Stunden eine rötliche oder lila Färbung. Bei mikroskopischer Untersuchung ergab sich, daß dieselbe der Hauptsache nach durch

gelösten Farbstoff verursacht war, welchen die absorbierenden Zellen der Filamente enthielten. Außerdem fanden sich noch blaue und violette Körnchen. Jedenfalls herrscht in den Verdauungsvakuolen eine schwach saure Reaktion, während außerhalb der verdauenden Endothelzellen die Reaktion stets alkalisch gefunden wird. Bei überreichlicher Nahrungszufuhr scheiden die Actinien oft einen Teil der eingeführten Stoffe (Fibrin) aus und man findet dann die beigemischten Lackmuskörnchen immer blau. Auch von vornherein gelöste Farbstoffe (Methylgrün, Vesuvin, Ammoniakkarmin) werden nach der Injektion bei *Anemonia sulcata* in Verdauungsvakuolen der Mesenterialfilamente gespeichert.

Auch JORDAN (32) hat Actinien mit Fibrin gefüttert, welchem Kongorot oder Lackmus beigemischt war. Die gefärbten Stücke wurden sorgfältig mit Fischfleisch umgeben, um ihre Aufnahme zu erleichtern. Er fand im Gastrointestinalraum während der Verdauung stets schwach alkalische Reaktion. Ueber die Reaktion der Verdauungsvakuolen teilt er keine Versuche mit, glaubt aber, daß dieselbe zunächst (vor Beginn der eigentlichen Verdauung) schwach sauer sei.

c) Die Enzyme der Actinien.

KRUKENBERG (36, 37), welcher zuerst die Meinung vertrat, daß die Verdauung bei den Actinien nicht sowohl intracellular (intraplasmatisch) als vielmehr durch unmittelbaren Kontakt der Nahrungskörper mit den Mesenterialfäden bedingt werde, hielt es zur Erklärung der Auflösung voluminöser und gut geschützter Beutetiere, wie Krebse und Fischchen, für nötig, eine Selbstverdauung derselben zu Hilfe zu nehmen. Er glaubte, „daß viele Cölenteraten auf die Enzyme ihrer Beute angewiesen sind und daß mittels dieser vorzugsweise die Verflüssigung der Nahrung in den cölenterischen Räumen dieser Tiere erfolgt“, eine Annahme, deren Unwahrscheinlichkeit ohne weiteres erhellt, und die außerdem von WILLEM (72) direkt experimentell widerlegt wurde, indem er zeigte, daß abgestorbene Krebschen, welche aus dem Innern einer Actinie herausgenommen und in Seewasser gebracht wurden, noch nach einem Tage in ihren Weichteilen unversehrt gefunden wurden.

Demungeachtet fand KRUKENBERG „das Körpergewebe bei einigen Arten unter den höheren Cölenteraten nicht weniger mit Enzymen geschwängert, wie bei den Spongien“. Ein Glyzerinextrakt von den Septen des cölenterischen Raumes von *Anthea viridis* „besaß keine eiweißverdauende Wirkung in neutraler wässeriger und 2-proz. Sodalösung; wohl aber wirkte es in 1—2 Stunden auf rohes Fibrin in 0,1—0,2-proz. HCl, 1—4-proz. Weinsäure und 0,5—4-proz. Milchsäure verdauend ein. Ebenso unwirksam in alkalischer und neutraler Flüssigkeit erwies sich das Enzym der Tentakeln, welches nicht weniger rasch in 0,2-proz. HCl rohes Fibrin verdaute. Unter den Verdauungsprodukten befanden sich reichlich Peptone nachweisbar in dem Dialysate durch das MILLONsche Reagens, sowie durch NaOH-Lauge und $CuSO_4$, und in der verdauten Flüssigkeit entstand ein starker Neutralisationsniederschlag. Sonderbarerweise sollen nun die Mesenterialfäden (KRUKENBERG spricht von den Geschlechtsdrüsen) ein „tryptisches Enzym“ enthalten, „welches rohes (nicht gekochtes) Fibrin unter Bildung von Peptonen in einer 2-proz. Sodalösung und in Wasser bei neutraler Reaktion in etwa 4 Stunden verdaute“. An anderer Stelle führt KRUKENBERG an, daß der wässerige oder Glyzerinauszug der Mesenterialfäden von *Sagartia* und *Anthea* rohes Fibrin „oft äußerst rapide (binnen $^1/_2$—1 Stunde) bei 38—40° C verdaut“. Der wässerige Auszug der Mesenterialfäden von *Cerianthus cylindricus* soll dagegen „in sehr wirksamer Menge ein peptisches Enzym enthalten (rohes Fibrin wurde bei 38° C in $^1/_2$—1 Stunde in 0,2-proz. HCl

vollständig verdaut); ein tryptisches scheint darin vollständig zu fehlen (Unwirksamkeit auf rohes Fibrin in 1—2-proz. nicht thymolisierter Sodalösung bei 38° während 24—30 Stunden), wenigstens gelang es nicht, ein solches aus den Filamenten durch Wasser, 1—2-proz. Sodalösung oder durch Glyzerin zu extrahieren." „Diastase war bei *Anthea* in keinem dieser Auszüge durch eine saccharifizierende Wirkung auf gekochte Stärke nachzuweisen." Auch in Glyzerinauszügen der Tentakel und „der mehr äußerlich gelegenen resistenten Gewebsteile" von *Actinia mesembryanthemum* will Krukenberg ein „peptisches Enzym" nachgewiesen haben, welches in 0,2-proz. HCl, 1—2-proz. Milchsäure und in Weinsäurelösungen verschiedener Konzentration rohes, aber nicht gekochtes Fibrin in 2—6 Stunden verdaute. „Aehnlich verhielten sich die durch Verreiben der ganzen Tiere mit Glyzerin erhaltenen Extrakte von *Tubularia coronata, Lucernaria auricula* und von den aus dem Stamme von *Alcyonium digitatum* herausgedrückten Einzelpolypen."

„Bei *Alcyonium palmatum* gelang die Extraktion von eiweißverdauenden oder gekochte Stärke diastatisch verändernden Enzymen durch eine Behandlung des lebenden Gewebes aus dem Cönenchym, wie einer großen Zahl aus dem gemeinsamen Stamme herausgedrückter Einzelpolypen mit Säure (0,2-proz. HCl), Sodalösung (2-proz.), Wasser oder Glyzerin nicht. Der Preßsaft aus den Geweben (auf einen Gehalt von 2-proz. Essigsäure, 0,2-proz. Soda gebracht) war ebenfalls in saurer und alkalischer Lösung dem rohen Fibrin gegenüber unwirksam." Um zu prüfen, ob die extrahierten Enzyme im lebenden Tier wirksam werden können, zog Krukenberg 2—3 Zoll lange Fibrinfäden mittels einer Nadel dicht unter der Epidermis oder den tiefer liegenden Schichten durch Actinien hindurch. „Im Verlaufe von 8—14 Stunden war das Stück des Fibrinfadens, welcher mit dem Körpergewebe in Berührung war, regelmäßig verschwunden, und die Sektion lehrte, daß es auch resorbiert war, denn nichts war davon in der künstlich geschaffenen Rinne nachweisbar. Die beiden aus dem Körper hervorstehenden Enden der Flocke befanden sich im Wasser."

Der höchst fragwürdige Charakter aller dieser sich zum Teil widersprechenden Angaben Krukenbergs liegt klar zutage, und es macht einen befremdlichen Eindruck, wenn er, „überzeugt von der Existenz einer Verdauung im Körpergewebe einiger Cölenteraten", unmittelbar darauf den Satz ausspricht: „Der Organismus der Cölenteraten kennt nur eine Ernährung per resorptionem; er ist nicht befähigt, durch einen Verdauungssaft sich enzymfreie, feste Kost selbst resorptionsfähig zu machen". Die totale Unklarheit seiner Vorstellungen geht unter anderem auch daraus hervor, daß er in einer und derselben Abhandlung behauptet, daß die Mesenterialfäden von *Anthea* und *Sagartia* ein trypsinähnliches Enzym enthalten, wenig später aber heißt es von denselben Actinien, daß sie rohes Fibrin und rohe Fleischstückchen „durch die lebenden Zellen als solche" in lösliche Substanzen überführen ohne Mitwirkung von Enzymen.

Versuche über den Enzymgehalt der Mesenterialfäden hat schon L. Fredericq (14) und später M. Chapeaux (5) mitgeteilt. Der letztere zerrieb die gehörig gereinigten Filamente sowie die zugehörigen Septa mit etwas Seewasser in einem Mörser und filtrierte nach 4—6 Stunden. Die klare, schwach alkalische Flüssigkeit löste Fibrin in verhältnismäßig kurzer Zeit. Eine Flocke von mehr als 2 g wurde bei 16° C in etwa 8 Stunden gelöst und nach 12 Stunden fanden sich nur noch „Peptone" (Albumosen?). L. Fredericq hielt das betreffende Enzym für identisch mit dem „Trypsin" der Wirbeltiere und fand es nur wirksam bei neutraler oder alkalischer Reaktion. Dagegen konstatierte Chapeaux, daß auch schwach saure Reaktion die Wirkung keineswegs verhindert, doch erwies sich alkalische Reaktion unter allen Umständen günstiger. Der Enzymgehalt scheint während der Verdauung viel größer zu sein als im nüchternen Zustande.

Außer einer trypsinähnlichen Protease fand Chapeaux auch noch ein fett-

spaltendes Enzym in den Wasserauszügen von Mesenterialfäden, dagegen erwiesen sich dieselben gegen Kohlehydrate (Stärke, Cellulose) ganz indifferent.

Die genauesten Angaben über Actinienenzyme verdanken wir MESNIL (51). Er zerkleinerte die frischen Filamente von *Anemonia sulcata* und *Adamsia Rondeletti* mit der Schere, verrieb sie dann mit Sand und etwas Seewasser (1 g der mit Filtrierpapier abgesaugten Fäden auf 10 ccm Wasser). Ein solcher Auszug hielt sich, mit Chloroform versetzt, auf Eis lange Zeit und wurde für die Versuche noch mit dem mehrfachen (dreifachen) Volumen chloroformierten Meerwassers versetzt. In anderen Versuchen kamen die Filamente bei 35° C auf Papier angetrocknet zur Verwendung. Bei Lichtabschluß bewahrten sie in diesem Zustande monatelang ihre Wirksamkeit. Auch in diesem Falle wurde 1 g der frisch gewogenen Fäden mit 10 ccm Seewasser extrahiert. In gleicher Weise wurden dann auch Extrakte anderer Körperteile (Tentakel, Acontien, Oesophagus [Mundrohr]) hergestellt, wobei sich, wie zu erwarten war, bald herausstellte, daß die Mesenterialfilamente bei weitem am reichsten an Enzymen waren.

Die Reaktion solcher Auszüge entsprach im allgemeinen der des Meerwassers und es bedurfte des Zusatzes äquimolekularer Mengen von Soda resp. Säure (HCl), um auf Phenolphtaleïn im Sinne alkalischer, auf Methylorange im Sinne saurer Reaktion zu wirken. Es ergab sich, daß die „Actinoprotease" bei neutraler, alkalischer, aber auch bei schwach saurer Reaktion wirksam ist und im allgemeinen tryptischen Charakter zeigt. Das Optimum der Temperatur liegt zwischen 36 und 45° C, doch wird rohes Fibrin auch schon bei viel niedrigeren Temperaturen verdaut (10—20°) und selbst bei 5—8° C erfolgt, allerdings erst nach 1—2 Monaten, Lösung. Es ist dies von Bedeutung, da ja unter normalen Verhältnissen die Temperatur des Wassers, in welchem die Actinien leben, 15—20° C nicht leicht übersteigt und oft wesentlich tiefer liegt. Bei 55—60° C wird das Enzym bereits zerstört. Auch die Natur der Verdauungsprodukte kennzeichnet die Actinoprotease als ein trypsinähnliches Enzym: 1 ccm der Fermentlösung (entsprechend 0,1 g der Mesenterialfäden) liefert mit 1 g Fibrin in etwa 24 Stunden eine Lösung, welche nach einigen Tagen keine Fällung mehr mit HCl gibt und beim Kochen sich nur ganz wenig trübt. Die Xanthoproteïn-Reaktion, die MILLONsche und Biuretreaktion liefern ein positives Ergebnis, doch tritt letzterenfalls niemals eine reine Rotfärbung auf, immer erscheint noch Blau beigemischt. Beim Eindampfen der Flüssigkeit scheiden sich spärliche und kleine Aggregate von Tyrosinkristallen aus. Bei vorsichtigem, tropfenweisem Zusatz von Bromwasser erfolgt Violettfärbung und schließlich Ausscheidung eines violetten Sedimentes (Tryptophanreaktion). Gekochtes Fibrin sowie koaguliertes Eieralbumin werden viel schwieriger angegriffen, doch erfolgt auch in diesem Falle wenigstens teilweise Lösung und Peptonbildung, namentlich wenn es sich um koaguliertes Eiweiß in feinster Verteilung handelte. Weniger geeignet erwiesen sich METTsche Röhrchen. Rote Blutkörperchen werden durch die enzymhaltigen Extrakte in ganz ähnlicher Weise verändert, wie in dem Falle, wenn sie ins Innere verdauender Endothelzellen aufgenommen wurden. Bemerkenswert ist die sehr verschiedene Intensität der Wirkung auf quergestreifte Muskelfasern verschiedener Tiere: 1 ccm der Enzymlösung verdaute 40 cg Crustaceenmuskeln bei 36° C in 15 Stunden; unter gleichen

Verhältnissen wurden aber nicht einmal 10 cg Kaninchenmuskeln gelöst. Mesnil bezieht dies nur zum Teil auf die spezifische Beschaffenheit der Fasern und nimmt außerdem auch eine hemmende Wirkung des Blutserums der Säugetiere an (ein „Antienzym“).

Fettspaltung (durch eine „Actinolipase“) ließ sich mit den Extrakten nur bei Anwendung von Monobutyrin mit Sicherheit feststellen, während Oelemulsionen kein unzweifelhaftes Resultat ergaben. Die Zerlegung des Monobutyrins erfolgte noch bei 6 ° C und schien ihr Optimum bei etwa 40 ° zu haben. Die verzuckernde Wirkung auf gekochte Stärke war immer nur sehr schwach.

Außer mit den Mesenterialfäden experimentierte Mesnil (bei *Adamsia*) auch noch mit anderen Teilen des Actinienkörpers (Tentakel, Genitaldrüsen der Septa, Acontien, Partien des äußeren Integumentes), wobei sich, im Gegensatze zu Krukenbergs Angaben, herausstellte, daß die Verdauungsenzyme so gut wie ausschließlich in Zellen der Mesenterialfilamente enthalten sind, wie ja wohl mit Rücksicht auf die Rolle, welche diese Gebilde unzweifelhaft bei der Verdauung der Actinien spielen, zu erwarten war. Ein Einfluß verschiedener Ernährung (Fibrin, Blutgerinnsel vom Hammel oder vom Huhn, Muskeln von *Helix*) auf die Actinoprotease ließ sich nicht feststellen.

Neuerdings haben E. Abderhalden und R. Heise (1) das Vorkommen eines peptolytischen Enzyms bei *Actinia equina* nachgewiesen. „Der Nachweis derartiger Fermente läßt sich auf zwei Arten sehr leicht führen. Entweder man benützt ein optisch aktives Polypeptid oder ein racemisches, das asymmetrisch gespalten wird, und verfolgt das Drehungsvermögen der Lösung nach dem Zusatz des entsprechenden Substrates (Drüsensekret oder Preßsaft aus Organen). Die Fermenthydrolyse läßt sich ferner ohne besondere Vorkehrungen verfolgen, wenn man Polypeptide zur Untersuchung wählt, an deren Aufbau Aminosäuren beteiligt sind, welche in Wasser sehr schwer löslich sind — wie z. B. Tyrosin. Es wurde einesteils Glycyl-l-Tyrosin oder ein aus Seide dargestelltes tyrosinreiches Pepton (Pepton „Roche“) verwendet (1 g Pepton in 2 ccm Wasser). Das Vorhandensein eines peptolytischen Enzyms machte sich dann an dem in die betreffende Lösung eingehängten „Darm“ schon nach wenigen Stunden durch reichliche Abscheidung von Tyrosinkristallen bemerkbar“.

Viel weniger genau als über die Hydroïdpolypen und Actinien sind wir über die entsprechenden Vorgänge bei den

B. Scyphomedusen (Acraspeda).

unterrichtet, deren Körperform sich von den Scyphopolypen in ähnlicher Weise ableitet, wie jene der Hydromedusen von den Hydropolypen.

Die acraspeden Medusen besitzen einen flach gewölbten Schirm, dessen Gallerte nicht selten von knorpelartiger Härte ist. Der Schirmrand ist entweder dauernd oder doch bei den als „*Ephyra*“ bekannten Jugendformen durch tiefe Einkerbungen in (16) Randlappen geteilt, zwischen welchen die Randtentakel liegen, die bei den Scyphomedusen nicht mehr die wichtige Rolle spielen, wie bei den Hydromedusen, und daher manchmal ganz fehlen. Dies steht in Zusammenhang mit der Bewaffnung der Mundöffnung mit vier kräftigen Fangapparaten, den Mundarmen, welche vornehmlich zum Ergreifen der Beute dienen und nichts anderes

darstellen als die vier in lange Zipfel verlängerten Ecken der kreuzförmig gestalteten Mundöffnung (Fig. 92). Sie hängen bei den Semaeostomen (*Aurelia*) wie flatternde Fahnen aus der Schwimmglocke heraus. Jeder Mundarm vertieft sich an der der Hauptachse zugekehrten Seite rinnenartig in der Längsrichtung. Dieser inneren Rinne entspricht nach außen eine vorspringende Mittelrippe. Der ektodermale Schlund erstreckt sich im Innern des Mundrohres bis an die Basis desselben, wo er in den flachen, scheibenförmigen Zentralmagen mündet. Von der Peripherie desselben gehen acht größere taschenförmige Ausstülpungen ab, in die Randlappen hinein, und ferner acht kleinere an die zwischengelegenen Einschnitte, in welchen oft die Tentakel entspringen. Vier von den ersteren werden als Gastrogenitaltaschen bezeichnet und dienen einerseits zur Verdauung, andererseits enthalten sie die Geschlechtsorgane. Ihre Innenwand ist von Gruppen kleiner, lebhaft beweglicher „Gastraltentakel" besetzt, welche auf ihrer Oberfläche reichlich Drüsenzellen führen. Alle diese Aussackungen des Zentralmagens (Radialtaschen) lösen sich bei vielen Medusen im völlig entwickelten Zustande in ein Netzwerk anastomosierender Gefäße (Gastrovaskularkanäle) auf (Fig. 92).

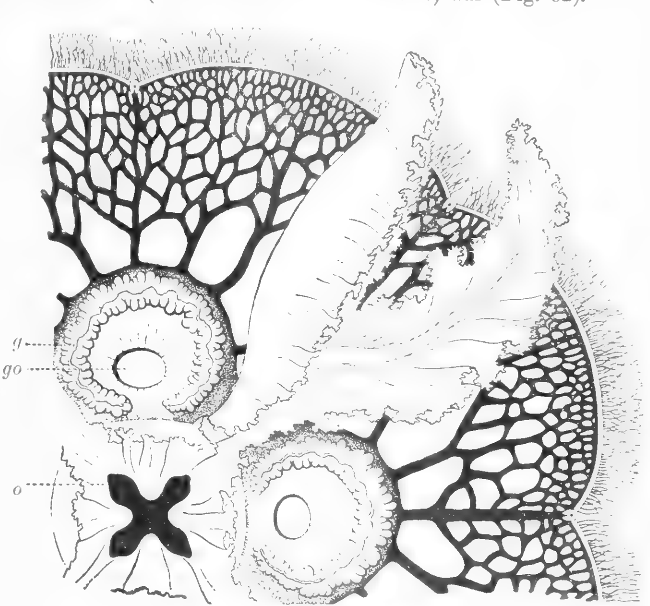


Fig. 92. *Aurosa furcata*, etwas mehr als ein Quadrant (nach HAECKEL aus HATSCHEK). *o* Mundöffnung mit einem gegabelten Mundarm, *g* Geschlechtssäckchen, *go* Zugang zu demselben von der schwarzgezeichneten Gastraltasche aus, am Rand zahlreiche Tentakeln, dazwischen 3 Sinneskörperlappen mit Sinneskörper.

„In der Gruppe der Rhizostomen (Fig. 93) teilen sich die vier Mundarme in acht selbst wieder verästelte Arme und erfahren zugleich eine eigentümliche Veränderung, indem die Mundöffnung sich durch Verwachsung schließt und die Verwachsung auch auf die Ränder der Mundarme übergreift. Hierbei werden kleine Oeffnungen ausgespart, welche zu vielen Hunderten vorhanden sind und für den verloren gegangenen einheitlichen Mund dem Tiere Ersatz liefern." (RICH. HERTWIG.)

a) Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Angaben über Nahrung und Nahrungserwerb der Scyphomedusen sind in der Literatur sehr spärlich und PÜTTER hat diesen Umstand daher auch besonders hervorgehoben und zugunsten seiner Theorie verwertet. Dennoch besteht kein Zweifel, daß geformte Nahrung und

zwar unter Umständen sehr große Körper aufgenommen werden. Rauschenplat (63a) fand bei *Aurelia aurita* in den Radialkanälen

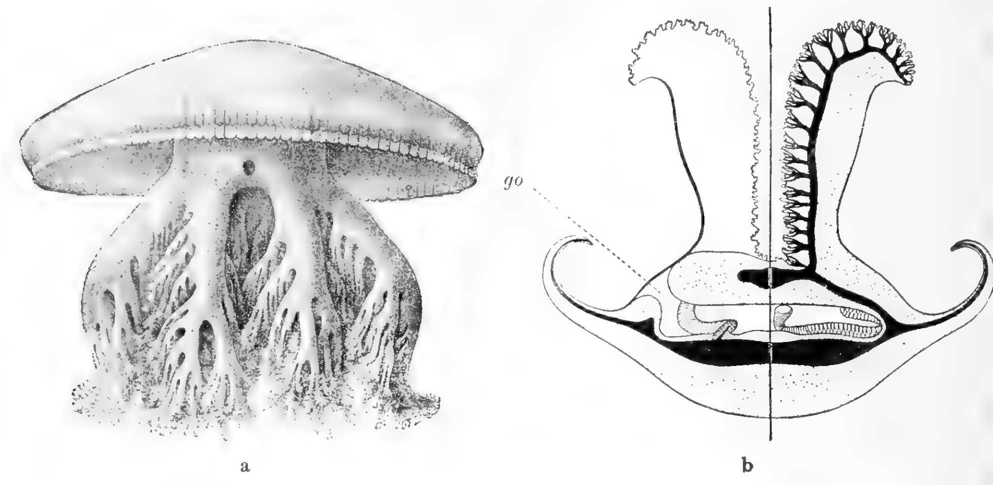


Fig. 93a u. b. a *Polyclonia frondosa* in seitlicher Ansicht. b *Cannorhiza connexa*, eine rhizostome Meduse im vertikalen Durchschnitt; links ist der Schnitt in gastroradialer, rechts in septoradialer Richtung geführt. Die vier Subgenitalhöhlen sind zu einem einzigen „Subgenital-Porticus" vereinigt, der durch die vier Subgenitalostien (*go*) nach außen mündet. Die Mundöffnung der Rhizostomen ist in ihrem zentralen Teil obliteriert und nur periphere Teile sind als zahlreiche Saugmündchen offen geblieben (nach Haeckel, zum Teil schematisch).

kleine Klumpen von Ceratien und anderen Planktonorganismen. In einem dichten Quelleuschwarm wurden viele gesehen, die halbverdaute Heteronereïden von 3—5 cm Länge in den Magentaschen hatten. Auch größere Nahrungsbrocken finden sich gelegentlich, z. B. kleine Fische (zit. nach Pütter, 63aa). Besonderes Gewicht legt Pütter auf die Rhizostomen, bei welchen der in der Jugend wie bei allen anderen Medusen vorhandene Mund später obliteriert, während zugleich die gekräuselten Ränder der Mundarme in ihrer ganzen Länge bis auf zahlreiche offene Kanälchen (Saugmündchen) verwachsen, welche von außen in den Zentralkanal der Mundarme hineinführen (Fig. 93b). Dieser führt selbst wieder in den geschlossenen Schlund. Durch jene Saugöffnungen sollten nun die Tiere ihre Nahrung aufsaugen oder sich sogar an andere Tiere ansaugen. So bezeichnete schon Tilesius (1829) die Rhizostomen als „*Animalia siphonizantia*", und glaubt, daß sie sich „durch eine zahllose Menge von Saugporen ernähren, welche an der äußeren Fläche ihrer 8 Arme ihren Sitz haben, und den abgesogenen Nahrungssaft durch verästelte Haarröhrchen in die Röhren der Arme und aus diesen in den Magen ergießen".

Brandt (2) stellte dann zuerst fest, daß die Rhizostomen in der Jugend einen Mund besitzen und daß derselbe erst während des späteren Wachstums obliteriert. Doch steht auch er noch auf dem Standpunkt, daß die Nahrungsaufnahme durch eine Saugwirkung der Mundarme vor sich gehe. Nach welchen physikalischen oder mechanischen Grundsätzen dies aber erfolgen soll, bleibt dunkel.

„Man hat hierbei besonders auf die Kapillarität der Gefäße der Saugarme hingewiesen; möglicherweise wirkt auch die Kontraktilität der Gefäße in den Armen mit oder es nehmen die Oscillationen des Wassers der membranösen Wandungen des Magens durch das rhythmische Zu- und Aufklappen des Schirmes Anteil. Exakte physiologische Experimente haben hierüber zu entscheiden ... Bisher ist selbst das Aufsaugen von Flüssigkeit noch keineswegs eine konstatierte Tatsache.“ Dann wird von BRANDT noch das Vorkommen von Fischen in der Zentralhöhle des Gastrovaskularsystemes erwähnt und eine darauf bezügliche Stelle von BLAINVILLE zitiert, welcher sagt: „J'ai moi-même aussi trouvé quelquefois de petits poissons dans les equorées et même dans les rhizostomes.“ BRANDT fügt selbst einen Fall hinzu, wo sich in der Magenhöhle eines halberwachsenen Exemplares von *Rhizostoma* ein lebender junger *Portunus holsatus* von etwa 6–8 mm Länge befand. „Ich übernehme es nicht, sagt BRANDT, zu entscheiden, wie er in die Zentralhöhle der *Rhizostoma* gelangt war, doch könnte man unter anderem sehr wohl zulassen, daß er bereits als Larve oder in der frühesten Jugend eingewandert ist.“ Einer solchen Auffassung wird durch eine spätere Beobachtung von GRENACHER und NOLL der Boden entzogen, welche einmal aus einer der Trichteröffnungen der Mundarme (von *Crambessa*) einen kleinen, halbverdauten Fisch von etwa Zolllänge hervorzogen, ein Beweis, daß es sich um eine Verdauung innerhalb der Krause handelte (zit. nach HAMANN, 27).

Eine genauere Untersuchung der „Saugkrausen“ („Trichterkrausen“ HAMANN) an der Axialseite der Mundarme lehrt, daß der offene Rand derselben mit kleinen, tentakelähnlichen Organen (Digitellen) besetzt ist, welche sofort an die Gastralfilamente erinnern. Während diese aber vom Entoderm überzogen sind, handelt es sich bei den „Digitellen“ um ektodermale Bildungen (Fig. 94).



Fig. 94. *Cotylorhiza tuberculata.* a Trichterkrause geschlossen, b Trichterkrause geöffnet. Der Rand von den Digitellen eingesäumt (nach HAMANN).

In jede Trichterkrause führt ein Kanal, der am Grunde derselben in den „Hauptkanal“ mündet. Die Trichterwand wird von der Krause gebildet, während den Trichterstiel der Kanal vorstellt. Alle diese kleinen Kanäle münden in das eine Hauptrohr des Armes. Die Trichterkrausen werden vom Entoderm ausgekleidet, dessen Zellen von hoher zylindrischer Gestalt sind. Auf das Entoderm folgt eine

dünne Lage Gallerte und auf diese die Epithelmuskelzellen des Ektoderms. Die Muskelfibrillen verlaufen in der Richtung der durch die Krause gelegten Längsachse. „Das ganze Organ mit seinen Digitellen ist einer außerordentlichen Ausdehnung fähig. Denken wir nur unsere Süßwasser-*Hydra*, welche dieselben Epithelmuskelzellen besitzt. Sie kann sich von einem bis auf wenige Millimeter kontrahierten Zustand bis zu mehreren Zentimetern ausdehnen. Und wie sich dann weiter die Tentakel einer *Hydra* kontrahieren und ausdehnen können, so werden es auch die Digitellen vermögen." (Hamann, 27.) Neben den offen nach außen mündenden Trichterkrausen finden sich an den Mundarmen der Rhizostomen noch geknöpfte Nesselkolben, die durch Verwachsung der einzelnen Digitellen in zirkulärer Richtung entstehen. In manchen Fällen zieht sich die Krause in die Länge, so daß aus der ursprünglich runden Trichteröffnung eine langgezogene, schlitzförmige Oeffnung entsteht, an deren beiden Rändern die Digitellen in je einer Reihe stehen.

Für die Funktion der „Trichterkrausen" („mundtragende Lappen" Grenachers) ist es wichtig, daß es sich, wie schon Grenacher und Noll betonten, hier keineswegs um „mikroskopische Oeffnungen" handelt, sondern „daß zur Aufnahme der Nahrung geräumige, zentimetergroße Trichter dienen, an deren Proximalende ein Kanal ausgeht, welcher zu den Nebengefäßen führt" (Hamann). Die Nahrungsaufnahme vollzieht sich nach Hamann in folgender Weise: „Die Trichterkrausen mit ihren Trichteröffnungen und den im Kreise den Rand derselben besetzenden Digitellen sind weit geöffnet. Kommt nun ein Tier, sei es ein kleiner Fisch oder Krebs, in die Nähe der Oeffnung, so ist die Krause durch ihren Besatz von Epithelmuskelzellen imstande, sich auszudehnen und mittels der Digitellen die Beute aufzunehmen. Hierbei werden die letzteren sowohl als Waffen wie auch als Tastorgane fungieren. Innerhalb der Trichterkrause werden die gefangenen Tiere durch die Entodermbekleidung verdaut. Man findet Krausen, in welchen die Reste von Krebsen in halbverdautem Zustande sich befinden. Der durch die Ausscheidung der Entodermzellen gewonnene Nahrungsbrei wird nun durch die Kanäle mittels des Flimmerepithels der Zellen, wie auch durch die Muskelkontraktionen getrieben. Wie dehnbar diese Gefäße sind, kann man daraus ersehen, daß Fische von ziemlicher Größe in denselben angetroffen werden. Die unverdauten Teile, das Skelett der Krebse z. B., werden dann durch einfaches Oeffnen der Krausen wieder entleert. Die Ernährung der Rhizostomen ist also nur insofern verschieden von der der übrigen Medusen, als die Verdauung nicht im Magen stattfindet, sondern bereits in den Trichterkrausen und Kanälen." (Hamann.)

b) Die Verdauung der Scyphomedusen.

Man darf wohl von vornherein annehmen, daß der Verdauungsmodus bei den Scyphomedusen sich nicht wesentlich von dem der Scyphopolypen und speziell der Actinien unterscheiden wird, doch liegen bis jetzt nur ganz wenige Beobachtungen darüber vor. Fritz Müller (55) hat schon 1858 versucht, die funktionelle Bedeutung der soliden und in die Höhle des Magens gerichteten „Magenfäden" bei *Tamoya hoplonema, T. quadrumana* und *Chrysaora*

festzustellen. Bei der letztgenannten Meduse erreichen diese Fäden eine Länge von einigen Zoll. Er bedeckte „Muskeln aus einer Krabbenschere und ein Stück vom Hinterteile eines *Alpheus* mit den einer lebenden *Tamoya* entnommenen Magenfädengruppen und übergoß sie mit ein wenig Seewasser. Entsprechende Stücke wurden in reines Seewasser gelegt. Letztere zeigten sich nach 10—12 Stunden nicht merklich verändert. Dagegen war unter dem Einfluß der Magenfäden das Fleisch des *Alpheus* vollständig, das aus der Krabbenschere fast ganz zu einer trüben Flüssigkeit gelöst; die schwärzlich-grüne Schale des *Alpheus* hatte sich rötlich gefärbt; ein schleimig erweichter Rest auf der Chitinplatte, von der die Muskeln der Krabbenschere entspringen, ließ mikroskopisch noch seine Muskulatur erkennen. Die Magenfäden zeigten sich noch frisch, flimmernd und, wie gewöhnlich, in langsam wurmförmiger Bewegung.“ Fritz Müller läßt es unentschieden, „ob ein eigentümliches, von dem der übrigen Magenwand verschiedenes Sekret von den Fäden erzeugt wird oder ob sie nur zur Vergrößerung der verdauenden Magenfläche dienen, hält aber das erstere für wahrscheinlicher. Leider fehlen alle Angaben, ob auch das umgebende Wasser verdauende Wirkungen zeigte oder ob direkte Berührung der Fäden mit den zu verdauenden Massen erforderlich war, wie man nach Analogie wohl voraussetzen dürfte.

Krukenberg (35, p. 371) hat an diesen Versuchen, deren Richtigkeit wohl nicht zu bezweifeln ist, scharfe Kritik geübt, die mir gerade bei diesem nicht sehr gewissenhaften Autor wenig berechtigt scheint, zumal seine eigenen Versuche so kritiklos wie möglich angestellt sind. Ich erwähne sie daher auch wieder nur mit allen nötigen Vorbehalten.

Er findet den mit einer feinen Pipette aus dem cölenterischen Raum (Magen) einer *Aurelia aurita* gesammelten flüssigen Inhalt, „wie den 2-proz. Soda- oder 0,1-proz. HCl-Auszug eines Ballens von Filtrierpapier, welcher in diesem Raume etwa 40 Stunden verweilt hatte, nach 4 Tagen ohne jede eiweißverdauende Wirkung, sowohl in saurer (0,1-proz. HCl und 2-proz. Essigsäure) wie in alkalischer (2-proz. Soda-)Lösung. Auch in den Gastrovaskularraum einer lebenden großen *Aurelia* gebrachtes rohes Fibrin war nach 24 Stunden noch sichtlich unverändert.“ Das gleiche konstatierte Krukenberg bei *Chrysaora hyoscella* und *Cyanea capillata*. Etwa zolllange Fibrinflocken ließen in dem Magenraum dieser Medusen binnen 5 Tagen „keine Andeutung von eingetretener Verdauung erkennen“. „Die Ränder der Flocke waren stellenweise ein wenig aufgequollen, wie es rohes Fibrin unter verschiedenen Umständen bisweilen tut; aber weder war an den herausgenommenen Flocken eine deutliche Alkaleszenz oder Säuerung mittels Lackmuspapier zu konstatieren, noch besaß der Glyzerinauszug derselben eine Wirkung auf rohes Fibrin in 1-proz. Milchsäure, 0,1-proz. HCl oder in 2-proz. Sodalösung.“ „Auch stark gepfeffertes Fibrin wurde in den Nahrungsräumen keiner Medusenart in 4 Tagen enzymatisch verändert“ (!! B.).

Durch Versuche, bei welchen Fibrinfäden in verschiedener Richtung durch den Schirm von *Cyanea capillata* hindurchgezogen wurden, will Krukenberg das Vorhandensein eines peptischen Enzyms im mesodermalen Schleimgewebe nachgewiesen haben. Ein in Richtung der Hauptachse des Tieres durch die Scheibe gezogener Fibrinfaden soll nach 8—14 Stunden gelöst sein. Keine „so sicheren Resultate“ erhielt er bei *Chrysaora hyoscella* und gänzlich erfolglos blieben gleichartige Versuche an *Lucernaria auricula*.

„Glyzerinextrakte der weicheren Partien des Medusenkörpers (Mundtentakel, Magenstiel, Subumbrella) von *Chrysaora*, *Cyanea* und *Aurelia* verdauten nach

KRUKENBERG in 0,2-proz. HCl, 1—2-proz. Milchsäure und in Weinsäurelösungen verschiedener Konzentration bei 38—40° C rohes, kein gekochtes Fibrin innerhalb 2—6 Stunden unter Bildung von Peptonen, deren Gegenwart im Dialysate der verdauten Masse durch NaOH-Lauge und $CuSO_4$ nachgewiesen wurde. In Lösungen dieser organischen Säuren von $^1/_2$ Proz. tritt die Wirkung immer erst viel später ein als in solchen von 1 Proz." In 2-proz. Sodalösung oder neutraler Flüssigkeit erwiesen sich Extrakte wirkungslos (Abwesenheit eines tryptischen Enzyms). Ebensowenig vermochte KRUKENBERG eine diastatische Wirkung auf gekochte Stärke nachzuweisen.

Was soll man nun sagen, wenn KRUKENBERG auf Grund solcher Versuche die noch dazu ganz allgemein ausgedrückte Behauptung aufstellt, „daß bei den Cölenteraten die Verflüssigung der eiweißhaltigen Kost an der Peripherie des Tierleibes und nicht im Innern erfolgt". Vergeblich sucht man nach einer genaueren Bestimmung der Gewebe, welche hier nun eigentlich die Verdauung vermitteln sollen, und wenn er demungeachtet den Mesenterialfäden der Actinien verdauende Wirkung zuschreibt, so steht dies wieder in direktem Widerspruch mit jenem allgemeinen Satze. Die Verwirrung erreicht den Gipfel, wenn KRUKENBERG die Ansicht ausspricht, daß die Cölenteraten (Actinien) „die Nahrung resorbieren und cellular verdauen, die Verdauungsprodukte nach außen (?) hin abgeben, um sie von den Zellen des Darmschlauches (! B.) abermals resorbieren zu lassen". Ich bekenne, daß ich irgendeinen vernünftigen Sinn mit dieser gänzlich aus der Luft gegriffenen Hypothese nicht zu verbinden vermag.

Es bleiben noch einige ganz kurze Bemerkungen von METSCHNIKOFF (53) zu erwähnen, welcher die Aufnahme von Nahrungskörpern durch die Entodermzellen von *Aurelia aurita* beobachtete und dabei auch feststellte, „daß diese Eigenschaft nicht allein dem erwachsenen Tier (welches zum großen Teil durch die Magenfäden die Nahrung aufnimmt), sondern auch der *Ephyra* und *Scyphostoma* zukommt. Dies hat neuerdings (1902) auch wieder FRIEDEMANN (15) bestätigt. Er beobachtete bei der *Scyphostoma* von *Aurelia aurita* innerhalb der Entodermzellen des Magenraumes (sowie des Stielkanales) kleinere Nahrungskörper in verschiedenen Stadien der Verdauung. Als ein sehr günstiges Objekt für die Beobachtung intracellularer Verdauung führt METSCHNIKOFF auch junge Ctenophoren an, „bei welchen man den ganzen Vorgang vom Anfang bis zum Ende, d. h. bis zur Bildung von zum Teil kristallinischen Konkrementen im Innern der Vakuolen, und an ein und demselben Individuum verfolgen kann".

III. Allgemeine Uebersicht.

Es ist nicht ganz leicht, sich bei der geringen Zahl wirklich zuverlässiger Arbeiten und Angaben über die Verdauung der Cölenteraten schon jetzt ein klares Bild über die offenbar sehr komplizierten Vorgänge zu machen, welche sich dabei abspielen. Sicher kommt aber auch hier der intracellularen Verdauung eine außerordentlich wichtige Rolle zu und vermittelt sie vielleicht in manchen Fällen allein die Assimilation der Nahrung. Doch hat dies naturgemäß zur Voraussetzung, daß die Nahrungskörper eine gewisse Größe nicht überschreiten. Der vielfach beobachtete amöboïde Charakter der Zellen des Entoderms begünstigt eine derartige Ernährungsweise natürlich ganz besonders, wobei noch außerdem die Neigung jener Zellen in Betracht kommt, plasmodienartig miteinander zu verschmelzen und dann auch größere Nahrungskörper einzuschließen und

zu umfließen. Man hat keinen Anstand genommen, auch in solchem Falle von intracellularer Verdauung eines Krebses oder Fisches zu sprechen. Indessen scheint mir dies doch eine Ausdrucksweise, die, wenn sie auch vielleicht rein theoretisch sich begründen läßt, in mehrfacher Hinsicht leicht irrigen Vorstellungen Vorschub leistet. Wenn eine größere Diatomee (wie es z. B. Lankester von *Limnocodium* beschreibt) von einer ganzen Gruppe plasmodienartig verschmolzener Entodermzellen umschlossen und „intracellular" verdaut wird, so handelt es sich prinzipiell gewiß um etwas ganz ähnliches, wie wenn bei einer *Hydra* eine ganze Daphnie oder sogar gleichzeitig mehrere solche kleine Krebschen von einer allerdings viel größeren Zahl von Entodermzellen allseitig umflossen und schließlich alles Verdauliche herausgelöst wird, oder wenn eine Actinie mittels der Mesenterialfilamente einen Fisch oder Krebs in ihrem Magenraum umspinnt und verdaut. Indessen muß man sich auch die Unterschiede klar machen, welche zwischen einer wirklich „intracellularen" Verdauung kleiner Nahrungskörper und andererseits der Ausnützung so großer, gut geschützter Organismen, wie Krebse oder Fische, in der Leibeshöhle der Cölenteraten unter allen Umständen bestehen. Da der weitaus größte Teil der Körperoberfläche der ganz verschluckten Beutetiere gegen die Wirkung verdauender Agentien, welcher Art diese auch sein mögen, äußerst widerstandsfähig ist, namentlich wenn es sich um die Chitinpanzer von Crustaceen handelt, so bleiben zur Erklärung der verhältnismäßig raschen Auflösung und Desintegration offenbar nur zwei Möglichkeiten. Entweder es besteht eine extracellulare (sekretive) Verdauung im strengsten Wortsinn oder die chemische Einwirkung erfolgt nur in Berührung mit dem lebenden Plasma der Entodermzellen, ohne daß dabei Sekret in nennenswerter Menge gebildet wird.

Wenn nun auch das erstere durch die vorliegenden Beobachtungen nicht mit absoluter Sicherheit ausgeschlossen ist, so muß man doch zugeben, daß, wenn überhaupt proteolytische Enzyme (und nur um solche handelt es sich im wesentlichen) in den Magenraum austreten, dies immer nur in so geringem Maße geschieht, daß man der sekretiven Verdauung kaum erhebliche Bedeutung zuschreiben kann. Jedenfalls scheint es sich in der Hauptsache um eine Verdauung in unmittelbarem Kontakt mit den lebenden Entodermzellen zu handeln. Es bleibt dahingestellt, ob dabei eine teilweise lokale Auflösung des Chitins erfolgt oder ob die Lösung nur von den natürlichen Körperöffnungen her beginnt und dann weiter nach innen fortschreitet. Wie dem aber auch sein mag, immer kann es sich örtlich nur um einen im strengen Wortsinn extracellularen Verdauungsvorgang handeln, vermittelt durch Enzyme, welche zunächst an der Grenzfläche zwischen verdauenden Zellen und der zu verdauenden Nahrungsmasse zur Wirkung kommen, sich dann aber offenbar von Schicht zu Schicht weiterverbreiten. Man muß dabei freilich immer im Auge behalten, daß auch innerhalb der Nahrungsvakuolen von Protisten (und Spongien) die schließliche Lösung nicht durch das Plasma als solches, sondern durch Enzyme vermittelt wird, welche vom Plasma ins Innere der Vakuole abgesondert werden. Hier aber vollzieht sich der Vorgang wirklich intracellular, während bei partieller Umschließung größerer Nahrungskörper von seiten plasmodial (syncytial)

vereinter Entodermzellen bei den Cölenteraten oder gar bei nur ganz begrenzter Berührung mit solchen doch wohl nicht von „intracellularer“ Verdauung gesprochen werden kann, wie ja auch das Anbohren einer Pflanzenzelle durch *Vampyrella* oder das Eindringen der Mycelfäden eines Pilzes sicher als ein extracellularer Verdauungs-(Lösungs-)Vorgang zu bezeichnen ist.

Zu einer ganz ähnlichen Auffassung, wie ich sie hier vertrete, gelangte neuerdings auch O. Friedemann (15). Er äußert sich darüber gelegentlich seiner Untersuchung an der *Scyphistoma* von *Aurelia aurita* folgendermaßen: „Da in der Gastralhöhle ein freier, enzymatischer Verdauungssaft nicht existiert, so wird dieser von einzelnen Zellen abgeschieden, sobald der Kontakt zwischen ihrer Peripherie und einem Nahrungskörper den Anstoß dazu gibt.“

Fraglich bleibt, inwieweit die bei allen Polypen und Medusen zwischen die entodermalen „Nährzellen“ mehr oder weniger zahlreich eingestreuten „einzelligen Drüsen“ am Verdauungsakte beteiligt sind. Am reichlichsten sind dieselben unter den Hydroïdpolypen in der oralen Körperregion verbreitet. Bei einigen Siphonophoren (Velellen) häufen sich mit Pigmenten erfüllte Drüsenzellen an bestimmten Stellen des Gastrovaskularraumes so massenhaft an, daß die Nährzellen verdrängt werden und kompakte mehrzellige Drüsen entstehen (sogenannte Leber der Velellen und Porpiten). Nach Chun entleeren die Drüsenzellen ihr körniges Sekret in den Magenraum, wo es sich löst und wohl an der Vorverdauung beteiligt ist. Bei dem Fehlen eines eigentlichen Verdauungssaftes dürfte diese Ausstoßung des Sekretes aber wohl auch nur in unmittelbarer Berührung mit einem zu verdauenden Objekte erfolgen.

Für die Beurteilung der Cnidarier-Verdauung erscheinen mir namentlich auch die Versuche mit isolierten Mesenterialfäden (von Actinien) und Magenfäden (Gastralfilamenten) von Medusen von großer Bedeutung zu sein. Wenn diese Gebilde, mit etwas Seewasser übergossen, imstande sind, bedeutende Massen von Körpergeweben (Muskeln) im Kontakt (und, wie es scheint, nur unter diesen Umständen) zu verflüssigen, so scheint es mir ganz fraglos, daß hier in einem Uhrschälchen sich der gleiche Vorgang vollzieht, der sich sonst im Magenraum abspielt.

Nun sehen wir in der Tat auch im Magenraum die Bildung eines „Chymus“, einer Ernährungsflüssigkeit, welche durch die Flimmerbewegung der Entodermzellen speziell bei den Medusen in dem oft sehr komplizierten Gastrovaskularsystem herumgeführt und im ganzen Körper verteilt wird. Es handelt sich also keineswegs nur um Verdauung, Resorption und Assimilation von Nährstoffen von seiten derjenigen Zellen (des Entoderms), welche mit dem Nahrungskörper in unmittelbarer Berührung stehen, sondern es werden bei allen Cnidariern die Produkte der Verdauung gelöst oder doch in feinster Verteilung auch den entferntesten Körperpartien zugeführt, und zwar nicht etwa nur durch einen Verkehr von Zelle zu Zelle, sondern durch eine Art von Zirkulation innerhalb des ganzen Gastrovaskularsystems.

Ohne daher die große Bedeutung der intracellularen Verdauung bei den Cölenteraten zu leugnen, bin ich doch der Meinung, daß uns gerade diese Tiergruppe überaus interessante Beispiele liefert, welche den Uebergang zwischen rein intracellularer und rein sekretiver

Verdauung zu vermitteln scheinen und so Verhältnisse darbieten, wie sie in größter Mannigfaltigkeit bei niederen Pflanzen und namentlich Pilzen gefunden werden.

Es ist sehr bemerkenswert, daß, wie bei den Spongien, auch bei den Cölenteraten die physiologische Differenzierung noch so wenig vorgeschritten ist, daß nicht nur die Zellen des Entoderms, sondern auch mesodermale Zellelemente, sowie in manchen Fällen selbst gewisse Partien des Ektoderms feste Partikel in ihr Inneres aufzunehmen und intracellular zu verdauen vermögen, und wenn auch der berühmte Umkehrungsversuch TREMBLEYS an *Hydra* strenger Kritik nicht standgehalten hat, so sprechen doch andere Erfahrungen für eine noch sehr nahe physiologische Verwandtschaft ekto- und entodermaler Elemente. Auf der anderen Seite beruht aber der Nahrungsaustausch nicht mehr bloß auf einem direkten Verkehr zwischen den einzelnen Körperzellen und den von ihnen erzeugten Intercellularsubstanzen (Stützsubstanzen), sondern durch Ausbildung des Gastrovaskularsystems wird eine ausreichende Ernährung trotz der mitunter großen Masse des Körpers auch noch in den entlegensten Gegenden sicher gewährleistet. In den Räumen des Gastrovaskularsystems wird eine Flüssigkeit teils durch Muskel- teils durch Flimmerbewegung verteilt, welche die Produkte der Verdauung gelöst (zum Teil vielleicht auch noch ungelöst in feiner Verteilung) enthält (Chymus, Nahrungsbrei).

IV. Symbiose mit Algen.

Wie bei manchen Protozoen und Schwämmen, so finden sich, und zwar in weitester Verbreitung, sowohl „Zoochlorellen“ wie „Zooxanthellen“ auch bei Cnidariern aller Gruppen (Hydrozoen, Anthozoen und Ctenophoren), und man hat auch hier an die Möglichkeit einer Ernährung der Tiere auf Kosten der in ihnen lebenden Algenzellen gedacht. Am längsten bekannt bei der grünen Süßwasser-*Hydra* (*H. viridis*) haben die in den Zellen des Entoderms lokalisierten grünen Körperchen eine sehr verschiedene Deutung erfahren. KLEINENBERG (33) beschrieb sie als „aus einer dichten, sehr eiweißreichen Grundmasse bestehend, die sich mit Jod dunkelbraun färbt, mit einem aufgelagerten, unmeßbar dünnen Ueberzug eines grünen Farbstoffes, welcher seinem chemischen und optischen Verhalten nach mit dem Chlorophyll identisch ist oder ihm wenigstens doch sehr nahe steht“. Sie entsprechen nach KLEINENBERG den Chlorophyllkörpern der Pflanzenzellen. In der Folge hat namentlich A. BRANDT (3 u. 4) mit Nachdruck den Standpunkt vertreten, daß es sich hier, wie in allen übrigen Fällen, um einzellige grüne Algen (Zoochlorellen) handelt, und stützte sich dabei hauptsächlich auf den Nachweis eines an sich farblosen Plasmakörpers sowie eines deutlichen Zellkernes. Sie liegen bei *Hydra* ausschließlich in den Entodermzellen, und zwar bei den einzelnen Exemplaren in verschiedener Anzahl. Wenn, wie es gelegentlich vorkommt, Zoochlorellen in Ektodermzellen gelangen, so werden sie hier bald bleicher, sterben ab und werden ausgestoßen. Es scheint also, daß sie in spezifischer Weise an die Entodermzellen angepaßt sind. „In manchen Fällen enthielten nicht einmal alle Entodermzellen 1 oder 2 grüne Körper, in anderen 10 und mehr. Zerquetscht man eine *Hydra*, so treten zahllose grüne Körper heraus,

die etwa von ei- oder kugel-, selten von nierenförmiger Gestalt sind und einen Durchmesser von 3—6 μ besitzen. Bei Anwendung von starker Vergrößerung läßt sich immer neben einer farblosen, zentralen Plasmamasse eine grüne Hüllmasse (Chlorophyllkörper) unterscheiden, deren Gestalt mulden- oder sattelförmig ist" (vgl. die frühere Schilderung bei den Protozoen). Ray Lankester (41 u. 42) und Geddes (18) machten Brandt gegenüber geltend, daß die von ihm abgebildeten Zoochlorellen keine Aehnlichkeit mit irgendeiner bisher beschriebenen Alge besitzen, auch konnte sich der erstere nicht von dem Vorhandensein eines Zellkernes überzeugen, und beide glauben, daß die grünen Körperchen sowohl bei *Hydra* wie bei *Spongilla* echte, vom Tier selbst erzeugte Chlorophyllkörper seien. Zurzeit kann es wohl nicht mehr bezweifelt werden, daß es sich in allen Fällen bei den Zoochlorellen um eingewanderte pflanzliche Organismen (Algen) handelt, und darf in dieser Beziehung auf das bei den Infusorien und Spongien bereits Gesagte verwiesen werden.

Speziell für *Hydra* hat O. Hamann (25) zwingende Beweise dafür erbracht, indem es ihm gelang, die frisch isolierten Zoochlorellen außerhalb des Tieres in Wassertropfen zu züchten. Es ließ sich die Vermehrung durch Vierteilung (Tetradenbildung) an ein und derselben Zelle feststellen. Diese Vermehrung dauerte in den Kulturen tagelang fort. „Man kann also mit Sicherheit den Schluß ziehen, daß die Existenzbedingungen, unter welchen die grünen Zellen innerhalb der Tiere leben, nicht oder nur wenig verschieden sind von denen, welchen sie im freien Zustande ausgesetzt sind. Größere Schwierigkeiten mit der künstlichen Kultur der *Hydra*-Zoochlorellen scheint Hadži (24) gehabt zu haben. Von allen Substraten, die er versuchte, bewährte sich noch am besten ein dünnflüssiges Agar-Agar-Präparat, das, auf Objektträger gegossen, mit den isolierten Algen in eine lichte Glasfeuchtkammer gestellt wurde. Hier trat anfangs Vermehrung der Algen ein. Aber schon nach 2—3 Wochen zeigten sich Degenerationserscheinungen und nach 6 Wochen zerfielen sie ganz. Beijerinck hatte durchaus Mißerfolge.

Es ist bekannt, daß die grünen Körperchen sich schon in den Eiern der grünen *Hydra* finden, wenn diese eine gewisse Größe erreicht haben, und es erhebt sich daher die Frage, wie sie in dieselben gelangen, zumal die Eier bekanntlich ektodermalen Ursprungs sind, die Zoochlorellen aber ausschließlich im Entoderm vorkommen. Nach Kleinenberg sollten die grünen Körperchen im Ei selbst aus kleineren „farblosen Plasmakügelchen" entstehen, welche dann erst ergrünen, und er vergleicht die Entwicklung derselben mit der der Chlorophyllkörper von *Vaucheria* und *Bryopsis*.

An Schnittpräparaten konstatierte dann Hamann, daß zur Zeit, wo die erste Anlage des Ovariums bemerkbar wird, an der entsprechenden Stelle im Entoderm die grünen Körper sich dichter ansammeln. „Hat nun die Eizelle die Gestalt erreicht, die Kleinenberg mit einem ‚Schmetterling mit ausgespannten Flügeln' verglichen hat, so ist auch das erste Auftreten der Körper zu erkennen. Irgendwelche Bildungen im Ei, die etwa als Entwicklungszustände angesehen werden könnten, konnte Hamann nicht beobachten." Die grünen Körper sind plötzlich da. Sie wandern vom Entoderm aus mit Durchbrechung der Stützlamelle in die Eizelle ein.

Wie *Hydra viridis* grüne, einzellige Algen im Entoderm beherbergt, so werden viele Actinien und Medusen des Meeres von gelben Zellen (Zooxanthellen) bewohnt. Dieselben enthalten bei den meisten Anthozoen (*Anthea*, *Aiptasia*, *Heliactis*, *Gorgonia*,

Cladocera) neben einem braungelben Farbstoff zahlreiche violettbraune, feine Körnchen. Meistens findet sich der Farbstoff in Form von braungelben Stücken, die der Membran dicht anliegen und sich oft nach dem farblosen Zentrum scharf absetzen. Die Form der Zellen ist fast immer kugelig. Neben dem Kern findet sich in denselben stets ein großes, hohles Stärkekorn. Zu Tausenden begegnet man gelben Zellen von ganz ähnlicher Beschaffenheit auch in den braunen Saugkrausen (Trichterkrausen) von *Cassiopeia borbonica*, gewöhnlich in Klumpen von 10—30 zusammen. Dagegen enthält *Rhizostoma Cuvieri* nach BRANDT, wenn überhaupt, nur wenige gelbe Zellen in den Mundarmen.

Um festzustellen, ob Actinien von den gelben Zellen, welche sie beherbergen, auch wirklich Nutzen haben, brachte BRANDT zwei möglichst gleiche Exemplare von *Anthea cereus* (var. *plumosa*) in zwei gleichgroße Gefäße mit mehrfach filtriertem Seewasser. Das eine wurde diffusem Tageslicht ausgesetzt, das andere dagegen in völliger Dunkelheit gehalten. „In der ersten Woche des Versuches war bei den beiden Exemplaren kein Unterschied bemerkbar. Am Ende der zweiten Woche aber wurden von der dunkel gehaltenen *Anthea* schleimige Fetzen und braune Ballen ausgeworfen. Dann wurde im Laufe der nächsten Wochen die *Anthea* welk und schlaff und starb schließlich genau 1 Monat nach Beginn des Versuches. Das belichtete Exemplar war nicht allein nach 4-wöchentlichem Aufenthalt in filtriertem Wasser noch vollkommen lebensfrisch, sondern auch nach weiteren 5 Monaten.“ *Cerianthus membranaceus*, welche keine gelben Zellen enthält, lebt im Dunkeln ziemlich ebensogut wie im Lichte, auch wenn er nicht besonders gefüttert wird.

Ein ähnliches Resultat, wie mit *Anthea*, erhielt BRANDT auch mit *Aiptasia diaphana*, von der 12 Exemplare auf 2 größere und 3 kleinere Gefäße in der Weise verteilt wurden, daß in die großen Zylindergläser A—B (800 ccm) je 3, in die kleinen (C—E von 400 ccm) je 2 Exemplare gesetzt wurden. Ein großes und ein kleines Gefäß (A, C) wurden belichtet, die 2 entsprechend anderen (B, D) vollkommen vom Lichte ausgeschlossen, und das 5. endlich (E) nur soweit verdunkelt, daß die gelben Zellen unmöglich assimilieren konnten. Alle Aiptasien wurden in gut filtriertem Meerwasser gehalten, das namentlich in den ersten Wochen häufig erneuert wurde. Auch wurden alle Gefäße (besonders E) gut durchlüftet. „Schon nach 8—14 Tagen fingen die dunkel gehaltenen Exemplare an, braune Ballen auszuwerfen. Wie die Untersuchung lehrte, bestanden diese Ballen aus lebensfähigen gelben Zellen, die bei Belichtung Assimilationsprodukte bildeten und in einem belichteten Glase weiter lebten. Auch in den nächsten Wochen wurden bräunliche Ballen, an denen oft noch Entodermfetzen hingen, ausgeworfen, wobei die dunkel gehaltenen Aiptasien immer blasser wurden. Von der 8. Woche des Versuches an wurde von ihnen nichts mehr ausgeworfen. Von den 12 Aiptasien war zwar noch kein einziges Exemplar gestorben, doch waren nur die belichteten Tiere vollkommen normal, gut ausgestreckt und so braun gefärbt, wie bei Beginn des Versuches, während die dunkel gehaltenen meist vollkommen zusammengezogen waren oder doch ihre Tentakeln retrahiert hatten und gänzlich frei von Farbstoff waren. Sie erschienen in zusammengezogenem Zustande weißlich, später, als sich einige wieder ausstreckten, glashell.“ ... „Nach 3 Monaten waren nur noch je eine *Aiptasia* in den Gefäßen B, D und E. Von diesen starben eine am Ende des 4., die zweite am Anfang des 5. Monats (B und E) und die letzte erreichte noch den Anfang des 7. Monats. Alle starben unter allmählicher Verkümmerung den Hungertod. Die vom Beginn des Versuches an belichteten 5 Aiptasien in den Gefäßen waren dagegen sämtlich noch im 8. Monat

so lebenskräftig, wie bei Anfang des Versuches. Sie erschienen brauner und etwas kleiner geworden zu sein; sonst ließ sich aber keine Veränderung an ihnen wahrnehmen. Von den 12 Aiptasien sind also die 7 dunkel gehaltenen nach $2^1/_2$—6 Monaten gestorben, während alle 5 belichteten am Leben geblieben sind." Die Todesursache der dunkel gehaltenen oder mangelhaft belichteten Exemplare kann nur in der gänzlich ausgeschlossenen Ernährung liegen. Das Wasser war vollkommen rein, auch ließ sich in dem Auswerfen der gelben Zellen oder in einem Mangel an Sauerstoff die Todesursache nicht finden. „Die belichteten Exemplare erhielten von den gelben Zellen Assimilationsprodukte geliefert, die unbelichteten dagegen erhielten gar keine Nahrungsstoffe und gingen deshalb unter fortschreitender, ganz allmählicher Verkümmerung zugrunde."

„Um auch noch in anderer Weise zu zeigen, daß die algenfreien Aiptasien, Antheen etc. in filtriertem Wasser den Hungertod sterben, wurden einige Exemplare gefüttert, die anderen nicht. Auch bei voller Belichtung behielten weißlichgrüne Exemplare von *Anthea cereus* (var. *plumosa*), die nach monatelangem Aufenthalt in einem schwach belichteten Aquarium sich allmählich ihrer gelben Zellen vollkommen entledigt hatten, ihre blaue Färbung bei und ließen bis zu ihrem Tode bei mikroskopischer Untersuchung keine gelben Zellen in ihren Tentakeln erkennen. Der Tod trat nach 3—8 Wochen, ähnlich wie bei *Aiptasia*, unter allmählicher Verkümmerung ein. Zwei andere algenfreie Exemplare von *Anthea cereus* wurden ebenfalls in filtriertem, durchlüftetem Wasser gehalten, aber jeden 6.—8. Tag mit kleinen Fischstückchen gefüttert. Sie lebten noch 4 Monate nach Beginn des Versuches."

Einen ähnlichen Versuch stellte Brandt mit der ebenfalls algenführenden *Ceriactis aurantiaca* an. Es wurden mehrere Exemplare dieser Species in ein großes Becken, das mit zuströmendem Wasser gut versorgt war, gebracht und so aufgestellt, daß die Algen nicht darin gedeihen konnten. In einem anderen Becken, das nur dem Lichte genügend exponiert war, sonst aber dieselben Verhältnisse darbot, befand sich eine Anzahl anderer Exemplare. „Während die letzteren grünbraune Tentakel behielten, wurden die Tentakel der anderen immer blasser und schließlich glashell. Einige Wochen, nachdem in den schlecht belichteten *Ceriactis*-Exemplaren keine gelben Zellen mehr nachgewiesen werden konnten, wurde in 4 Gefäße je eine *Ceriactis* gesetzt, und zwar 2 aus dem gut belichteten und 2 aus dem ungenügend belichteten Becken. Die Gefäße enthielten filtriertes Wasser, das durchlüftet wurde. Die eine algenfreie *Ceriactis* (C) wurde stärker mit Luft versorgt als die andere (D) und die beiden braunen Exemplare (A, B). Während an den letzteren auch nach 4-monatlichem Aufenthalt in filtriertem Wasser noch keine erhebliche Veränderung zu konstatieren war, starb die eine algenfreie *Ceriactis* (C) schon nach 3, die andere (D) nach 4 Wochen. Später starb dasjenige Exemplar, das kurz vor Beginn des Versuches noch mit Fischstückchen gefüttert war, während sowohl das andere algenfreie Individuum (C) als die beiden algenführenden wochenlang vor Beginn des Experimentes ganz allein auf die kleinen Organismen, welche ihnen durch das zirkulierende Wasser zugeführt wurden, angewiesen waren."

Früher schon hatte Brandt ähnliche Versuche auch mit *Hydra viridis* angestellt. Wurde denselben jede Möglichkeit, Beute zu machen, abgeschnitten, d. h. wurden sie in filtriertes Wasser gesetzt, „so schrumpften die Tentakeln bis auf ganz kurze Stümpfe zusammen und konnten schließlich überhaupt nicht mehr zum Fange gebraucht werden. Die Polypen gingen aber dabei keineswegs zugrunde, sondern konnten 4—5 Wochen in Wasser, das ab und zu filtriert wurde und vollkommen frei von anderen Lebewesen war, am Leben erhalten werden. Die allmähliche Verkümmerung der Tentakel infolge von Nichtgebrauch weist darauf hin, daß die grünen Hydren nicht nur gar keine Nahrung aufzunehmen brauchen, sondern daß

sie sogar auch das Vermögen, andere Tiere festzuhalten und in die Leibeshöhle hineinzuziehen, gänzlich aufgeben." Indessen gibt Brandt zu, daß sie auch dann noch Tiere aufnehmen, wenn sie schon sehr viele Algen enthalten. „Sie müssen sich wohl erst allmählich an die von der früheren (? B.) so ganz abweichenden Ernährungsweise gewöhnen, ehe sie ausschließlichen Gebrauch von derselben machen. Für diese Gewöhnung sind mehrere Wochen nötig. Bei *H. viridis* scheint es länger als bei anderen grünen Tieren zu dauern, bis sie die Sorge für ihre Ernährung gänzlich den in ihnen lebenden Algen überlassen. Aber auch später noch nehmen sie bei passender Gelegenheit ab und zu ein Tierchen auf. Ob sie das nur aus angeborener Raublust tun oder ob wirklich noch ein Bedürfnis für animalische Ernährungsweise vorliegt, mag vorläufig dahingestellt bleiben." (Brandt.) Marshall (48) schildert die grüne *Hydra* als sehr gefräßig und auch Hadži (24), der neuerdings die Lebens- und Ernährungsweise dieser Species auf das genaueste untersucht hat, gibt an, daß sich *H. viridis* stets von animalischer Kost ernährt, und zwar mit Vorliebe kleine Krebse verzehrt; je mehr sie fangen kann, desto mehr verschluckt sie, die überschüssige assimilierte Substanz wird durch Bildung von Knospen verbraucht. „Wenn man sie hungern ließ, dann helfen ihr die Zoochlorellen gar nicht; sie lebt zwar sehr lange, zehrt aber von eigener Substanz: zuerst die Arme, dann der Leib, bis sie zur Größe und Form ihres eigenen Eies sinkt. Die Zoochlorellen, soweit sie Platz haben, bleiben in den Entodermzellen, die überschüssigen werden ausgestoßen." Zu ähnlichen Resultaten kam auch L. v. Graff (21). Marshall (48) gibt auch an, daß er auch nach 6-wöchentlichem Aufenthalt im Dunkeln eine Abnahme oder Veränderung der grünen Körper nicht beobachtet habe. Er ist daher, wie Ray Lankester, geneigt, sie für eigene Erzeugnisse des Tieres und nicht für symbiotische Algen zu halten, eine Meinung, die aber wohl als endgültig widerlegt gelten darf.

Nicht ebenso sicher will es mir jedoch trotz der mitgeteilten Versuchsergebnisse Brandts scheinen, ob die parasitischen Algen nun wirklich allein die Ernährung ihrer Wirte zu vermitteln imstande sind. Denn es ist schwer einzusehen, wie dies geschehen soll, ob durch Verdauung der Algenzellen oder durch von ihnen erzeugte und nach außen abgegebene eiweißreiche Produkte, da ja doch die Cölenteraten ohne allen Zweifel Organismen sind, welche auf eiweißreiche tierische Nahrung vor allem angewiesen erscheinen. Für keines von beiden liegen aber bis jetzt ausreichende Beweise vor. Brandt selbst glaubt eine Verdauung der Algenzellen (speziell der gelben Zellen) ausschließen zu müssen, indem er ganz richtig darauf hinweist, daß, „wenn überhaupt gelbe Zellen im tierischen Protoplasma leben können, sie fortdauernd hier leben werden, solange die Bedingungen unverändert bleiben". Es zeigte sich ferner, „daß alle in filtriertem Wasser gehaltenen und zugleich belichteten Actinien mit gelben Zellen lebende und sich weiter entwickelnde Algen auswarfen". Endlich ließen sich niemals Zooxanthellen nachweisen, die sichtliche Spuren der Verdauung an sich trugen. Die einzige positive Beobachtung über Verdauung gelber Zellen im Innern von Entodermzellen, welche ich in der Literatur habe finden können, hat O. Friedemann (15) gemacht. Sie wurde bereits früher erwähnt. Geza Entz (12) will sich freilich überzeugt haben, „daß die Pseudochlorophyllkörperchen bei *Hydra viridis* verdaut werden", und er ist geneigt, die dunkelbraunen und schwärzlichen Körnchen, welche schon von Kleinenberg in den Entodermzellen beobachtet wurden, als die unverdaulichen Reste der verdauten Zoochlorellen anzusprechen, indessen bemerkt Brandt mit Recht, daß sich eine solche Anschauung

schwer mit seinen Beobachtungen an Actinien vereinen lasse. Hadži hat außerdem bei Hydren direkte Injektionen mit isolierten Zoochlorellen ausgeführt, sah sie aber weder von Entodermzellen aufgenommen, noch sonstwie verändert werden.

Brandt dachte an eine „Ausnützung der Assimilationsprodukte, welche die Algen im Ueberschuß bei Belichtung liefern". Von solchen Assimilationsprodukten sind bei den gelben Zellen zweierlei bekannt, die hohlen Stärkekörner (immer einfach brechend) und gewisse doppeltbrechende feine Körnchen, die sich mit Jod nicht färben lassen. Ihre Größe, Zahl, sowie der Grad der Doppelbrechung richtet sich nach der Belichtung, ebenso wie bei den Stärkekörnern die Größe der Vakuole und der Färbbarkeit mit Jod in direkter Abhängigkeit von vorhergegangener Belichtung steht. Brandt behauptet nun, daß solche Assimilationsprodukte auch frei im Körper des Wirtstieres vorkommen (bei Acanthometren, Collozoen, *Stentor igneus*), indessen fehlt gerade der Nachweis bei Actinien (sowie bei *Hydra*). Und auch wenn er geliefert würde, ist es erstlich nicht recht zu verstehen, wie die Körnchen aus den von einer Membran umhüllten Zellen herauskommen sollen, ohne daß die Zellen selbst zerstört werden, und andererseits könnte doch Stärke allein als Ernährungsmaterial nicht genügen, zumal der sichere Nachweis einer Kohlehydratverdauung bei den Cölenteraten fehlt. Ueber die chemische Natur der „doppeltbrechenden Körnchen" wissen wir aber gar nichts Bestimmtes. Man kann daher auch bei den Cnidariern die Bedeutung der im Entoderm in so vielen Fällen vorkommenden einzelligen Algen vorläufig nicht für sicher festgestellt halten, wenigstens soweit es sich um ihre Rolle als „Ernährer" handelt.

Viel eher könnte man an einen Vorteil glauben, welcher den Wirtstieren durch die O-Produktion seitens der pflanzlichen Parasiten erwächst, besonders wenn es sich um so massige Körper handelt, wie Actinien oder Medusen, welche noch dazu spezifischer Atmungsorgane entbehren.

Literatur.

Cölenteraten.

1. **Abderhalden, E.**, *und* **Heise, R.**, *Ueber das Vorkommen proteolytischer Fermente bei den Wirbellosen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 62 (1909), p. 136.*

1aa. **Bieloousow, W.**, *Études de physiologie sur les Actinies. Travail de la Stat. zool. Sebastopol 1895 (russisch).*

1a. **Boecker, E.**, *Ueber das Vorkommen von Limnocodium im Münchener Botanischen Garten. Biol. Ctbl., Bd. 25 (1905), p. 605.*

1b. **Böhm, R.**, *Helgoländer Leptomedusen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 12 (1878), p. 68.*

2. **Brandt, Al.**, *Ueber Rhizostoma Cuvieri. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg, T. 6 (1870).*

3. — *Morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. I. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1882.*

4. — *Morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. II. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 4 (1883), p. 191.*

5. **Chapeaux, M.**, *Recherches sur la digestion des Coelentères. Arch. de Zool. expér., Sér. 3, T. 1 (1893), p. 139.*

6. **Claus, C.**, *Zur Kenntnis der Aufnahme körperlicher Elemente von Entodermzellen der Cölenteraten. Zool. Anz., Bd. 4 (1881).*

7. — *Ueber Charybdaea marsupialis. Arb. a. d. zool. Inst. zu Wien, Bd. 1 (1878).*

8. **Corda, J.**, *Anatome Hydrae fuscae. Nova Acta Leop. Carol. Halle, T. 18 (1839), et Ann. de Sc. nat. (2), T. 8.*
9. **Doyère, E.**, *Note sur quelques pointes de l'anatomie des Hydres d'eaux douce. Compt. rend. de l'Acad. Paris, T. 15 (1842), p. 429.*
10. **Ecker, A.**, *Zur Lehre vom Bau und Leben kontraktiler Substanzen der niedersten Tiere. Basel 1853.*
11. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra. Zool. Anz., Bd. 1 (1878).*
12. **Entz Geza**, *Das Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1882), p. 451.*
13. **Erdl, J.**, *Ueber die Organisation der Fangarme der Polypen. Müllers Arch., 1841.*
14. **Fredericq, L.**, *Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques Invertebrés. Bull. Acad. Roy. de Belgique, T. 47 (1878).*
15. **Friedemann, O.**, *Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 71 (1902).*
16. **v. Fürth**, *Vergleichend chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena (G. Fischer) 1903.*
17. **Geddes, P.**, *Sur la chlorophylle animale et la fonction des Planaires vertes. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1880).*
18. — *Further researches in animals containing Chlorophyll. Nature, Vol. 25 (1882), No. 642.*
19. — *Sur la nature et sur les fonctions des „cellules jaunes" des radiolaires et des coelentères. Arch. de Zool. expér., T. 10 (1882).*
20. — *On the nature and fonctions of the „yellow cells" of Radiolarians and Coelenterates. Proceed. of Roy. Soc. Edinburgh, 1882, Jan. 16.*
21. **v. Graff, L.**, *Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Zool. Anz., 1884.*
22. **Greenwood, M.**, *On Digestion in Hydra. Journ. of Physiol., Vol. 9 (1888), p. 317.*
23. **Günther, R. F.**, *Some further contributions to our knowledge of the minute anatomy of Limnocodium. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 35 (1894).*
24. **Hadži, Jovan**, *Vorversuche zur Biologie der Hydra. Roux' Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22 (1906).*
25. **Hamann, O.**, *Zur Entstehung der Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882).*
26. — *Studien an Cölenteraten. II. Die Pseudopodienzellen bei Hydra. Jen. Ztschr., Bd. 15 (1881).*
27. — *Die Mundarme der Rhizostomen. Jen. Ztschr., Bd. 15 (1881).*
28. **Hartog**, *On the mode in which Hydra swallows its prey. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 20 (1880).*
29. **Hertwig. O. u. Rich.**, *Die Actinien. Jen. Ztschr., Bd. 13—14 (1879/80).*
30. **Hollard, M.**. *Monographie de genre Actinia. Ann. d. Sc. nat. Zool., T. 15 (1851), p. 288.*
30a. **Ischikawa, C.**, *Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 49 (1890), p. 433.*
31. **Jickeli, C. F.**, *Ueber den histologischen Bau von Eudendrium und Hydra. Inaug.-Diss. Hermannstadt, 1882.*
31a. — *Der Bau der Hydroïdpolypen. II. Morph. Jahrb., Bd. 8 (1883).*
32. **Jordan, H.**, *Die Verdauung bei Actinien. Pflügers Arch., Bd. 116 (1907), p. 617.*
33. **Kleinenberg, N.**, *Hydra. Eine Monographie. Leipzig 1872.*
34. **Krukenberg**, *Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Untersuch. d. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 2 (1882).*
35. — *Nachtrag zu den Untersuchungen bei Cölenteraten und Echinodermen. Untersuch. d. physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 366.*
36. — *Ueber den Verdauungsmodus der Actinien. Vergl. physiol. Studien, 1. Reihe, I. Abt., 1881, p. 38.*
37. — *Zur Kritik der Schriften über eine sogenannte intracellulare Verdauung bei Cölenteraten, Vergl. Studien, 2. Reihe, I. Abt., p. 139.*
38. — *Vergl. physiol. Vorträge, 1886, p. 53.*
39. **Lacaze-Duthiers**, *Observations sur la deglutition et la vitalité des Caryophylle et Balanophylle. Arch. de Zool. expér., T. 6 (1879).*
39a. **Lampert, K.**, *Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1910, Tauchnitz.*
40. **Lankester-Ray, E.**, *Digestion and Endoderm of Limnocodium. Journ. of Microsc. Sc., N. S. Vol. 21 (1881), p. 119.*
41. — *The chlorophyll corpuscles of Hydra. Nature, Vol. 27 (1882), No. 682.*
42. — *On the Chlorophyll corpuscles and Amyloid deposits of Spongilla and Hydra. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 22 (1882), p. 251.*

43. **v. Lendenfeld, R.,** *Ueber Cölenteraten der Südsee. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1882), p. 229.*
44. **Lewes, J.,** *Naturstudien am Seestrande. Uebers. von Freese. Berlin 1859.*
45. **Loeb, J.,** *Zur Physiologie und Psychologie der Actinien. Pflügers Arch., Bd. 59 (1895), p. 415.*
46. **Lovèn, C.,** *Observations sur les Campanulaires etc. Arch. de Sc. nat. (2), T. 15 (1828), p. 161.*
47. **Mannoir, P.,** *Frorieps Notizen, Bd. 27 (1812), No. 590, p. 273.*
48. **Marshall, W.,** *Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen etc. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882).*
49. **Mayer, A. G.,** *Rhythmical pulsation in Scyphomedusae. Publ. Caregie Inst. Washington, 1906, No. 47, p. 1.*
50. **Merejkowsky, M. C.,** *Sur une Anomalie chez les Hydromeduses et sur leur mode de nutrition au moyen de l'ectoderme. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1879/80), p. XLII.*
51. **Mesnil, F.,** *Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. Ann. de l'Inst. Pasteur, T. 15 (1901), p. 353.*
52. **Metschnikoff, E.,** *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. Wien (Hölder) 1883 und Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. 5 (1883), p. 141.*
53. — *Ueber die intracellulare Verdauung bei Cölenteraten. Zool. Anz., 1880, p. 260 u. 1882, p. 310.*
54. **Möbius, Al.,** *Ueber endophytische Algen. Biol. Ctbl., 1891.*
55. **Müller, Fritz,** *Die Magenfäden der Quallen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1858).*
56. **Nagel, W.,** *Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Cölenteraten. Pflügers Arch., Bd. 57 (1894), p. 495.*
57. — *Zool. Anz., 1892, No. 400.*
58. — *Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn. Bibliotheca zoologica, herausgeg. von Leukart u. Chun, 1894, H. 18.*
59. **Nussbaum, M.,** *Ueber die Teilbarkeit der lebenden Materie. II. Mitteil.: Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 29 (1887).*
60. — *Die Umstülpung der Polypen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35 (1890).*
61. — *Mechanik des Trembleyschen Umstülpungsversuches. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37 (1892).*
62. **Parker Jeffrey,** *On the histology of Hydra fusca. Proceed. of Roy. Soc. London, 1880, p. 61.*
62a. — *The reactions of Metridium to food and other substances. Bull. of the Museum of comp. Zool. et Harvard College, Vol. 29 (1896), p. 107.*
63. **Pauly, R.,** *Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordilophora lacustris. Inaug.-Diss. Rostock, 1901.*
63aa. **Pütter, A.,** *Die Ernährung der Wassertiere. Jena 1909.*
63a. **Rauschenplat, E.,** *Ueber die Nahrung der Tiere aus der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuchungen, Bd. 5 (1901), p. 85.*
64. **Rösel v. Rosenhof,** *Insektenbelustigungen, Bd. 3 (1755).*
65. **Schneider, C.,** *Histologie von Hydra fusca. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35 (1890).*
66. — *Lehrb. d. vergl. Histol. d. Tiere, Jena (G. Fischer) 1902, p. 576.*
67. **Schulze, F. E.,** *Ueber Bau und Entwicklung von Cordilophora lacustris. Leipzig 1871.*
68. **Semper, C.,** *Die natürliche Existenzbedingung der Tiere. Brockhaus internat. wiss. Bibliothek, Leipzig 1880.*
69. **Trembley, A.,** *Mémoire pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce à bras en forme de cornes, Leyde 1744.*
70. **Trendelenburg, W.,** *Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Algen und Tieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1909, p. 42.*
70a. **Uexküll, J. v.,** *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. 1905, Wiesboden, Bergmann.*
71. **Willem, V.,** *La structure des palpons de Apolemia uvaria et les phénomènes de l'absorption dans ces organes. Bull. de l'Acad. de Belgique (3), T. 27 (1894).*
72. — *La digestion chez les Actiniens. Bull. Soc. Med. Gand, 1892, p. 295.*
72a. — *L'absorption chez les Actiniens et l'origine des filaments mésentériques. Zool. Anz., Bd. 16 (1893), p. 10.*
73. **Wilson,** *The mesenterial filaments of the Alcyonaria. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapol, Bd. 5 (1884).*
74. **Zykoff, W.,** *Ueber Bewegung der Hydra. Biol. Ctbl., Bd. 18 (1898), p. 270.*

Fünfter Teil.

Die Ernährung der Würmer.

I. Die Plathelminthen (Plattwürmer).

a) Anatomisches.

Die als Ekto- oder Entoparasiten lebenden und demgemäß vorgebildete flüssige Nahrung aufnehmenden Trematoden (Saugwürmer) und Cestoden (Bandwürmer) nehmen eine Sonderstellung ein. Das Gastrovaskularsystem ist bei den Cestoden (Bandwürmern) völlig reduziert, indem als eine Folge der Anpassung an die parasitische Lebensweise auch die letzten Spuren eines Darmes verloren gegangen sind. Diese Würmer müssen das für sie nötige Nahrungsmaterial im gelösten Zustande direkt durch die Haut aufnehmen, welche hier, wie auch bei den parasitisch lebenden Trematoden nicht mit einem freien Epithel überzogen ist, sondern von einer sehr widerstandsfähigen, elastischen Cuticula umhüllt wird. C. Schneider (123) gibt an, daß bei den Cestoden in der Cuticula „reichlich dünne, helle Kanälchen vorkommen, die, wie es scheint, nach außen münden und möglicherweise der Aufnahme der Nahrungssäfte dienen“.

Bei den parasitischen Trematoden, welche zum Festhaften an ihren Wirtstieren Saugnäpfe und Haken besitzen (in Ein- oder Mehrzahl) erscheint der Darm meist zu einem Gabeldarm vereinfacht, von dem nur selten (z. B. bei *Distomum hepaticum*) dendritische Blindsäckchen entspringen.

Die Turbellarien (Strudelwürmer), die dritte Gruppe des genannten Tierstammes, dagegen erinnern in bezug auf die Nahrungsaufnahme und Verdauung in vieler Hinsicht an die entsprechenden Verhältnisse bei den Cnidariern, denen sie von allen Metazoen morphologisch und physiologisch am nächsten stehen. Man könnte sie, wie Lang sagt, geradezu als kriechende Cnidarier neben die Ctenophoren stellen. Wie bei den Cnidariern, besorgt auch hier das Verdauungssystem als „Gastrovaskularapparat“ zugleich die Funktionen der Zirkulation. Ein After fehlt in beiden Fällen.

Wie schon der Name sagt, handelt es sich, mit wenigen Ausnahmen (rhabdocöle Turbellarien), um von oben nach unten abgeplattete Würmer, deren Körperoberfläche von einem flimmernden Epithel überzogen ist.

Unter den Turbellarien bieten die völlig darmlosen „*Acoela*“ die einfachsten Verhältnisse dar; eine ventral gelegene Mundöffnung führt bei ihnen unter Vermittlung eines, wenn auch manchmal sehr kurzen Pharyngealrohres direkt in ein „verdauendes Parenchym“, welches je nach der Species erhebliche Verschiedenheiten des Baues aufweist.

Bei allen anderen Turbellarien findet sich dagegen ein gut entwickelter, mehr oder weniger verzweigter Darm. Die Mundöffnung liegt auch hier in einiger Entfernung vom vorderen Ende auf der ventralen Seite, ist aber nicht selten

bis in die Mitte des Körpers verschoben und kann sogar dem Hinterende genähert sein. Sie führt in einen muskulösen Schlundkopf, welcher oft in einer besonderen Scheide eingeschlossen ist und dann wie ein Rüssel nach außen hervorgestülpt werden kann.

Die einfachste Form zeigt der „Pharyngealapparat“ bei manchen Rhabdocölen, indem er hier aus einem einfachen Schlundrohr besteht, welches zwischen Mund und Darm eingeschaltet ist („Pharynx simplex“, Fig. 95). „Dieser einfache Schlund kompliziert sich zunächst dadurch, daß sich rings um ihn herum Muskeln in bestimmter Anordnung anhäufen. Die Muskelwand des Schlundes springt dann fast immer in verschiedener Weise mehr oder weniger weit gegen das Lumen des Schlundes vor, so daß wir am Pharyngeallapparat nunmehr zwei Hauptteile unterscheiden können: 1) Die Schlund- oder Pharyngealtasche und 2) den in sie vorragenden muskulösen Schlundkopf oder Pharynx (Fig. 95). Wenn die Schlundtasche wenig geräumig ist und der Pharynx

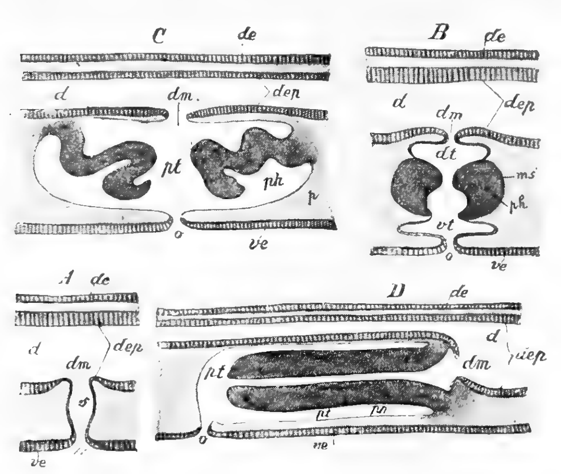


Fig. 95. A—D Diagrammatische Darstellung des Pharyngealapparates von Turbellarien. A von *Convoluta*, B von *Mesostoma*, C von *Planocera*, D von *Prosthiostomum*. *de* Dorsales Körperepithel, *ve* ventrales Körperepithel, *o* Mund, *dm* Darmpforte, *pt* Pharyngealtasche, *ph* Pharynx, *d* Darm, *dep* Darmepithel, *s* Schlund, *p* Parenchym, *dt* dorsale Schlundtasche, *vt* ventrale Schlundtasche, *ms* Muskellamelle. (Nach Lang.)

mit seiner freien inneren Oberfläche nur wenig in sie vorragt, so ist letzterer gewöhnlich kugelig oder tonnenförmig und erscheint von dem ihn umgebenden Körperparenchym durch eine Muskelschicht scharf abgegrenzt („Pharynx bulbosus“, Fig. 95 B), so bei fast allen Rhabdocölen. Bei sehr vielen Turbellarien ragt der Pharynx als eine Ringfalte weit in die meist geräumige Pharyngealscheide oder -tasche vor und nimmt, wie letztere, eine sehr verschiedene Gestalt an („Pharynx plicatus“). Bei allen Polycladen ist die Pharyngealtasche sehr geräumig, oft mit sekundären, bisweilen selbst wieder verästelten Taschen versehen, und der Pharynx ist ein flaches und breites Band, welches als eine Ringfalte rings von den Seitenwänden der Tasche in dieselbe hineinhängt (Fig. 95 C). Aus der Mundöffnung vorgestülpt, kann sich ein solcher Pharynx zu einer weiten Haut tuchartig ausbreiten und die Beute allseitig umhüllen, so etwa, wie man einen Gegenstand in ein Tuch einhüllt. Bei den Euryleptiden und Prosthiostomiden unter den Polycladen, ferner bei allen Tricladen und bei den Monotiden unter den Alloiocölen wird diese Ringfalte zu einem mehr oder weniger zylindrischen und langgestreckten Muskelrohr, welches, frei vom Grunde der ebenfalls zylindrischen Pharyngealtasche, in dieselbe hineinragt. Durch Kontraktion der Ringmuskulatur verlängert sich dieses Rohr und tritt aus der äußeren Mundöffnung heraus (Fig. 95 D). Ueberall münden an der freien Oberfläche des Pharynx, meist am freien Ende desselben, einzellige Drüsen (Speicheldrüsen) aus. Dieselben liegen entweder, wie beim Pharynx bulbosus, im Pharynx selbst oder, wie beim Ph. plicatus, im Par-

enchym zerstreut rings um die Ansatzstelle des Pharynx. Im letzteren Falle senden sie nur ihre langen und dünnen Fortsätze (Ausführungsgänge) in den Pharynx hinein." (A. LANG, 88.)

Der blindgeschlossene entodermale Darm ist bei den Rhabdocölen ein einfacher stabförmiger Schlauch (Fig. 98), bei den Dendrocölen dagegen bildet er einen Zentralmagen, von dem aus weiterhin verästelte Blindschläuche ausgehen; die Zahl derselben ist bei den Polycladen eine sehr ansehnliche (Fig. 96), bei den Tricladen sind drei Hauptzweige vorhanden, ein unpaarer medianer nach vorn, zwei laterale nach rückwärts gerichtet; von jedem der drei Hauptzweige gehen weiterhin zahlreiche verästelte Blindsäcke aus (Fig. 97).

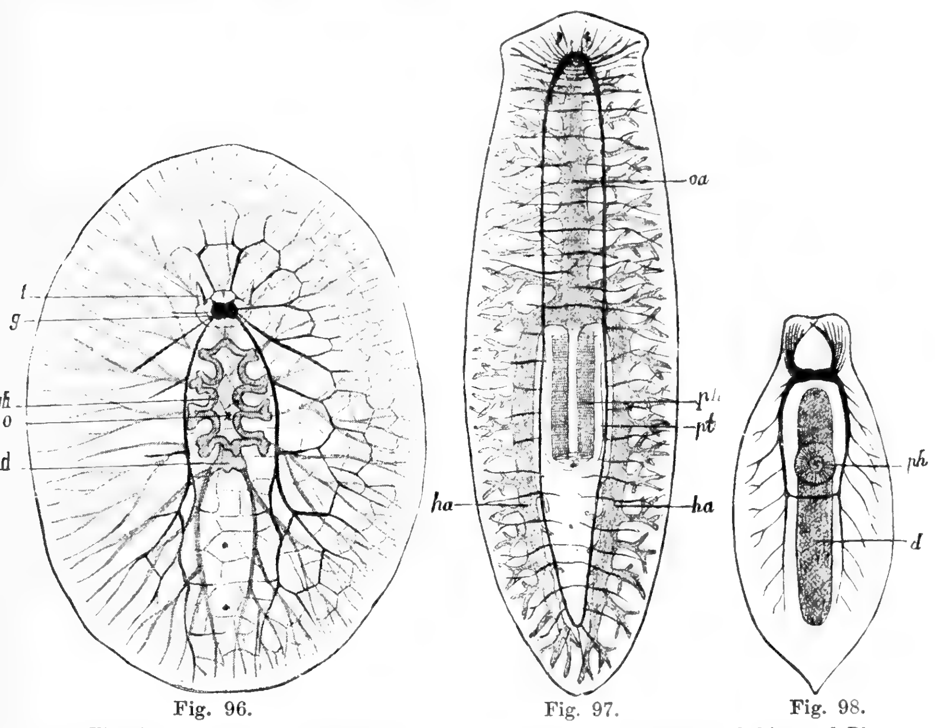


Fig. 96. Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 96. Darm- und Nervensystem von *Planocera*. *t* Tentakel, *g* Gehirn, *ph* Pharynx, *o* Mund, *hd* hinteres Ende des vom Pharynx verdeckten Hauptdarmes. (Nach LANG.)

Fig. 97. Darm- und Nervensystem einer Süßwassertriclade. *va* Vorderer medianer Darmast, *ha* hintere Darmäste, *ph* Pharynx, *pt* Pharyngealtasche. (Nach LANG.)

Fig. 98. Darm- und Nervensystem von *Mesostoma* (Rhabdocöle). *ph* Pharynx, *d* Darm. (Nach LANG.)

b) Histologie.

Ueber die Histologie des Verdauungsapparates der Turbellarien sind wir besonders durch die großen Monographien von A. LANG (89) und L. v. GRAFF (48—50) unterrichtet.

In physiologischer Hinsicht bietet das „verdauende Parenchym" der acölen Turbellarien das allergrößte Interesse. Im einfachsten Falle (*Proporus*, *Monoporus*) besteht dasselbe lediglich aus einer von Kernen durchsetzten Plasmamasse, die den ganzen Leibesraum gleichmäßig ausfüllt (Fig. 99 a) und von zahl-

reichen Vakuolen durchsetzt erscheint. Vielfach findet man in demselben Nahrungskörper eingeschlossen (Fig. 99 b). In anderen Fällen

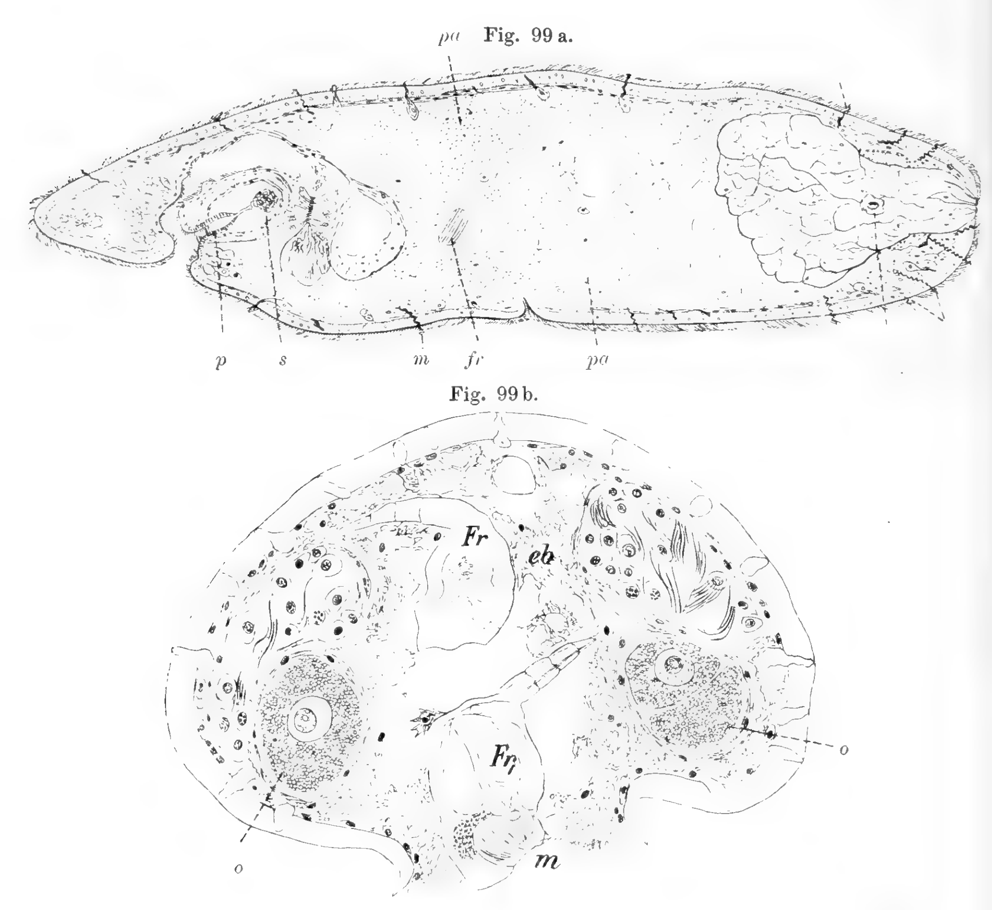


Fig. 99 a u. b. *Monoporus rubropunctatus.* a Medianer Längsschnitt des ganzen Tieres. *m* Mund, *fr* Fremdkörper, *pa* Parenchym, *p* Penis, *s* Samenblase. b Querschnitt. *cb* verdauendes Parenchym, *o* Ovarien, *m* Mund, *Fr* und Fr_1 Fraßobjekte (Rotatorien). (Nach v. Graff.)

(*Convoluta*) findet man an der Peripherie der zentralen vakuolisierten Plasmamasse (Syncytium) ein aus zahlreichen rundlichen Zellen zusammengesetztes Gewebe (Fig. 100). Wieder bei anderen Formen (*Amphichoerus*) besteht das „Parenchym" aus einem spongiösen Gerüst von Platten und Balken (Reticulum), in welchem zahlreiche kleinere und große, freie Zellen (Freßzellen, Phagocyten) eingelagert sind, die sich in der Umgebung der Nahrungskörper besonders zahlreich angehäuft finden und vielfach Fragmente der letzteren einschließen.

Bei den mit einem Darmkanal ausgestatteten Turbellarien wird dieser von einem Zylinderepithel ausgekleidet, über dessen Bau namentlich Lang (89) detaillierte Angaben gemacht hat.

Er unterscheidet zwei Formen von Zellen, welche hauptsächlich durch ihren verschiedenen Inhalt charakterisiert sind und offenbar den sogenannten „Nähr- und

Drüsenzellen" der Cnidarier entsprechen. Besonders deutlich treten dieselben im Epithel des Hauptdarmes von *Stylochus neapolitanus* hervor. Neben langgestreckt



Fig. 100. *Convoluta paradoxa.* Querschnitt aus der Mundregion. *p* vakuolisiertes Parenchym, *x* Zooxanthellen, *c* Cilien, *e* Epithel, *m* Längsmuskeln, m_1 dorsoventrale Muskelzüge, *m* Mund, *ph* Pharynx, *o* Ovarien, *dr* Hautdrüsen, *y* blasiges Gewebe des peripheren Parenchyms. (Nach v. Graff.)

zylindrischen Zellen, welche ganz erfüllt sind mit großen, homogenen, fettähnlichen Kugeln oder Tropfen, finden sich andere keulenförmige Zellen („Körnerkolben" Minots, 105) deren Plasma kleine Körnchen enthält, die sich im Gegensatz zu jenen viel größeren Kugeln außerordentlich stark färben. Lang ist geneigt, die ersteren für die „wahren verdauenden Zellen" zu halten, „welche die Nahrungsstoffe assimilieren"; die fettähnlichen Tröpfchen faßt er als „Assimilationsprodukte" auf. Ich glaube, daß man sie mit den ähnlichen Gebilden in den Entodermzellen (Nährzellen) von *Hydra* identifizieren darf. In den „Körnerkolben" erblickt er dagegen Drüsenzellen, deren Körnchen ein Sekret darstellen, „welches in das Lumen des Darmes ausgeschieden wird". Während die Elemente ersterer Art durchwegs mit Cilien ausgestattet sind, fehlen solche den „Drüsenzellen", auch ist es bemerkenswert und stimmt wieder mit *Hydra* überein, daß jene „bei einem und demselben Tier vielfach ihre Gestalt verändern", also wohl als amöboïd gelten dürfen. Diese Formveränderlichkeit ist besonders groß bei dem Epithel der Darmäste der Leptoplaniden. „Nur in seltenen Fällen lassen sich in denselben die Zellgrenzen

deutlich unterscheiden, fast immer finden wir es gebildet aus einer dicken Protoplasmaschicht, welche die verschiedenartigsten Einlagerungen zeigt.“ Man findet „verschieden große und verschiedenartig gestaltete grobe Körner, die mit den fettähnlichen Körperchen der Planoceriden übereinstimmen (Fig. 102). Die Körner sind bald rund, bald mit unregelmäßiger Oberfläche, bald oval. Einzelne von ihnen färben sich gar nicht, andere schwach, andere wieder sehr stark. Neben diesen im lebenden Tier farblosen Körnern finden sich andere feinere Körnchen, die verschiedenartig gelb, grün, braun und schwarz gefärbt sind und dem Darmepithel eine bestimmte Farbe verleihen.“ Diese letzteren Körnchen hält Lang auf Grund der Beziehungen zwischen der Farbe des Darmkanals und der Farbe der Nahrung für ins Innere der Zellen aufgenommene Nahrungspartikel. „Im hungernden Tier schwinden sie allmählich und der Darmkanal verliert infolgedessen seine mehr oder weniger ausgesprochene Färbung. Auch die fettähnlichen Körner sind in ausgehungerten Tieren viel weniger zahlreich; sie sind wahrscheinlich Assimilationsprodukte, welche bei fehlender Nahrung assimiliert werden.“ (Lang.) Die amöboide Beweglichkeit dieser Zellen bedingt es, daß man die freie Oberfläche derselben vielfach in pseudopodienartige Fortsätze ausgezogen findet, welche in das Lumen der Darmäste hineinragen und dasselbe bisweilen ganz durchsetzen. Lang hat sowohl bei lebenden wie bei konservierten Exemplaren gesehen, „wie einzelne, eine kugelige Gestalt annehmende Zellen oder Zellgruppen, von der Darmwand abgelöst, frei im Darmlumen liegen. Beim lebenden Tier sieht man sie häufig durch die peristaltischen Bewegungen der Darmäste wie Blutkörperchen hin und her bewegt werden.“ Neben diesen Zellen finden sich auch reichlich „Körnerkolben“ überall im Epithel der Darmäste. Sehr gut lassen sich

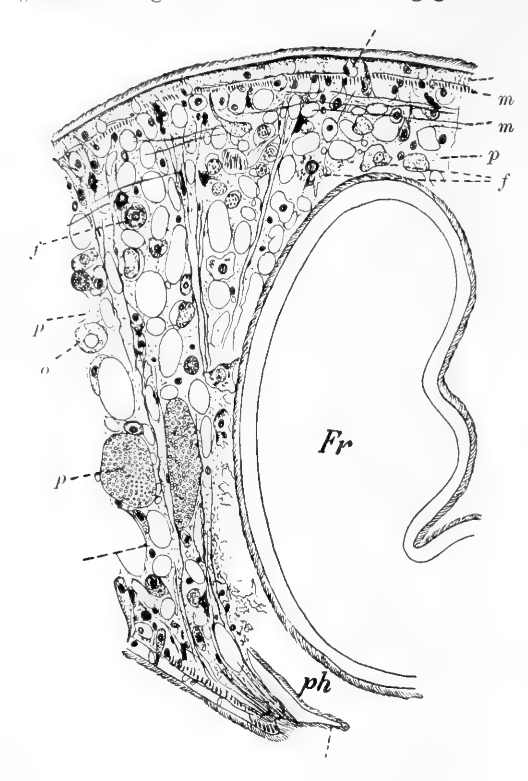


Fig. 101. *Convoluta sordida.* Querschnitt durch den Mund mit eingeschlossenem Nahrungskörper (*Fr*), eine junge *Convoluta*. *p* verdauendes Parenchym, *f* Freßzellen, *o* Ovarien, *m* Muskeln, *ph* Pharynx. (Nach v. Graff.)

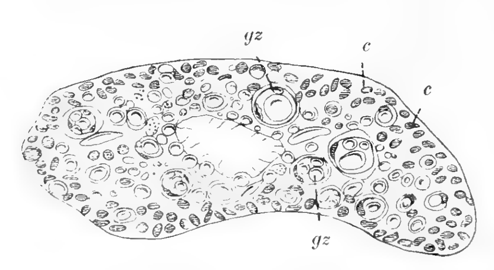


Fig. 102. *Leptoplana tremellaris.* Querschnitt durch einen Darmast. *c* Konkretionen im Darmepithel, *gz* gelbe Zellen. (Nach Lang.)

pseudopodienartige Bildungen der Darmepithelzellen auch bei manchen rhabdocölen Turbellarien (*Plagiostoma Girardi, Cylindrostoma Klostermannii*) beobachten. Diese Plasmafortsätze sind von veränderlicher Größe und Gestalt und fließen nicht selten zu breiteren Platten zusammen. „Ihrer großen Veränderlichkeit wegen fehlen sie oft streckenweise, zuweilen sind sie überhaupt nicht wahrnehmbar, sie entstehen und verschwinden wie die Pseudopodien der Amöben."

Gegenüber der erwähnten Formveränderlichkeit des Epithels der Darmäste zeigt das Epithel des **Haupt**darmes und der Darmast**wurzeln** in Form und Struktur eine große Konstanz, stets trägt dasselbe einen Flimmerbesatz, auch lassen sich Zellgrenzen immer deutlich erkennen. Die fettähnlichen Körner und die gefärbten Einschlüsse sind weniger zahlreich. Auch in anderen Familien der Polycladen finden sich Differenzen im Bau des Epithels des Hauptdarmes und der Darmäste, indessen sind dieselben mehr quantitativer als qualitativer Natur, indem das Verhältnis der Zahl der „Körnerkolben" und der „Nährzellen" sich verändert. Es mag noch erwähnt sein, daß LANG bei mehreren Individuen von *Prosthiostomum siphunculus* auf Schnitten im Innern des Darmepithels geformte Bestandteile verschluckter Tiere, vornehmlich Annelidenborsten, fand, und zwar in der Weise, daß dieselben allseitig vom Plasma der Darmzellen, deren Grenzen sich an der betreffenden Stelle nicht mehr unterscheiden ließen, umflossen waren.

Nach v. GRAFF (50) wären die erwähnten Differenzen des Darmepithels nur als verschiedene funktionelle Formzustände einer und derselben Zellart aufzufassen und er hält eine Scheidung in assimilierende und sekretorische (Körnerkolben-)Zellen ebensowenig für berechtigt, wie die Annahme einer verschiedenen Funktion des Hauptdarmes und der Divertikel. Er bildet überall langgestreckte, schmale, keulenförmige Zellen ab, deren freie Enden amöboïde Fortsätze entsenden. „Mit der Nahrungsaufnahme geht ein Anschwellen der Zellen einher, sie füllen sich von den freien Enden her mit ‚Chylusströpfchen' und sind schließlich bis an die Basis von solchen durchsetzt."

Nach VOGT und YUNG (135) besteht bei *Mesostomum Ehrenbergii* das Darmepithel bei hungernden Exemplaren aus „einer einfachen Schicht kleiner, blasser, runder Zellen, von denen jede einen kleinen runden Kern besitzt. Osmiumsäure färbt denselben augenblicklich schwarz." .... „Das Aussehen ändert sich, wenn die Tiere gut genährt werden; die Zellen schwellen dann in außerordentlicher Weise an; ihr Protoplasma wird körnig und füllt sich mit Fetttröpfchen, ihre Gestalt verlängert sich meistens, sie werden sogar amöbenähnlich und bewegen sich langsam, indem sie Fortsätze treiben. Der Kern wird dunkel und statt einer einzigen Schicht sieht man deren mehrere aufeinander gehäuft."

Bei *Mesostomum Craci* bilden nach BÖHMIG (6) die Darmzellen teils niedere „Polster oder Platten", teils haben sie die Form mächtig verlängerter Keulen, welche die ersteren um das Zehnfache übertreffen können. Die Polster und Platten, sowie die basalen Teile der Keulen sind stets von feinkörnigem Plasma erfüllt, während in den freien Enden der letzteren reichlich Fetttropfen und andersartige Konkremente eingelagert erscheinen. Zwischen den beiden offenbar nur verschiedene funktionelle Zustände derselben Zellform darstellenden Extremen finden sich alle Uebergangsformen.

c) Die Nahrungsaufnahme der Turbellarien.

Fast alle Turbellarien sind als entschiedene Raubtiere zu bezeichnen, und schon die Acölen sind äußerst gefräßig und bewältigen oft Tiere von beträchtlicher Größe. In Fig. 99 b erkennt man zwei Rädertiere in verschiedenen Stadien der Verdauung. Im Parenchym von *Amphichoerus cinereus* fand v. Graff Kiefer und Borsten von Anneliden, sowie Teile von verschiedenen Rhabdocöliden. Einer hatte einen *Macrorhynchus Naegelii* und ein *Plagiostoma maculatum* im Leibe. Die Polycladen ernähren sich nach A. Lang hauptsächlich von kleinen Anneliden, Nematoden, Nemertinen und Hydroiden, dann aber auch von dem das Substrat bedeckenden Schlamm, welcher zahlreiche lebende oder tote Tierchen enthält. Die Landplanarien bevorzugen nach v. Graff in erster Linie nackte und beschalte Schnecken, dann Lumbriciden und schließlich Insekten und Insektenlarven. Im Darme eines *Platydemus laterolineatus* fand v. Graff neben Resten von Insekten auch solche von Milben. *Placocephalus Hewensis* frißt nach Lehnert (92) fast nur lebende Regenwürmer. Die Menge der aufgenommenen Nahrung schwankt nach diesem Autor von einem Zehntel zu einem Viertel vom Gewichte des aufnehmenden Tieres. Eine reichliche Mahlzeit genügt für 5—7 Tage, doch können die Tiere auch 3 Monate und länger fasten. Buck behauptet von *Rhynchodemus bilineatus*, daß derselbe lebende Schnecken, Poduren, Milben und Asseln frißt, gibt aber an, daß dieses Tier auch „fein gemahlene, zuvor getrocknete Daphniden“ und tote Regenwürmer nicht verschmäht. Pearl (114a) fütterte verschiedene Planarien (*Pl. maculata, gonocephala*, *dorotocephala*) mit zerquetschten Teilen von Süßwasserschnecken (*Physa*, *Planorbis*) und sah, wie solche Stücke in einem Gefäß, welches zahlreiche Exemplare der Würmer enthielt, alsbald von denselben bedeckt wurden. Selbst abgeschnittene Stücke des eigenen Körpers werden nicht verschont. Es scheint, daß die in das Wasser diffundierenden Säfte anlockend wirken und Pearl schildert außerordentlich eingehend die Reaktionsbewegungen, wenn die Planarien in den Wirkungsbereich eines geeigneten Nahrungsobjektes kommen. Sobald der Wurm mit dem Freßobjekt in direkte Berührung gekommen ist, wird dasselbe zunächst mit dem erhobenen Kopfe „ergriffen“, worauf der übrige Körper soweit darauf vorgleitet, bis die ventrale Mundöffnung gerade über der zuerst berührten Stelle liegt. Dann erfolgt erst die Ausstülpung des Pharynx (Pearl l. c. p. 634, Fig. 31). Am deutlichsten läßt sich dies beobachten, wenn eine Planarie einen zylindrisch geformten Körper (etwa einen anderen Wurm) verzehrt und wenn die Längsachse des Beutetieres mit der der Planarie einen rechten Winkel bildet. Nach Pearl wird auch pflanzliche Nahrung nicht ganz verschmäht. Er fand Planarien häufig mit ausgestülptem Pharynx auf Stengeln von Wasserpflanzen und konstatierte auch, daß die frisch entleerten Faeces oft der Hauptsache nach aus kleinen Pflanzenpartikeln bestehen. Doch scheint zum normalen Gedeihen der Würmer tierische Nahrung unbedingt erforderlich zu sein. „Mit der so verschiedenen Art der Nahrung stehen, wie v. Graff bemerkt, jedenfalls die großen Differenzen in der Länge des Pharynx in Zusammenhang, wie denn auch die zitierten Beobachter angeben, daß der Pharynx bald das Beutetier vollständig umschließe (wozu sich besonders der kragenförmige Pharynx eignet), bald sich nur an einer Stelle desselben anlege.“

Schon v. KENNEL (70) beschreibt sehr anschaulich die Art und Weise, wie sich Landplanarien kleiner, mit ihnen den Aufenthaltsort teilender Schnecken (Subulinen) bemächtigen: „Die Planarie legt sich um das Gehäuse der Schnecke herum, diese zieht sich bei der Berührung in ihr Gehäuse zurück; allein der Räuber legt seine Mundöffnung auf die Mündung des Gehäuses und nun beginnt ein lebhaftes Spiel des herausgestreckten Schlundes, das sich durch die dünne Schale der Schnecke deutlich verfolgen läßt. Der Schlundkopf macht lebhafte Saugbewegungen, wobei er seine Mündung erweitert und verengt, sich selbst verlängert und verkürzt. Da jedoch die Planarie eine Schnecke auf diese Weise nicht aus dem Gehäuse heraussaugen und verschlucken kann, so verdaut sie einfach mittels des vom Schlundkopf oder auch vielleicht vom Darm gelieferten Sekretes ihre Beute außerhalb ihres Körpers und saugt nun den zur Verdauung präparierten Speisebrei in ihren Darmkanal hinein, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, daß auch kleinere Stücke der Schnecke in unzersetztem Zustande mitverschluckt werden. In einer halben Stunde kann eine mäßig große Landplanarie mit einer *Subulina* fertig sein. Der Schlund verlängert sich derart, daß er bis in die engste Windung des spitzen Gehäuses vordringt und die letzten Spuren der aufgelösten Schnecke herausleckt, so daß nach einer solchen Mahlzeit die reine Schale übrig bleibt.“

Auch A. LANG (89) glaubt, „daß wenigstens bei den mit einem krausenförmigen Pharynx ausgestatteten Polycladen die vom Pharynx umstrickte Beute unter Einwirkung des Sekretes der Speicheldrüsen zersetzt und in einen Speisebrei umgewandelt wird, bevor sie in den Hauptdarm und von da aus in die Darmäste befördert wird“. Die enorme Größe und Dehnbarkeit des Pharynx ermöglicht in solchen Fällen die Bewältigung und Aufnahme sehr großer Nahrungskörper. „Wird der krausenförmige Pharynx durch den weitgeöffneten äußeren Mund vorgestreckt, so umhüllt er die Beute ganz so, wie man einen Gegenstand mit einem Tuch umhüllt. Dabei aber ist er äußerst beweglich. Bald wird eine Stelle am Rande der Falte finger- oder lappenförmig vorgestreckt, bald eine andere rasch zurückgezogen, bald breitet sich plötzlich eine Stelle desselben schleierartig aus, kurz seine Formveränderlichkeit ist so groß, daß man nicht dazu kommt, seine wirkliche Gestalt zu erkennen.“ (LANG.) Die Pseudoceriden (besonders *Thysanozoon*), welche ebenfalls einen kragenförmigen Pharynx besitzen, strecken denselben im Aquarium zwar oft vollständig aus und drücken ihn wie eine tellerförmige Saugscheibe an die Glaswand an, doch gelang es LANG niemals, sie eine Beute erhaschen zu sehen. Er hält es für möglich, daß sie den Schlamm verzehren, der sich an den Wänden der Aquarien anheftet und der aus grünen Algen, Diatomeen, Infusorien, Hydroiden, kleinen Rhabdocölen, *Dinophilus*, kleinen Anneliden und anderen kleinen Geschöpfen besteht.“

Ganz wesentlich verschieden ist die Art, wie sich *Prosthiostomum*, bei welchem der Pharynx ein in die Pharyngealtasche aufragendes zylindrisches Muskelrohr darstellt, seiner Beute bemächtigt. Der Pharynx wird hier, wie LANG wiederholt beobachtete, „mit Vehemenz gegen die Beute (kleine Anneliden) vorgestreckt und ebenso schnell wieder zurückgezogen, so daß man nicht Zeit hat zu sehen, in welcher Weise die Opfer vom Pharyngealende des Räubers erfaßt werden.“

d) Der Verdauungsvorgang bei den Turbellarien.

Wir sehen uns hier wieder vor ganz ähnliche Fragen gestellt, wie bei den Cnidariern, und es scheinen auch in der Tat ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen. In den wenigen neueren Schriften, wo überhaupt von der Verdauung der Turbellarien die Rede ist, wird diesen Tieren, wie es scheint, hauptsächlich gestützt auf die Autorität Metschnikoffs, ohne weiteres eine intracellulare Verdauung zugeschrieben, ohne besonders hervorzuheben, daß neben dieser sicherlich in vielen Fällen auch extracellulare Verdauungsvorgänge eine wichtige Rolle spielen und manchmal die cellularen Prozesse überhaupt erst ermöglichen. Es läßt sich füglich wohl nicht bezweifeln, daß die Aufnahme und Ausnützung so großer und gut geschützter Beutetiere, wie Gehäuseschnecken oder hartschalige Arthropoden etc., nicht anders zu erklären ist, wie unter der Voraussetzung einer sekretiven Verdauung ganz in demselben Sinne, wie bei den Cölenteraten. Welche Rolle hierbei den „Speicheldrüsen" zukommt, bedarf weiterer Prüfung, doch wird man in Fällen, wie dem von v. Kennel beschriebenen, kaum zweifeln können, daß sie ein an proteolytischem Enzym (Trypsin?) reiches Sekret liefern, welches die intrapharyngeale, sozusagen einleitende Verdauung vermittelt, der sich dann weiterhin im Innern der Gastrovaskularräume intracellulare Verdauungsprozesse anschließen.

Nachdem Claparède gezeigt hatte, daß die von ihm beschriebene *Convoluta minuta*, sowie junge Larven anderer Rhabdocölen keinen gesonderten Darmkanal besitzen, stellte Metschnikoff (104) die gleiche Tatsache für sämtliche von ihm in Neapel untersuchten *Convoluta*-Arten fest. Hier wird der Darmkanal repräsentiert durch eine Masse sternförmig verästelter Zellen, in welcher keine Darmhöhle nachweisbar ist. Die Nahrung gelangt durch den Mund oder Schlund direkt in diese Masse hinein, die man auch als „verdauendes Parenchym" bezeichnet hat. Später hat auch v. Graff (48) die Abwesenheit eines Darmkanales bei *Convoluta* und *Schizoprora* betätigt. Er fand, daß bei diesen „Acölen" „die Nahrung durch eine kleine Hautspalte eintritt, um in einer vakuolenreichen, von Fetttröpfchen durchsetzten weichen Marksubstanz gleichwie bei Infusorien herumgetrieben zu werden", und bemerkte in dieser „Marksubstanz" bei der genannten Art „lebhafte Strömungen und ebenso zeigten einzelne Stücke derselben nach Zerreißung des Tieres deutliche amöboide Bewegungen". In eingehender Weise sind dann die Organisationsverhältnisse der *Acoela* wieder in der Monographie von 1891 von v. Graff (48) geschildert worden. Die Fraßobjekte (unter Umständen Tiere von beträchtlicher Größe) gelangen aus dem Schlund unmittelbar in eine Plasmamasse von syncytialem Charakter hinein, wo sie in allseitiger Berührung mit derselben offenbar durch intraplasmatisch ausgeschiedene Enzyme verdaut werden, ganz ähnlich wie es früher von den Cnidariern (Polypen und Medusen) geschildert wurde. Kleinere Objekte (Diatomeen etc.), sowie Bruchstücke größerer, bereits vorverdauter Tiere werden in vielen Fällen von amöboïd beweglichen „Freßzellen" (Phagocyten) aufgenommen und intracellular verdaut. Metschnikoff (104) kam in der Folge zu der Ansicht, „daß es auch unter den mit einem ganz gesonderten Darmkanal versehenen Turbellarien (Süßwasserformen) solche gibt, welche als ‚wahre Parenchymatiker' ihre Nahrung aufnehmen und verdauen".

Bei einer Art, welche *Mesostomum productum* nahesteht, fand er „einen ziemlich unregelmäßigen Haufen verdauender Parenchymzellen, welche entweder eine kompakte Masse oder eine Rinde über einer inneren Höhle bildeten". Im Innern solcher Zellen fanden sich „Harnkonkremente" (? B.), sowie „kleine Nahrungsteilchen". Das Eindringen solcher wurde bei *Mesostomum Ehrenbergii* beobachtet. „Dieser durchsichtige Strudelwurm, welcher bereits einen geraden, aus zylindrischen kernhaltigen, amöboïden Zellen bestehenden Darmkanal mit einem weiten Lumen besitzt, ernährt sich namentlich von *Nais proboscidea* (welche auch von *Hydra* gerne verzehrt wird). Wenn man ein *Mesostomum* etwa 1 Stunde nach dem Verschlucken seiner Beute untersucht, so findet man in dem nunmehr sehr verengten Darmlumen nur die Cuticula mit Borsten, während die sämtlichen Weichteile von *Nais* sich im Innern der Darmzellen wiederfinden; besonders sind die braunen Zellen des Peritoneums zu erwähnen, indem sie wegen ihrer auffallenden Farbe sehr leicht aufzufinden sind. Nicht selten dringen auch die hakenförmigen Borsten, wie auch einige andere feste Teile ins Innere der Verdauungszellen ein." Da alle Versuche, kleine Karminkörnchen von *Mesostomum* verschlucken zu lassen, fehlschlugen, fütterte METSCHNIKOFF die Naiden mit Karmin und ließ sie dann vom *Mesostomum* verschlucken. Es fand sich dann der Farbstoff in großen Mengen in den Verdauungszellen des Strudelwurmes angesammelt.

Auch bei *Planaria lactea* und *polychroa* konnte METSCHNIKOFF das Eindringen der aufgenommenen Nahrung ins Innere der Darmepithelzellen konstatieren. „Man braucht nur einen Tropfen Blut mit etwas Karmin oder Indigokörnchen auf den Objektträger zu legen und eine *Planaria* auf ein paar Minuten in eine solche Mischung zu setzen. Das Tier saugt gierig das Blut auf, wobei es natürlich auch eine gewisse Quantität von Farbstoffpartikelchen mitaufnimmt. Wenn man sogleich darauf den Darmkanal des Wurmes untersucht, so findet man dessen Lumen ganz verschwunden, während die Darmzellen sehr vergrößert erscheinen und in ihrem Inneren eine kolossale Menge von Blutkörperchen resp. Farbstoffkörnchen enthalten. Die Planarien saugen gern nicht nur Blut, sondern auch die Darmzellen anderer Planarien samt dem Inhalt derselben; daher kommt es vor, daß man bei den Untersuchungen der Verdauungsorgane eine Menge in Protoplasmakugeln eingeschlossene Fremdkörper findet." (METSCHNIKOFF.)

STOPPENBRINK (132) machte an *Planaria gonocephala* Fütterungsversuche mit Karmin, Indigo und Zinnober, indem er diese Farbstoffe in fein verteiltem Zustande, mit dem Fettkörper von Mehlkäferlarven verrieben, verabreichte. Es ergab sich dabei, daß dieselben von den Darmepithelzellen aufgenommen, aber nicht an das Mesenchym abgegeben (vielleicht wieder nach dem Darmlumen zu ausgestoßen) wurden. Dagegen ließ sich ein solcher Uebertritt leicht bei Fett beobachten. STOPPENBRINK ließ eine Anzahl Tiere so lange hungern, bis in den zur Probe konservierten und in Schnitte zerlegten Tieren keine Spur von Fett mehr nachzuweisen war. Die übrigen Tiere wurden nun mit dem Fettkörper von Mehlkäferlarven gefüttert und von Zeit zu Zeit eines auf die Verteilung des Fettes untersucht. „Kurz nach der Fütterung zeigte sich das Fett innerhalb der Darmepithelzellen in eigenartiger Weise verteilt. Während nämlich nach dem Darmlumen zu die Fetttropfen sehr groß waren, nahmen sie nach der Basis der Zellen zu mehr und mehr an Größe ab. Die durch amöboïde Fortsätze der Zellen aufgenommenen größeren Fetttropfen werden offenbar durch die Tätigkeit des Protoplasmas in kleinere Tröpfchen zerlegt. Bei Tieren, die mehrere Tage nach der Fütterung konserviert wurden, bemerkt man Fett in Gestalt ganz winziger Tröpfchen im Parenchym, und zwar zunächst nur in unmittelbarer Umgebung des Darmes. Später war das Fett weiter im Körper verteilt, bis es schließlich ziemlich gleichmäßig verbreitet angetroffen wird." (STOPPENBRINK.) Es scheint sich hier die von BLOCHMANN ausgesprochene Vermutung zu bestätigen, daß das Fett durch die verästelten Bindegewebszellen im

Körper verbreitet wird, indem die Fetttropfen durch die verästelten Ausläufer von einer Bindegewebszelle in die andere übertreten.

Nach diesen Beobachtungen darf es als feststehend gelten, daß bei Turbellarien intracellulare Verdauungsprozesse eine sehr wichtige Rolle spielen und anscheinend in manchen Fällen allein die Assimilation vermitteln, doch weist schon Metschnikoff darauf hin, „daß auch unter den Turbellarien Repräsentanten existieren, welche die aufgenommene Nahrung extracellular verdauen". Er erwähnt besonders *Microstomum lineare,* „dessen flimmernde Darmzellen die Fähigkeit Nahrung aufzunehmen vollständig verloren haben". Indessen muß wohl auch bei *Mesostomum Ehrenbergii* neben der intracellularen eine extracellulare Verdauung angenommen werden, die sich vielleicht zum Teil schon im Pharynx abspielt. Das Tier verschlingt gelegentlich sehr große Bissen. Vogt und Yung (135) fanden im Darmkanal von Mesostomen, „welche vor kurzem eine Daphnie ausgesogen (dürfte wohl richtiger heißen im Pharynx verdaut) hatten, den vollständigen Darm des Opfers, sehr erkenntlich an seiner Gestalt, im Innern der Darmhöhle eingeschlossen". Dies kann aber wohl kaum anders zustande kommen, als durch einen Zerfall des ganzen Tieres, wie er eben nur durch einen extracellularen Verdauungsvorgang herbeigeführt werden kann.

Bei vielen Landplanarien und manchen Polycladen scheint der Darm im wesentlichen ein bloßes Resorptionsorgan zu sein, während die eigentlich verdauende Höhle vom Pharynx gebildet wird. Es steht mit dieser Annahme die Tatsache in Uebereinstimmung, daß hier nur ganz ausnahmsweise Teile von Fraßobjekten im Darme gefunden werden. Eigentlich existiert darüber nur eine positive Angabe von Bergendal (zit. bei Graff, 50, p. 110), welcher im vorderen Hauptdarm von *Bipalium diana* „weit nach vorn eine Gastropodenradula" fand.

Bei der Abwesenheit einer besonderen Afteröffnung erhebt sich nun die Frage, wie die unverdaulichen Nahrungsreste aus dem Gastrovaskularapparat entfernt werden. Bei *Thysanozoon Brocchii*, *Pseudoceros maximus* und *P. velutinus* beobachtete Lang (89) des öfteren, „daß durch Kontraktion des Hauptdarmes schmutzige Flüssigkeit aus dem im Grunde des vorgestreckten Pharynx zutage tretenden, sich öffnenden Darmmund in kräftigem Strahle herausgespritzt wurde", was wohl auch für andere Polycladen gelten mag.

„Die Tiere sitzen dabei ruhig an der Wand des Gefäßes angeheftet, das Vorderende nach oben gekehrt. Der Kopfteil mit den Tentakeln richtet sich auf, so daß die Bauchseite der Pharyngealgegend mit dem Munde nach aufwärts gekehrt ist. Die Mundöffnung öffnet sich langsam, aber weit. In dem Maße, als sie sich öffnet, nähert sich ihr der Darmmund und läßt in einem feinen Strahle, der oft mehrere Zentimeter im Wasser in die Höhe steigt, die schmutzige, den Hauptdarm erfüllende Flüssigkeit heraustreten. Dann schließt er sich, zieht sich in seine normale Stellung zurück, die Mundöffnung zieht sich ebenfalls zusammen, während die Kopfgegend oft noch lange hoch aufgerichtet bleibt." (A. Lang.) Bei *Mesostomum Ehrenbergii* fanden Vogt und Yung (135) den Darm nach reichlicher Nahrungsaufnahme gefüllt „mit dunklen Körnern, die oft in Gestalt von Rosetten, welche kristallähnlichen Konkretionen gleichen, zusammengeklebt sind". Sie fassen dieselben als Rückstände der Verdauung auf und sahen das Tier diese Massen durch den Mund ausstoßen. Bei Planarien haben auch Bardeen (3a) und Pearl (114a) den Prozeß der Defäkation beobachtet. Er wird durch 3—4 kräftige Kontraktionen des ganzen Körpers

eingeleitet, durch welche dann der Inhalt des Darmes mit großer Kraft durch den Pharynx nach Außen entleert wird. LANG hat ferner nachgewiesen, daß bei *Yungia* sowie bei *Cycloporus papillosus* die Darmäste mit der Außenwelt in offener Verbindung stehen, indem sie unter dem Außenepithel mit einer blasenförmigen Erweiterung enden, die (bei *Cycloporus*) mittels eines feinen Porus im Epithel nach außen mündet. LANG hat in diesem Falle durch direkte Beobachtung am lebenden Tier „das Ausstoßen von Flüssigkeitstropfen mit verschiedenartig gefärbten Konkretionen unter dem Mikroskope beobachtet“. An aufgehellten ganzen Präparaten von Tieren, die im Augenblicke der Entleerung mehrerer Endblasen durch Uebergießen mit kochender Sublimatlösung getötet worden waren, ließen sich noch deutlich die koagulierten Flüssigkeitstropfen erkennen, die im Begriffe sind, aus den Endblasen nach außen zu treten (vgl. die Textfiguren bei LANG, 89, p. 158). Die ausgeschiedene Flüssigkeit mischt sich nicht mit dem Seewasser, sondern läßt sich in demselben noch als kugelrunder Tropfen unterscheiden, dessen Lichtbrechungsvermögen indessen kaum von dem des Wassers verschieden ist. Bei der Gattung *Oligocladus* scheint nach LANG sogar ein besonderer Afterporus zu existieren (l. c. p. 159).

e) Veränderungen der Turbellarien bei herabgesetzter Ernährung.

Die Fähigkeit der Planarien, längere Zeit ohne Nahrung leben zu können, ist schon seit langem bekannt. F. E. SCHULTZE wußte auch schon, daß eine solche Hungerperiode (wie bei den Infusorien) von einer beträchtlichen Größenabnahme begleitet ist. Die ersten zahlengemäßen Bestimmungen der eintretenden Größenabnahme veröffentlicht jedoch erst VOIGT (136), der einige Exemplare von *Planaria alpina* längere Zeit hungern ließ und ihre Größe von Zeit zu Zeit maß. Neuerdings hat auch STOPPENBRINK (132) diese, wie der Vergleich der beistehenden Figuren (Fig. 103) zeigt, außerordentlich auffallenden Veränderungen, namentlich bei *Pl. gonocephala*, experimentell untersucht. Der dreizehnfach vergrößerte Umriß des Hungertieres läßt erkennen, daß die Größenabnahme hauptsächlich auf Kosten des hinter dem Kopf gelegenen Körperabschnittes, vor allem des postpharyngealen Teiles, erfolgt. Es ist bekannt, daß, wenn ein Tier hungert, in erster Linie die an dieser oder jener Stelle angesammelten Reservestoffe (Fett, Glykogen, Reserveeiweiß) angegriffen und verbraucht werden, bis schließlich auch die Körperzellen in mehr oder weniger großer Ausdehnung der Zerstörung anheimfallen, wobei stets die entbehrlichen und weniger wichtigen Organe zuerst und am stärksten angegriffen und sozusagen als Nährmittel für die wichtigeren Organe verwandt werden. Einen gewissen Anteil an der Verkleinerung der Hungertiere hat im vorliegenden Falle schon der Darm.

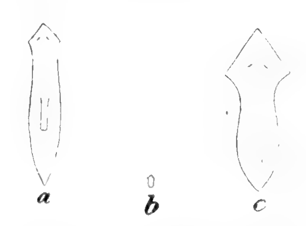


Fig. 103. *Planaria gonocephala*. *a* Umriß eines normalen Tieres, *b* Hungertier, *c* dasselbe 13fach vergrößert (nach STOPPENBRINK).

EUGEN SCHULTZ hatte seinerzeit bei *Dendrocoelum lacteum* die Beobachtung gemacht, daß nach längerem Hungern die Seitenverzweigungen des Darmes an Zahl abnehmen, was darauf beruhen soll, daß sich Darmepithelzellen aus dem Verbande loslösen, und zwar von den feinsten Verästelungen beginnend nach dem Hauptstamm zu, und dann frei im Mesenchym angetroffen werden. STOPPENBRINK konnte diese Angaben nicht bestätigen, doch fand er sehr bedeutende Größenunterschiede der Elemente des Darmepithels bei in Verdauung begriffenen und bei hungernden Tieren. „Eine frisch gefütterte Planarie ist stark aufgebläht und etwa ein Fünftel länger als vorher. Die anfänglich im Darmlumen befindliche Nahrung wird von den Darmepithelzellen aufgenommen. Diese nehmen dabei an Größe zu. Bei Beginn

des Fastens wird zunächst die Nahrung in den Darmepithelzellen aufgebraucht. Dabei werden die Zellen kleiner und kleiner. Schon die früheren Beobachter haben darauf hingewiesen, daß die Darmepithelzellen im Hungerzustande deutlichere Bilder geben, als wenn sie prall mit Nahrung erfüllt sind.“ Ebensowenig wie am Darm läßt sich ein Zugrundegehen von Zellen in größerem Umfang im Nervensystem, Parenchym und Hautmuskelschlauch konstatieren. Dagegen waren Degenerationsprozesse deutlich im Bereich der Geschlechtsorgane nachzuweisen, die schließlich zu einer totalen Rückbildung dieses Organsystemes führten. Dabei trat eine Phagocytose nicht ein, sondern die Elemente zerfielen an Ort und Stelle und wurden resorbiert. (Stoppenbrink.)

Anhang: Nahrungsaufnahme und Verdauung bei Distomum hepaticum.

Von den parasitisch lebenden Trematoden muß hier *Distomum hepaticum* besonders erwähnt werden, weil über dessen Nahrungsaufnahme und Verdauung dank der vortrefflichen Arbeit von F. Sommer (129) genauere Angaben vorliegen, als sonst bei den Plathelminthen. Es wurde schon erwähnt, daß der Gabeldarm in diesem Falle einen vielfach ramifizierten Schlauch darstellt, der mit seinen Teilästen die gesamte Mittelschicht der Länge und der Breite nach durchzieht und mit den blinden Enden der Aeste bis hart an die Seitenränder des Leibes vorrückt (Fig. 104). In dieses Organ führt vom Grunde des vorderen Saugnapfes her eine Mundöffnung, die gleichzeitig auch als After fungiert. Ein kurzes Rohr (Speiseröhre, Munddarm, Pars ingestiva) führt in den umfangreichen Magen-

Fig. 104.

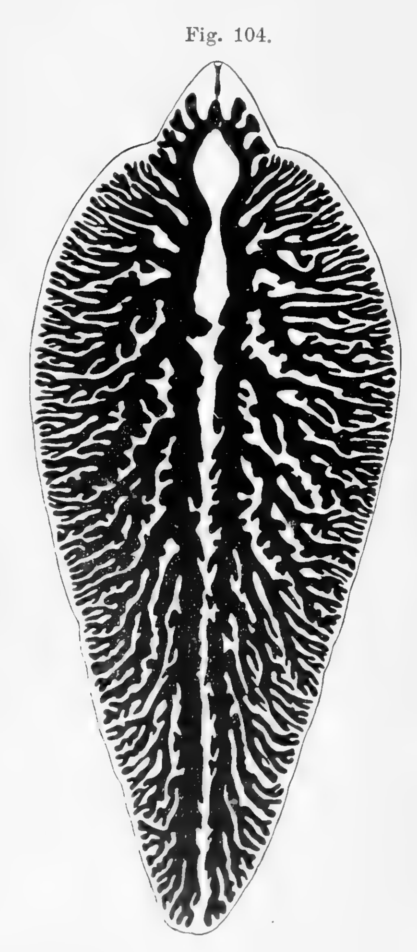


Fig. 105.

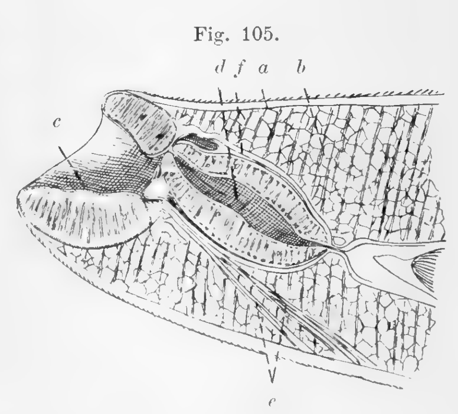


Fig. 105. *Distomum hepaticum.* Sagittalschnitt durch den Kopf (Schluckapparat) *a* Rindenschicht, *b* Körperparenchym mit großzelligem Bindegewebe und Muskelzügen, *c* Mundsaugnapf, *d* Pharynx, *e* Retractor pharyngis, *f* Protraktor (nach Sommer).

Fig. 104. *Distomum hepaticum.* Verdauungskanal injiziert (nach Sommer).

darm (Pars digestiva). Der vordere Abschnitt des Munddarmes bildet eine Art Mundhöhle (Vorhof Leuckart) (Fig. 105), die sich bei der Nahrungsaufnahme zunächst füllt und dann ziemlich umfangreich erscheint. Auf sie folgt der dickwandige, muskulöse Schlund (Pharynx) von meist spindelförmiger Gestalt, dessen Vorderende als ein konischer Zapfen in die Höhle des Vorhofes sich einsenkt, welche eine zwischen dem Mundsaugnapf und dem vorderen Ende des Pharynx gelegene Ringfurche bildet. „Rücksichtlich ihrer Leistungen vereinigen sich Vorhof und Schlund zu einem sehr einfach eingerichteten Schluckapparat, der die Flüssigkeit, welche in den befallenen Gallenwegen vorhanden ist, als Nahrungsflüssigkeit aufsaugt und sie dem Magendarme zuführt. Um diesen Aufgaben genügen zu können, vermögen der Schluckapparat und dessen beide Abschnitte nicht nur ihre Form dem besonderen Zwecke der Aufnahme oder der Weiterbeförderung von Nahrungsstoffen anzupassen, sondern sie vermögen auch ihre Stellung zum Mundsaugnapf resp. zur Mundöffnung in einer solchen Weise zu ändern, wie dieselbe der einen oder der anderen Aufgabe gerade entspricht. Diese Veränderlichkeit in Form und Stellung des Schluckapparates, sowie seiner Teile werden teils durch die eigene Muskulatur des Schlundabschnittes, teils durch die Tätigkeit zweier besonderer Muskeln vermittelt, deren einer den Schluckapparat dem Mundsaugnapf nähert und deren anderer ihn in der Richtung nach hinten und oben entfernt, also vom Mundsaugnapf abzieht“ (Protractor und Retractor pharyngis).

„Die Vorgänge bei Aufnahme der Nahrung und die Weiterbeförderung zum Magendarm sind folgende: Zunächst wird durch die Wirkung des Retractors das zapfenförmige Vorderende des Pharynx von der unteren Wand des Vorhofes abgehoben und rückwärts bewegt. Dieser Bewegungsakt, indem er den oberhalb des Schlundzapfens gelegenen Semilunarwulst verstreichen macht und glättet, entwickelt den Innenraum des bisher invaginierten Vorhofes und füllt ihn mit Nahrungsflüssigkeit.“ Der Pharynx wirkt dabei ganz wie der rückwärts bewegte Stempel einer Saugspritze. Hierauf wird der Inhalt des Vorhofes in den sich öffnenden Pharynx eingetrieben, indem dieser durch den Musc. protractor in seine frühere Lage zurückgeführt wird. Schließlich beginnen mit eintretender Relaxation der Radiärmuskeln des Schlundes die Ringmuskeln desselben sich zu kontrahieren, wodurch der Innenraum verengt und der aufgesogene Inhalt in den Magendarm eingetrieben wird. Durch öftere Wiederholung dieser Vorgänge wird der Magendarm ganz gefüllt.

„Die Inhaltsflüssigkeit dieses letzteren besitzt gleiche Eigenschaften mit der Inhaltsmasse der befallenen Gallenwege: dort wie hier eine schleimige-zähflüssige Masse, welche bald nur blaß und von weingelber Farbe ist, bald schmutzigrot, tiefbraun oder sogar schwärzlich erscheint. Im ersteren Falle ist sie arm an geformten Körpern, im anderen reich an solchen. Zu erwähnen ist, daß die im Darminhalt befindlichen Blutkörperchen häufig mehr kugel- als scheibenförmig gestaltet sind, daß sie sich gequollen und stark aufgebläht zeigen (Fig. 106), dann farblos erscheinen und ihren Farbstoff abgegeben haben. Zuweilen überwiegen im Darminhalt auch die tiefbraunen oder schwärzlichen Körnchenmassen, die als zusammengeballte und mit Gallenfarbstoff imprägnierte Epithelien der Gallenwege erkannt werden. Wenn man Schnitte durchmustert, welche eine größere An-

zahl von Teilästchen der Seitenzweige bloßgelegt haben, überzeugt man sich bald, daß die Inhaltsmasse nicht an allen Stellen von gleicher Beschaffenheit ist. Während nämlich der geformte Inhalt

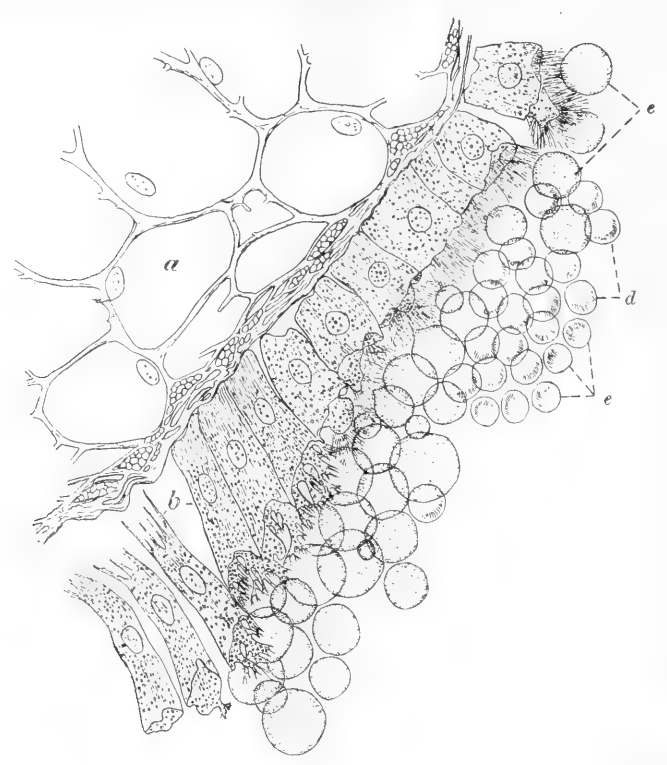


Fig. 106. *Distomum hepaticum.* Schnitt durch den Darm; *a* großzelliges Bindegewebe, *b* Epithel; *c* Blutkörperchen des Wirtes (Hammel), *d* gequollene Blutkörperchen, *e* Chylusströpfchen (nach Sommer).

bald nur aus Blutkörperchen des Wohntieres besteht, welche, obschon in mancherlei Weise verändert, doch in allem Wesentlichen dem vorhin gezeichneten Bilde entsprechen, sieht man an anderer Stelle nur noch Schollen und Trümmer der Blutkörperchen, denen in wechselnder Menge verschieden große, lichte und zähfließende, blasse, überaus fein und gleichmäßig punktierte Tröpfchen beigemischt sind. An wieder anderer Stelle erfüllen nur noch die Tröpfchen der letzteren Art in dichter Lagerung die Lichtung des Darmstückes.“ Sommer ist geneigt, diese Tröpfchen „für die Ernährungsflüssigkeit (für Chymuskugeln oder Chylusströpfchen) zu halten, welche durch den Verdauungsprozeß fertiggestellt und resorbierbar gemacht worden sind“.

Von größtem Interesse ist das Verhalten des Darmepithels. Schon Stieda (Reicherts Arch., 1867, p. 55) hatte gefunden, daß die zylindrischen Elemente desselben von sehr ungleicher Höhe sind. An Schnitten, welche in die Ebene des Magendarmes fallen, findet man auf weite Strecken hin bald nur Zellen von geringer Höhe, bald solche, welche in die Lichtung des Darmes weiter hineingreifen. „Aber auch auf kleinem Raume wiederholen sich diese ungleichen

Ausmaße vielfach, und zwar teils so, daß Gruppen von höheren Zellen inmitten niederer gestellt erscheinen, teils so, daß einzeln und zerstreut stehende die Nachbarzellen beträchtlich überragen.“ An einem und demselben Individuum fand SOMMER die Höhe der Darmepithelien zwischen 0,011 und 0,057 mm schwankend. Doch nicht allein das Ausmaß ist es, welches einer so auffallenden Verschiedenheit unterliegt — dieselbe trifft vielmehr das Gesamtbild der Zellen, und es ergab sich, daß der jeweiligen Beschaffenheit des Darminhaltes auch ein bestimmtes Bild der Zellen und umgekehrt entspricht, und ebenso, daß die Zellen, wenn auch in ihrer Erscheinungsweise differierend, gleichwohl nicht aufhören, physiologisch von gleichem Werte zu sein.

„Wo sich der Magendarm oder Zweige desselben ohne Inhaltsmasse befinden, ist die Darmwand gewöhnlich in longitudinale Falten erhoben. Die Epithelien in solchen sind durchschnittlich von geringer Höhe, setzen sowohl an der Grundfläche — d. h. gegen die Außenwand des Darmes hin — als an der freien Innenfläche scharf ab, besitzen ein fein punktiertes Protoplasma und, soweit sie die Nachbarzellen berühren, eine dichtere und körnchenlose Rindenschicht, der Kern ist kugelförmig und körnchenreich. Von anderer Art erweist sich das Bild, wenn eine Inhaltsmasse das Kanalstück erfüllt.“ (Fig. 106.) „Wo die letztere Blutkörperchen von Scheibenform nur noch in kleinster Menge enthält, hingegen vorzugsweise aus gequollenen und stark aufgeblähten Blutkörpern besteht und auch der Tröpfchen fertiger Ernährungsflüssigkeit erst wenige zählt, sind die Zellen nicht nur durchweg höher, sondern es ragen auch aus ihrem freien, der Lichtung des Darmes zugekehrten Ende entweder zahllose und äußerst feine Protoplasmafäden hervor, oder aber das Protoplasma daselbst ist buckelartig hervorgewölbt und entsendet von der Oberfläche der Wölbung seine feinen Strahlen. Häufig auch gewahrt man, daß die vorgestreckten Fädchen die aufgeblähten Blutkörperchen berühren, ebenso daß sie den Tröpfchen fertiger Ernährungsflüssigkeit anliegen, und in dem letzteren Falle, daß der von ihnen berührte Teil der Chylusströpfchen in Gestalt einer Spitze ausgezogen ist.“

„Endlich ist in den Darmstücken, deren Inhalt Blutkörperchen mit Sicherheit nicht mehr erkennen läßt und die nur lichte Chylusströpfchen enthalten, das Bild der Zellen noch ein anderes. Die hier befindlichen unterscheiden sich von den bisher geschilderten durch ihre auffallende Länge, den Besitz eines ovalen Kernes, mehr aber noch durch die abweichende Formung ihres Plasmas. Das letztere ragt nämlich aus dem freien Ende der Zellen gewöhnlich in unregelmäßig begrenzten, häufig auch gestielten, stets mit längeren oder kürzeren Spitzen besetzten Läppchen hervor, die wie Hände mit gespreizten Fingern den Chylusströpfchen anliegen, kleine umgreifen. Doch auch an dem gegenüberliegenden (basalen) Ende der Zellen zeigt deren Protoplasma ein abweichendes Verhalten: bald läßt es eine lineare Streifung, bald scharf gezeichnete Punktreihen erkennen. Daß die letzteren, ebenso wie die Streifung, nichts anderes, wie der Ausdruck einer fädchenartigen Anordnung sind, bestätigen Zellen, welche von der Außenlage der Darmwand abgedrängt oder durch Mazeration isoliert worden sind.“ „Alle die zuletzt erwähnten Verhältnisse veranschaulichen sich in besonderer Deutlichkeit, wo an dem anderen, gegen die Darmlichtung gekehrten Ende der Zellen die gelappten Protoplasmaaus-

ladungen bereits geschwunden resp. eingezogen worden sind.“ Aus diesen Beobachtungen Sommers ist zu folgern, daß das Darmepithel von *Distomum* in hohem Maße die Fähigkeit amöboïder Beweglichkeit besitzt, und daher wohl auch körperliche Elemente aufzunehmen und intracellular zu verdauen vermag. Er spricht allerdings nur von einer Berührung mit den roten Blutkörperchen, nicht von einer völligen Einschließung derselben und glaubt, „daß das Protoplasma der Darmzellen befähigt sei, die tote, von ihm berührte organische Substanz zu zersetzen, sie aufzulösen und resorbierbar zu machen“. Indessen scheint diese Behauptung noch weiterer Prüfung bedürftig. Sollte sie sich als richtig erweisen, so hätte man es hier wieder mit ganz ähnlichen Vorgängen zu tun, wie bei den Cölenteraten und speziell den Actinien. Inwieweit Berechtigung vorliegt, die weitgehend veränderten Blutkörperchen als „Chylusströpfchen“ zu bezeichnen, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls werden dieselben schließlich von den Zellen aufgenommen, und es besorgen demnach wieder dieselben Elemente die Verdauung und die Resorption.

f) Symbiose acöler Turbellarien mit gelben und grünen Algenzellen.

Seit lange ist es bekannt, daß gewisse Formen von Turbellarien ähnlich wie viele Cnidarier Zooxanthellen und Zoochlorellen in großer Menge und ganz regelmäßig beherbergen, so daß sich auch hier wieder die Frage nach der Bedeutung dieses Zusammenlebens erhebt und, wie gleich bemerkt sein mag, sich in diesem Falle mit viel größerer Sicherheit beantworten läßt, als in allen bisher besprochenen Fällen.

Am bekanntesten von den hierhergehörigen Formen ist *Convoluta Schultzii* und *C. Roscoffensis*, deren feinerer Bau sich in manchen Punkten sehr charakteristisch von dem der oben besprochenen Arten der gleichen Gattung unterscheidet. Beide nehmen nicht nur durch den Besitz von Zoochlorellen und durch ihre Körperform, sondern auch durch eine Reihe von anatomischen Eigentümlichkeiten, insbesondere auch den einfacheren Bau des Parenchyms, eine Sonderstellung unter den Convoluten ein.

C. Schultzii ist ein kleines, ovales, selten über 1 mm messendes Tierchen, welches scheinbar planlos im Wasser umherstrudelt, während die Roscoffer Form ein gestrecktes Fädchen von mehr als 4 mm Länge darstellt, mit einem ganz abweichenden Bewegungsmodus. *C. Schultzii* wurde v. Graff bei Triest, Lesina und im Lago grande von Meleda pelagisch gefischt, und zwar nur in wenigen Exemplaren. *C. Roscoffensis* kommt dagegen in ungeheuren Mengen in den Ebbetümpeln des Badestrandes von Roscoff, sowie an der Ostecke der gegenüberliegenden Insel Bas vor. Die Tiere leben außerdem an der französischen und englischen Küste des Kanals in Kolonien zusammen in einer Zone, welche zur Flutzeit unter Wasser ist. 1—2 Stunden nach Einsetzen der Ebbe kriechen sie an die Oberfläche des sie beherbergenden Sandes und bedecken namentlich bei sonnigem Wetter oft große Flächen mit einem grünen Ueberzug. Wie Geddes bemerkt, glaubt man es zuerst mit dem Belage einer grünen Alge zu tun zu haben, bis man bei näherem Zusehen die zierlichen grünen Fädchen in wohl zentimeterdicker Schicht durcheinander wimmeln sieht (38, 39, 41).

Quer- oder Längsschnitte lassen erkennen, daß die Zoochlorellen dicht unter der Oberfläche gelegen sind und daß das ganze Innere von einem plasmatischen Balkenwerk durchsetzt wird, welches ähnlich wie bei *Amphichoerus* angeordnet, nur sehr viel zarter ist (Fig. 107). Neben den das Parenchym durchsetzenden dorsoventralen Muskeln finden sich auch hier freie Zellen im Parenchym, teils runde, teils mit amöboïden Fortsätzen versehene. Aber sie sind viel spärlicher als bei *Amphichoerus*, und die Unterscheidung in „indifferente“ und „Freßzellen“ läßt sich nach v. GRAFF (47 u. 48) bei *C. Roscoffensis* nicht machen; es erscheinen vielmehr alle freien Parenchymzellen durch die homogene Beschaffenheit des Plasmas als „indifferente“ Zellen. Die Zoochlorellen erfüllen in der Regel ganz dicht die oberflächliche Schicht des Körpers, nur liegen sie im Vorderende etwas weniger dicht, auch bleiben (bei *C. Roscoffensis* besonders deutlich) 4 helle Längsstreifen frei von denselben, die den 4 Längsnervenstämmen entsprechen. Die Zoochlorelllen haben meist einen Durchmesser von 0,009—0,0114 mm, doch finden sich auch noch kleinere.

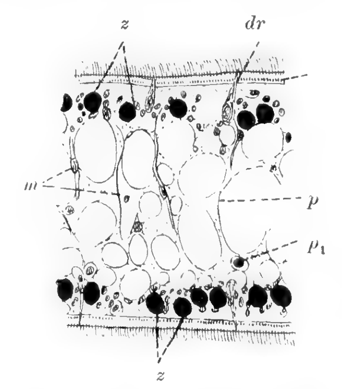


Fig. 107. *Convoluta Roscoffensis.* Teil eines medianen Längsschnittes. *z* Zoochlorellen (grün), *dr* Hautdrüsen, *p* Körperparenchym, p_1 Zellen desselben, *m* Muskelzüge (nach v. GRAFF).

Unter der großen Menge normal grün gefärbter Individuen fand v. GRAFF bisweilen solche, deren Körper zum Teil oder auch ganz weißlich aussah. Doch handelte es sich hier nicht, wie bei der weißen *Vortex viridis*, um ein Fehlen der Zoochlorellen, sondern um eine eigentümliche Veränderung derselben: ihr Kontur war verschwommen und unregelmäßig, und an Stelle des lebhaft grünen Farbstoffes war ein hellgelber getreten — sie schienen im Zerfall begriffen. Die gleiche Erscheinung konstatierte v. GRAFF auch an einer *C. Schultzii* von Meleda. In den kleinen, ovalen, infusorienähnlichen Larven von *C. Roscoffensis* konstatierte v. GRAFF 3, 4 bis höchstens ein Dutzend Zoochlorellen.

Ueber den feineren Bau der Zoochlorellen sind wir hauptsächlich durch die ausgezeichnete Arbeit von HABERLANDT (55) unterrichtet. Er konstatierte, daß es sich um nackte Protoplasten handelt, welche unter dem Einfluß äußerer Kräfte (Druck auf das ganze Tier) sehr verschiedene Formen annehmen können (Fig. 108). „Sehr

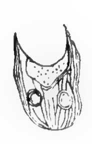





Fig. 108. *Convoluta Roscoffensis.* Isolierte Chloroplasten (Zoochlorellen) (nach HABERLANDT).

häufig sieht man auch, daß infolge der heftigen Kontraktionen des Wurmes einzelne Fortsätze und Läppchen abgerissen werden, die dann in Form kleiner, grüner Plasmasplitter von rundlicher oder eckiger, auch faden- oder spindelförmiger Gestalt nicht selten in sehr beträchtlicher Menge zwischen den grünen Zellen zerstreut sind. Niemals ist das gesamte Plasma einer Zoochlorelle grün gefärbt, sondern es findet sich in der Regel ein einziger großer, muldenförmiger Chloroplast, der oft tiefe Einkerbungen zeigt. Im Innern desselben findet sich gewöhnlich ein zentral ge-

lagertes Pyrenoïd von kugelförmiger Gestalt, seltener deren zwei. Manchmal zeigten dieselben das Aussehen von Kristalloïden. In der Peripherie finden sich kleine Stärkekörnchen, welche mit Jodlösung eine violettbraune Farbe annehmen. Ein Zellkern läßt sich immer erst nach Fixierung der Zellen mit Jod-Meerwasser und Färbung mit Boraxkarmin, dann aber mit aller Sicherheit nachweisen.

Trotz der außerordentlich großen Aehnlichkeit, welche die grünen Zellen von *C. Roscoffensis* mit dem Bau des Plasmakörpers gewisser einzelliger Algen aus den Familien der Volvocineen, Tetrasporaceen und Pleurococcaceen zeigen, trägt Haberlandt doch Bedenken, sie mit solchen zu identifizieren, und zwar hauptsächlich gestützt auf die vergeblichen Versuche, diese Gebilde außerhalb des Tierkörpers zu züchten. „Abgestorbene Convoluten zerfließen zu rundlichen, gewöhnlich dem Boden des Gefäßes anhaftenden Häufchen. Dieselben bleiben auffallend lange grün, so daß man auf die Vermutung gebracht wird, daß die isolierten Chlorophyllzellen als Algen selbständig weiterleben. Die mikroskopische Untersuchung zeigt aber, daß dies nicht der Fall ist.“ Vielmehr degenerieren die grünen Zellen allmählich. Haberlandt schließt daher aus seinen Versuchen, „daß die nackten Chlorophyllzellen der *C. Roscoffensis* sich im isolierten Zustande bezw. nach dem Absterben des Wurmes weder mit einer Zellmembran zu umkleiden, noch überhaupt weiter zu leben vermögen“, und glaubt, „daß ihre Membranlosigkeit wirklich eine Anpassungserscheinung an das Leben im Wurmkörper darstellt“.

Man wird zugeben müssen, daß in Hinblick auf die vielen gelungenen Kulturversuche mit Zoochlorellen und Zooxanthellen anderer Herkunft die Wahrscheinlichkeit, daß es sich auch im vorliegenden Falle wirklich um Algen handelt, außerordentlich groß ist, zumal, abgesehen von der Membranlosigkeit, die Uebereinstimmung im Bau der Zoochlorellen eine so vollkommene ist. Man sieht leicht, daß sich der Beweis der Fremdnatur der grünen Zellen auch noch in anderer Weise führen ließe, wenn es nämlich gelänge, farblose, zoochlorellenfreie Individuen durch künstliche Infektion grün zu machen. Diesen Weg haben Keeble und Gamble (68) mit Erfolg eingeschlagen. Es gelang, Eikapseln von *C. Roscoffensis* in filtriertem Seewasser zur Entwicklung zu bringen und die jungen, farblosen Würmer 2—3 Wochen in diesem Zustande zu erhalten. Später jedoch färbten sich erst einzelne grün, und die Zahl dieser grünen Exemplare nahm dann rasch zu; werden die ausgeschlüpften Jungen aber sofort von den Kapseln isoliert, so bleiben sie dauernd farblos, so daß der Gedanke einer Infektion seitens der Kapseln naheliegt. In der Tat entwickelten sich in den Gefäßen mit den leeren Kapseln nach etwa 3 Wochen Kolonien von kleinen, grünen Zellen im Inneren der Kapseln und schwärmten schließlich als flagellatenartige, grün gefärbte, einzellige Organismen aus. Wurden diese nun mit farblosen Convoluten zusammengebracht, so ließ sich die erfolgte Infektion schon nach 2—3 Tagen an dem Vorhandensein charakteristischer Zoochlorellen im Wurmkörper nachweisen. Die grünen Schwärmer zeigen am Vorderende zwei Paar Geißeln, hinten liegt ein achteckiges Pyrenoïd mit einer Stärkescheide. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden, dagegen läßt sich

eine Schleimhülle nachweisen. Die morphologischen Charaktere sprechen dafür, daß es sich wohl um eine Chlorophycee (vielleicht *Carteria*?) handelt.

Der Umstand, daß die Zoochlorellen der genannten Turbellarien im Innern ihrer Wirte membranlos bleiben und im isolierten Zustande anscheinend nicht existenzfähig sind, weist darauf hin, daß es sich hier jedenfalls um eine wesentlich höhere Stufe der Entwicklung des symbiotischen Verhältnisses handelt als in allen früher erwähnten Fällen. Unter allen Umständen erscheinen die pflanzlichen Organismen in viel höherem Grade an das Leben in ihren Wirtstieren angepaßt als bei irgendwelchen Protozoen oder Cnidariern, und wenn Haberlandt wohl sicher zu weit geht, indem er die zweifellos von Algen abstammenden Zoochlorellen auf der gegenwärtigen Anpassungsstufe bereits als „ein dem Wurmkörper angehöriges Gewebssystem — sein Assimilationsgewebe —" bezeichnet, so bietet der Fall doch ungewöhnliches Interesse und weitaus die größte Wichtigkeit für die Beurteilung aller die Symbiose zwischen Tieren und Algen betreffenden Fragen und Probleme. Man wird sich freilich, wie v. Graff bemerkt, hüten müssen, die Folgerungen, zu welchen Haberlandt im vorliegenden Falle gelangte, auf alle jene Fälle zu übertragen, in welchen „Zoochlorellen" oder „Zooxanthellen" (auch solche finden sich bei manchen Acölen, wie z. B. bei *Convoluta paradoxa*) bei Tieren beobachtet werden. „Wie Haberlandt es richtig andeutet, darf man erwarten, daß bei genauerer Untersuchung jedes einzelnen Falles sich alle Grade der Symbiose — vom reinen Raumparasitismus angefangen bis zu dem bei *C. Roscoffensis* verwirklichten Extrem — in der Reihe der Algen führenden Tiere werden konstatieren lassen" (v. Graff, l. c.).

In biologischer Hinsicht muß die Tatsache an die Spitze gestellt werden, daß *Convoluta Roscoffensis* von den sie bewohnenden Algenzellen wirklich ernährt wird, was bekanntlich in keinem der früher besprochenen Fälle mit gleicher Sicherheit nachgewiesen werden konnte.

Eine Mundöffnung ist zwar vorhanden, es scheint aber, daß niemals feste Nahrungskörper aufgenommen werden. Unter den zahlreichen Convoluten, welche Haberlandt untersucht hat, befand sich nicht ein einziges Exemplar, in welchem von außen aufgenommene Nahrung nachweisbar gewesen wäre. „Die Wände des Glasgefäßes, in welchem sich die Würmer befanden, überzogen sich allmählich mit einem dichten Rasen verschiedenartiger Algen, zwischen denen zahlreiche niedrige Tierformen und Protozoen sich tummelten, so daß die Gelegenheit zur Nahrungsaufnahme eine sehr günstige gewesen wäre. Die Würmer benahmen sich überhaupt nicht nach Art anderer nahrungsuchender Tiere, sondern verweilten den ganzen Tag über an der Lichtseite des Gefäßes, wo sie, dicht geschart, knapp unter der Wasseroberfläche einen grünen Saum bildeten". Sie sind wie grüne Algenschwärmer ausgeprägt positiv phototaktisch. Stülpt man über das vorher einseitig belichtet gewesene Glasgefäß einen dunklen Kasten, so haben sich nach 20—30 Minuten die Würmer ringsum gleichmäßig verteilt, halten sich aber wie vorher dicht unter dem Wasserspiegel auf (Haberlandt). Selbstverständlich läßt sich die positive Phototaxis der Convoluten nicht als ein Beweis für die Ernährung der Würmer seitens der Chlorophyllzellen anführen, da

man ja, wie Haberlandt bemerkt, nicht wissen kann, „ob die Phototaxis seitens der Würmer erst mit Rücksicht auf die Assimilationstätigkeit der Chlorophyllzellen erworben wurde oder ob sie nicht schon zu einer Zeit vorhanden war, als die Convoluten noch chlorophyllfrei oder die Vorfahren der heutigen Chlorophyllzellen noch raumparasitische Algen gewesen sind“.

Im Gegensatze zu *C. Roscoffensis* ernährt sich *C. Schultzii* — trotz der Zoochlorellen! — von kleinen Krustern und Rhabdocöliden, und man könnte vielleicht, wie v. Graff bemerkt, daran denken, „daß hier die Symbiose noch jüngeren Datums ist als bei *C. Roscoffensis*“.

Wie hat man sich nun bei dieser letzteren die Ernährung durch die Algen zu denken? Haberlandt gibt an, daß er niemals grüne Zellen gefunden habe, welche deutliche Anzeichen einer mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Verdauung hätten erkennen lassen. Auch in solchen Würmern, welche längere Zeit in filtriertem Seewasser gehalten wurden, erwiesen sich alle grünen Zellen vollkommen unversehrt, und er glaubt daher bestimmt behaupten zu dürfen, „daß die grünen Zellen unserer *Convoluta* auch bei mangelnder äußerer Nahrung nicht verdaut werden“. „Wenn nun auch keine Verdauung ganzer Zoochlorellen stattfindet, so darf doch mit um so größerer Bestimmtheit angenommen werden, daß jene oft so zahlreichen kleinen, grün gefärbten Plasmateilchen, welche bei den Bewegungen und Kontraktionen des Wurmes von den hautlosen, zähflüssigen Chlorophyllzellen abgetrennt werden, der Verdauung seitens des tierischen Protoplasmas anheimfallen. Da diese Plasmapartikel selbständig sicher nicht lebensfähig sind, da ferner nicht anzunehmen ist, daß sie seitens des Wurmes ausgestoßen werden, und da endlich andererseits eine beträchtliche Anhäufung solcher Plasmasplitter im Tierkörper nicht zu beobachten ist, so darf wohl als sicher angesehen werden, daß sich der Wurm durch ihre Verdauung in mehr oder minder vollständiger Weise zu ernähren imstande ist. Da der Wurm mit größter Leichtigkeit durch einige lebhafte Kontraktionen eine sehr große Zahl solcher Plasmateilchen von den grünen Zellen abzuzwicken imstande ist, so ist die ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Splitter jedenfalls nicht gering anzuschlagen. Je mehr Arbeit der Wurm durch lebhaftes Umherschwimmen leistet, je größer infolgedessen sein Nahrungsbedürfnis ist, desto größer ist auch der Gewinn an Nahrung, den er durch seine Bewegungen erzielt. Verbrauch und Gewinn von Nahrung unterliegen so auf sehr einfache Weise einer zweckmäßigen Selbstregulierung.“ Wenn diese Plasmasplitter hauptsächlich den Eiweißbedarf der Tiere decken dürften, so wäre daran zu denken, ob nicht auch gelegentlich Stärkeeinschlüsse mitverdaut werden. Die Stärkearmut der Zoochlorellen macht es aber mehr als wahrscheinlich, daß gelöste Assimilationsprodukte an das Tier abgegeben werden. Für diese Annahme spricht nach Haberlandt auch der Umstand, „daß in den Würmern, deren Lebensenergie bereits gesunken ist und die nicht mehr die Kraft haben, sich vom Boden des Gefäßes an die Oberfläche des Wassers zu begeben, die Chlorophyllzellen sich in der Regel mit Stärkekörnern füllen, so daß die Chloroplasten mit ihnen zuweilen ganz vollgepfropft sind. Das Ernährungsbedürfnis solch kränkelnder Würmer ist beträchtlich ge-

sunken, der Ueberschuß von Assimilationsprodukten wird nun in den Zoochlorellen in Form von Stärke aufgespeichert.“

HABERLANDT machte schließlich auch Kulturversuche in künstlichen Nährlösungen, die Nährsalze enthielten, welche erfahrungsgemäß für die Ernährung grüner Pflanzen von größter Bedeutung sind, die aber im Meerwasser nur spurenweise enthalten sind. In 100 ccm Aq. dest. wurden gelöst:

0,15 g KNO_3
0,1 „ $CaSO_4$
0,1 „ $MgSO_4$
0,1 „ phosphorsaurer Kalk
und ein kleines Körnchen $FeSO_4$

Diese Lösung wurde mit dem gleichen Volumen (100 ccm) Meerwasser gemischt und filtriert. Die große Mehrzahl der in dieser Flüssigkeit überlebenden Würmer nahm schon nach 3—4 Tagen eine weit dunkler grüne Färbung an und wurden später fast schwarzgrün. Es zeigte sich, daß diese Veränderung durch eine auffällige Vermehrung der Chlorophyllzellen bedingt war. Die Jodreaktion erwies den großen Stärkereichtum sämtlicher Zoochlorellen. Die Würmer hatten von der ausgiebigeren Stoffproduktion seitens der grünen Zellen keinen Vorteil, wahrscheinlich weil die Lösung als solche einen schädlichen Einfluß ausübte, auch vermochten sie sich der überschüssigen Zoochlorellen durch Auswerfen nicht zu entledigen. Unter anderen Umständen erfolgt aber doch ein Ausstoßen in reichlichem Maße. So beobachtete FÜHNER (35), daß in einer Mischung von 30 Teilen Seewasser mit 70 Teilen Regenwasser im Laufe mehrerer Tage so viele Zoochlorellen ausgeworfen wurden, daß einzelne Tiere oft kaum mehr grün erschienen.

Ob die Wirtstiere auch von der Sauerstoffproduktion der „Algenmieterinnen“ Nutzen haben, hat HABERLANDT nicht direkt untersucht, doch dürfte dies mit Rücksicht auf die früher mitgeteilten Erfahrungen an Actinien kaum zu bezweifeln sein. GEDDES ließ die Tiere in Seewasser von der Sonne bescheinen und beobachtete in der Tat eine Gasbildung. Das aufgefangene Gas brachte ein glimmendes Holz zum Brennen, durch Kalilauge wurde nur eine geringe Volumenverminderung erzielt, während Absorption durch Pyrogallussäure eine Verminderung um 45—55 Proz. ergab. Das Gas bestand also tatsächlich zu diesem Betrag aus Sauerstoff.

II. Die Nemertinen (Schnurwürmer).

a) Anatomisches.

Diese Würmer stehen in ihrer Organisation den rhabdocölen Turbellarien am nächsten und unterscheiden sich von denselben hauptsächlich durch das Vorhandensein einer Afteröffnung und durch das Fehlen eines Pharynx, an deren Stelle ein sehr kompliziert gebauter „Rüssel“ getreten ist, in welchem die Tiere eine außerordentlich wirksame Waffe besitzen, die sie befähigt, selbst große Beutetiere zu bewältigen. Die Größe dieser Würmer, die meist etwas abgeplattet sind, ist höchst variabel; es gibt unter denselben wahre Riesen von mehreren Metern Länge, während andere nur wenige Millimeter messen. Sie sind zum allergrößten Teil Bewohner des

Meeres, wo sie unter Steinen oder Tangwurzeln zusammengerollt liegen.

Die dicke Körperwand besteht aus der Haut (Flimmerepithel und subepitheliale Schicht) und einem dieser dicht anliegenden Muskelschlauch (Hautmuskelschlauch), der sich aus einer äußeren Ringfaserschicht und einer inneren Längsfaserschicht zusammensetzt. Eine Leibeshöhle (Cölom) fehlt, und sind die Organe, wie bei den Plathelminthen, in ein gallertiges Gewebe (Parenchym) eingebettet.

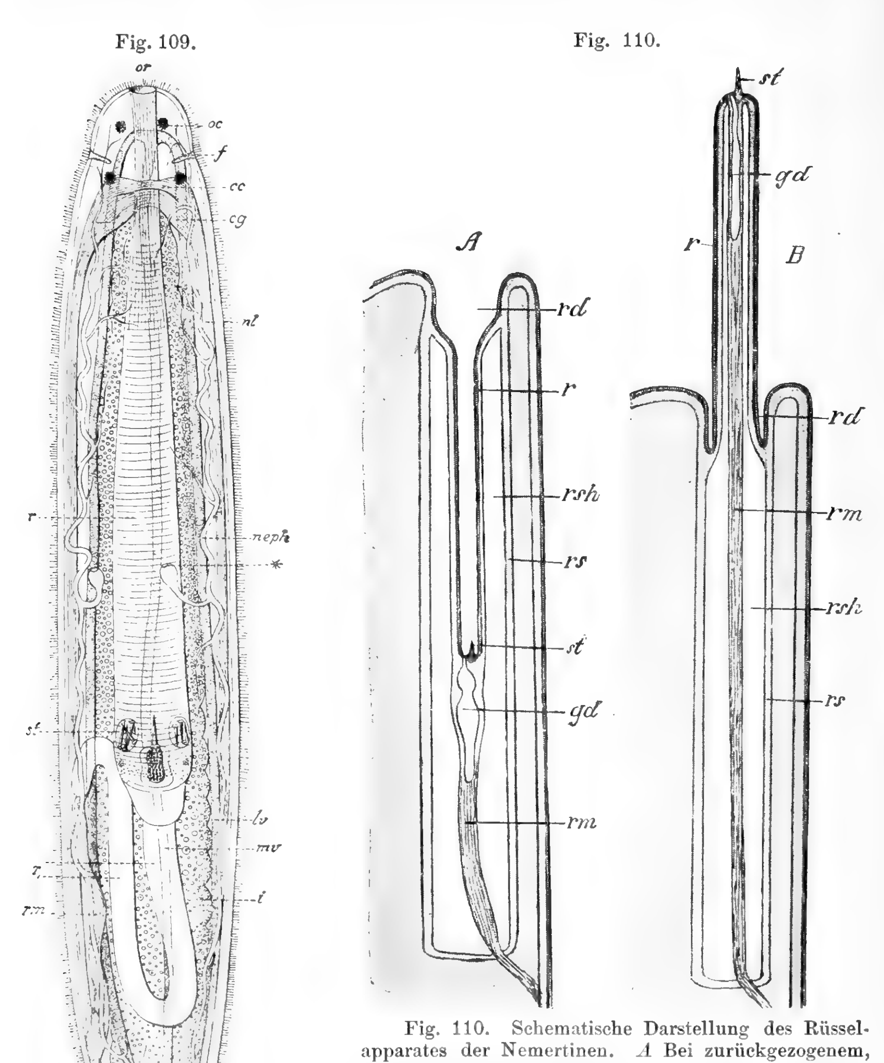


Fig. 110. Schematische Darstellung des Rüsselapparates der Nemertinen. *A* Bei zurückgezogenem, *B* bei ausgestülptem Rüssel. *r* Rüssel, *rs* Rüsselscheide, *rsh* Höhle der letzteren, *st* Stachel, *gd* Giftdrüse, *rm* Rückziehmuskel, *rd* Rhynchodaeum (nach Lang).

Fig. 109. Junges *Tetrastemma obscurum* (aus Hatschek nach M. Schultze). *or* Rüsselöffnung, *r* Rüssel, *st* Haupt- und Nebenstilets, *r*[1] Drüsensack des Rüssels, *rm* Retraktor des Rüssels, *oc* Augen, *f* Flimmergruben, *cG* Hirnganglion, *ec* dorsale Commissur, *nl* Seitenstränge, *neph* Wassergefäße, * deren Mündung, *lv* seitliche, *mo* dorsales Blutgefäß, *i* Darm, *a* After

Der Verdauungsapparat besteht aus einem geraden Rohr (Darmtractus), das vom Kopf- bis zum Schwanzende reicht und sich vorn, entweder vor dem Gehirn mittels einer sehr feinen (Metanemertinen) oder hinter dem Gehirn mittels einer großen bauchständigen Mundöffnung (Proto-, Meso- und Heteronemertinen) und am Schwanzende durch einen immer sehr kleinen After nach außen öffnet. Der Darmtractus zerfällt in zwei Abschnitte, einen kurzen Vorderdarm und einen sehr langen Mitteldarm. Der erstere ist niemals metamer gegliedert, er bildet entweder ein von vorn bis hinten ziemlich gleich geräumiges Rohr oder zerfällt in einen vorderen und hinteren, sehr engen kanalartigen und einen mittleren, ballonartig erweiterten Abschnitt. Im ersteren Falle (Proto-, Meso- und Heteronemertinen) bildet der Mitteldarm die direkte Fortsetzung des Vorderarmes, im zweiten Falle (Metanemertinen) kommuniziert der Mitteldarm mit dem hinteren engen Abschnitt des Vorderdarmes („Pylorusrohr" BÜRGER) durch eine ganz feine Oeffnung. BÜRGER (18) bezeichnet jene ballonartige Erweiterung des Vorderdarmes als „Magen", das enge vordere Rohr als „Oesophagus".

Der Vorderdarm als Ganzes ist von dem auf ihn folgenden Mitteldarm besonders durch die feinere Struktur seiner Wandungen unterschieden. Besondere muskulöse Anschwellungen fehlen dem Nemertinenschlund, ein Mangel, der durch die Entwicklung eines gesonderten Rüsselapparates kompensiert wird. „Der Mitteldarm durchzieht den ganzen Körper gewöhnlich in gerader Linie vom Oesophagus bis in die Nähe des Afters. Er liegt unter dem Rüssel. Meist ist er mit zahlreichen kurzen, unverästelten, seitlichen Taschen (Divertikeln) besetzt, die hier und da ziemlich regelmäßig hintereinander liegen und so eine ähnliche Segmentierung des Darmes bedingen, wie sie bei Tricladen vorkommt."

Besonders charakteristisch ist für die Nemertinen der vom Darmkanal völlig getrennte Rüsselapparat (Fig. 109). Es läßt sich an demselben die Rüsselscheide, der Rüssel und der Rückziehmuskel unterscheiden. „Die Rüsselscheide (Fig. 110) liegt als ein allseitig geschlossenes Rohr über dem Darmkanal im Füllgewebe des Körpers. Ihre muskulösen Wandungen bestehen vorwiegend aus einer Ring- und einer Längsmuskelschicht. Die Rüsselscheide erstreckt sich mehr oder weniger weit nach hinten, oft bis in die Nähe des hinteren Körperendes. Der Rüssel ist ebenfalls ein zylindrisches Rohr. Er liegt im eingestülpten Zustande im Innern der Rüsselscheide. Der allseitig geschlossene Raum zwischen Rüssel und Rüsselscheide ist mit Flüssigkeit erfüllt. Die Wandungen der Rüsselscheide und des Rüssels verbinden sich unweit hinter dem vordersten Körperende miteinander, von da erstreckt sich ein kurzes Rohr (Rhynchodaeum, *rd*) bis an das vorderste Körperende, um hier gewöhnlich getrennt von der Mundöffnung und dorsalwärts vor und über derselben nach außen zu münden. Wir gelangen also durch die äußere Oeffnung des Rhynchodaeums in die Höhle desselben, von dieser durch die Rüsselöffnung in die zentrale Höhle des Rüssels, die hinten blind geschlossen ist. Die Wand des langgestreckten Rüssels ist äußerst muskulös mit zum Teil sehr komplizierter und verschiedenartiger Anordnung der Muskulatur. Innen ist sie ausgekleidet von einem Epithelium, welches sich auf das Rhynchodaeum fortsetzt und an dessen äußerer Oeffnung in das äußere Körperepithel übergeht."

„Am blinden hinteren Ende des Rüssels inseriert sich ein Strang von Muskelfasern, der Retractor (*rm*) des Rüssels, der frei im Inneren der Rüsselscheide bis an ihr hinteres Ende verläuft, ihre Wandungen durchbricht, um sich in der dorsalen Längsmuskulatur zu verlieren. Der Rüssel kann aus der Rüsselscheide ausgestülpt werden; dies geschieht wohl vornehmlich durch eine Kontraktion der muskulösen Wand der Rüsselscheide. Im ausgestülpten Zustande ragt der Rüssel als ein langer Schlauch am Kopfende vor, während das Rhynchodaeum in seiner Lage verharrt. Die innere Wand liegt dann außen, die äußere Wand innen, das blinde hintere Ende an der vordersten Spitze des ausgestülpten Rüssels. Durch Kontraktion des Re-

tractors wird der Rüssel wieder eingestülpt. Am blinden Ende des eingestülpten Rüssels findet sich bei den Hoplonemertinen ein in die Rüsselhöhle vorragender Stachel (*st*, Stilett), seitlich davon meist kleinere, in Bildung begriffene Nebenstacheln. Diese Stacheln kommen beim völlig ausgestülpten Rüssel an sein vorderstes Ende zu liegen und ragen frei vor. In das blinde Ende des Rüssels mündet ferner sehr oft der Ausführungsgang einer taschenförmigen Drüse (Giftdrüse, *gd*), an deren hinterem Ende sich der Retractor anheftet. Bei den nicht bewaffneten Nemertinen liegen im Rüsselepithel zahlreiche stäbchenförmige Körper oder Nesselkapseln. Nur bei *Amphiporus, Malacobdella* und *Geonemertes palaensis* mündet die Rüsselöffnung von oben her in den Schlund, so daß der Rüssel durch den Mund ausgestülpt wird.“ (A. Lang.)

b) Nahrungsaufnahme.

Leider sind wir über die Biologie der Nemertinen noch wenig unterrichtet. Daß es sich zum Teil um sehr räuberische Tiere handelt, kann schon auf Grund der Bauverhältnisse nicht bezweifelt werden.

„The Nemerteans throughout are a carnivorous and predaceous race, either capturing living prey or devouring portions of dead animals“, sagt Mc Intosh (101a) und erhärtet diesen Satz durch eine Anzahl aus der Literatur gesammelter und eigener Erfahrungen. Gern fallen die Nemertinen Anneliden an. Sie dringen, wie das von *Lineus marinus* beobachtet wurde, z. B. in das Rohr einer *Amphitrite* ein und verzehren die Eigentümerin, fallen aber auch vagante Anneliden an. So erzählt Mc Intosh von einem *Lineus gesserensis,* welcher eine *Nephthys,* die ihn um einen Zoll an Länge übertraf, beim Kopfe gepackt hielt und seine Beute teilweise verschluckte. Joubin erzählt von *Lineus bilineatus:* „Elle s’introduit surtout dans les tubes des Annelides, en particulier des Spirographes, qu’elle chasse de leur demeure et qu’elle tue.“ *Lineus marinus* erbeutet nicht allein Anneliden, sondern auch Fische und Ascidien von ziemlicher Größe. Uebrigens verschmähen die Lineïden auch tote Muscheln und Anneliden nicht, z. B. verschlingen sie abgestorbene Exemplare von *Nereis pelagica* und *Harmothoe imbricata* mit allen Borsten, welche per anum wieder entleert werden. Die Bewältigung großer Beutestücke ist den Lineïden nur durch ihren großen Mund ermöglicht. Mc Intosh beschreibt sehr anschaulich: „As soon as a specimen has come in contact with a suitable portion the mouth is enormously dilated, the inner surface of the first part of the oesophageal region thrust outwards and the bolus, although of considerable size, rapidly swallowed. The snout of the animal during this process is curved backwards . . .“ Wie die Lineïden, werden sich wohl nicht allein die übrigen Heteronemertinen, sondern auch die Proto- und Mesonemertinen nähren. Die Metanemertinen mit ihrer überaus feinen Mund- oder Rüsselmundöffnung sind dagegen auf andere Nahrung angewiesen. Sie sind aber, wie die Beobachtung von M. Schultze und Du Plessie beweisen, ebenfalls Fleischfresser und Räuber. Indessen scheinen sie nur kleinen Krebsen gefährlich zu werden. Bei der Erbeutung dieser, z. B. eines *Gammarus,* bedienen sie sich ihres Stiletts. (Bürger, 18, p. 728.)

Es ist verschiedentlich beobachtet worden, daß der Rüssel als gefährliche Waffe dient, bestimmt, das Opfer anzubohren und zu töten. Um sich desselben zur Verwundung und zur Ergreifung der Beute zu bedienen, wird er nach Max Schultze bei *Tetrastemma obscurum* „mit Blitzesschnelle umgestülpt und bis an das Stilett, also ungefähr auf halbe Körperlänge vorgestoßen“. Dies sah M. Schultze oft bei erwachsenen Tieren, „wenn ihnen z. B. ein *Gammarus* in die Nähe kam . . . Ist das zu ergreifende Tier angespießt, so wird der Rüssel

allmählich wieder zurückgebracht, ohne jedoch seine Beute loszulassen, und nun kriecht die ganze Nemertine durch die vermittels des Rüssels gemachte Oeffnung in das verwundete Tier hinein, um dasselbe auszufressen. Von Crustaceen bleibt nur das hohle Chitinskelett zurück. Nicht selten versammeln sich um ein so gespießtes größeres Tier mehrere Nemertinen, welche von verschiedenen Seiten ihren Angriff mit dem Rüssel ausführen und sich dann in die Beute teilen. Sehr geschickt wissen sie zur Einbohrung des Stiletts die weichere Bauchseite des Tieres zu wählen.“ (M. SCHULTZE.) Wie BÜRGER des öfteren beobachtete, wird, „wenn sich der Rüssel ausgestülpt hat und sein Angriffsstilett an die Spitze getreten ist, auf einen Gegenstand vorstoßend, zugleich aus dem Ductus ejaculatorius eine Flüssigkeit ausgespritzt. Diese Flüssigkeit, welche die Lähmung oder gar den Tod des vom Angriffsstilett attackierten und verletzten Tieres herbeiführt, wird im hinteren Rüsselzylinder von dessen innerem Epithel produziert und von dort durch die Muskulatur des hinteren Rüsselzylinders in den Ballon gedrängt. Dieser treibt sie dann vermöge der ihm eigenen, besonders starken Muskulatur mit Vehemenz durch den nach vorne sich verjüngenden Ductus ejaculatorius nach außen.“ (BÜRGER.)

c) Der Verdauungsvorgang.

Da sichere Beobachtungen hierüber bisher nicht vorliegen, so kann man vorläufig nur einige Schlußfolgerungen aus dem anatomischen und histologischen Verhalten des Verdauungsapparates ziehen. Die Kleinheit der Mundöffnung in vielen Fällen (Metanemertinen) macht es ziemlich unwahrscheinlich, daß hier größere Nahrungskörper in toto aufgenommen werden, während dies in anderen Fällen (Proto-, Meso- und Heteronemertinen) sicher geschieht. Wenn es richtig ist, daß, wie M. SCHULTZE beschreibt, der ganze Wurm durch die mit dem Rüssel gemachte Oeffnung ins Innere des Beutetieres hereinkriecht, um es „auszufressen“, so bliebe hier kaum eine andere Möglichkeit, als sich zu denken, daß Verdauungssekrete nach außen entleert werden, um die Weichteile des Beutetieres zu verflüssigen und die so gebildete Lösung vermischt mit noch ungelösten Partikeln der Aufnahme zugängig zu machen. Dafür spricht auch der Umstand, daß man, wie BÜRGER bemerkt, im Darme nur äußerst selten Nahrungsmassen oder Reste verdauter Körper antrifft. Er fand nur einigemal Teile von Krustern, und andere Forscher waren in dieser Beziehung nicht glücklicher.

Als der eigentlich verdauende Teil des ganzen Darmtractus muß wohl der Vorderdarm gelten, der bei den Heteronemertinen (*Lineus*), die oft sehr große Beutetiere wenigstens teilweise verschlingen (vgl. oben), außerordentlich dehnbar ist und sich um die Beute teilweise nach außen umschlägt. Die enorme Entwicklung einzelliger Drüsen im Epithel läßt hierüber kaum einen Zweifel bestehen. Bei den Metanemertinen spielen Magendarm und Pylorusrohr dieselbe Rolle, wie der einfache Vorderdarm der Proto-, Meso- und Heteronemertinen. Ob nun das Sekret nach außen entleert wird oder in loco zur Wirkung kommt, ist nicht weiter von Belang. Die außerordentlich enge Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm speziell bei den Metanemertinen ermöglicht natürlich nur den

Eintritt einer Lösung oder einer feinen Emulsion in den bei weitem größten Abschnitt des Darmtractus, der demnach in erster Linie der Resorption und Assimilation der Nahrungsstoffe dient. Dies schließt selbstverständlich keineswegs aus, daß nicht in anderen Fällen, wo die Verbindung (wie bei den Proto-, Meso- und Heteronemertinen) eine weitere ist und der Mitteldarm die direkte Verlängerung des geraden, überall gleich weiten Vorderdarmes bildet, noch ungelöste Teile des Nahrungskörpers in den Mitteldarm eintreten und hier durch intracellulare Verdauung weiter ausgewertet werden. v. Graff (52) hat dies für *Geonemertes chalicophora* direkt behauptet. Er fand das Epithel des Mitteldarmes im Hungerzustande wesentlich anders aussehend als nach Aufnahme vou Nahrung. Ersterenfalls handelt es sich um mehr oder wenige hohe Zylinderzellen, die gegen das Darmlumen von einem hyalinen protoplasmatischen Saume begrenzt werden. In den Darm gelangte Nahrung umfassen sie mit amöboïden Fortsätzen, und indem sie sich durch die in ihr Plasma aufgenommenen Nahrungsstoffe und die Entstehung zahlreicher Vakuolen in ihrem Inneren beträchtlich vergrößern, fließen sie mit den gegenüberliegenden Darmzellen zusammen, so daß das Darmlumen verschwindet.

Bürger (18) bestreitet, daß bei Nemertinen intracellulare Verdauungsvorgänge eine Rolle spielen, indessen scheinen mir seine eigenen Befunde eher zugunsten einer solchen Annahme zu sprechen. Auch er sah oft die Zellgrenzen verwischt und fand die Zellen des Mitteldarmes erfüllt mit Gebilden sehr verschiedener Art, die zweifelsohne zum Teil als Produkte der assimilatorischen Tätigkeit aufzufassen sind, anderenteils aber wohl von außen aufgenommene Nahrungspartikel darstellen, die sich in verschiedenen Stadien der Verdauung befinden. Systematische Versuche an hungernden und gefütterten Tieren versprechen hier, wie überhaupt bei den niederen Metazoenformen noch sehr interessante Aufschlüsse über Resorption und Assimilation von Nährstoffen, da in den meisten solchen Fällen die Zellen des Gastralapparates (Magendarmes) nicht nur intracellular zu verdauen imstande sind, sondern auch gelöste Stoffe resorbieren und vielfach Assimilationsmateriale als geformte Körper (Reservestoffe) aufspeichern. Es vertritt hier das Darmepithel zugleich die Rolle der Leber höherer Tiere, und zwar, was besonders wichtig ist, in bezug auf die Speicherung nicht sowohl von Kohlehydraten als vielmehr von Eiweißkörpern, über deren weitere Schicksale gerade das Studium der niederen Tierformen Aufschluß verspricht.

III. Die Nematoden.

a) Anatomisches.

Entsprechend der parasitischen Lebensweise, welche die bei weitem meisten Nematoden führen, zeigt der Verdauungsapparat einen verhältnismäßig einfachen Bau und fehlt in einigen Fällen entweder gänzlich oder ist doch mehr oder weniger verkümmert (*Gordiidae, Sphaerularia, Atractonema*). In betreff ihrer Ernährung müssen sich daher solche Würmer ganz ähnlich verhalten, wie die Cestoden und Acanthocephalen, indem sie an ihrer ganzen Oberfläche gelöste Substanzen aufnehmen. Etwas Näheres über diese Resorption ist bis jetzt leider nicht bekannt, obschon bereits Leuckart auf

diesen Punkt aufmerksam gemacht hat (95, p. 42 f.) und in den leicht zugänglichen, zum Teil sehr großen *Ascariden* ein sehr geeignetes Untersuchungsmaterial gegeben ist; denn obschon diese Würmer Mund und Darmkanal besitzen, so erscheint es doch keineswegs ausgeschlossen, daß auch bei ihnen die Oberflächenresorption eine wichtige Rolle bei der Ernährung spielt. Leuckart wenigstens vertrat die Anschauung, daß „auch die Arten mit Darmkanal ihre Nahrungsstoffe zum großen Teil *durch die Haut* aufnehmen“. Daß freilich, wie er anführt, die Tiere im Wasser schon nach kurzer Zeit so stark aufschwellen, daß sie bersten und die Eingeweide heraustreten, läßt sich wohl nicht als ein unmittelbarer Beweis für seine Auffassung ansehen. Dagegen scheint mir der Hinweis Leuckarts auf die besondere Beschaffenheit der *Nematoden-Muskulatur* sehr der Beachtung wert. Speziell bei den *Ascariden* bestehen die sehr großen Zellen der einschichtigen Längsmuskellage aus einer relativ kurzen, plumpen *Faser*, deren kontraktile Rinde auf dem Querschnitt die Form eines aufrecht stehenden hohen Hufeisens mit einwärts gewendeter Oeffnung hat, und aus dem *Zellkörper*, der, enorm entwickelt, in Form eines bruchsackartigen Beutels aus der Hufeisenöffnung in das Innere der Leibeshöhle hineinragt und mehrere Fortsätze abgibt (Fig. 111). Es wäre sehr wohl denkbar, daß diese eigen-

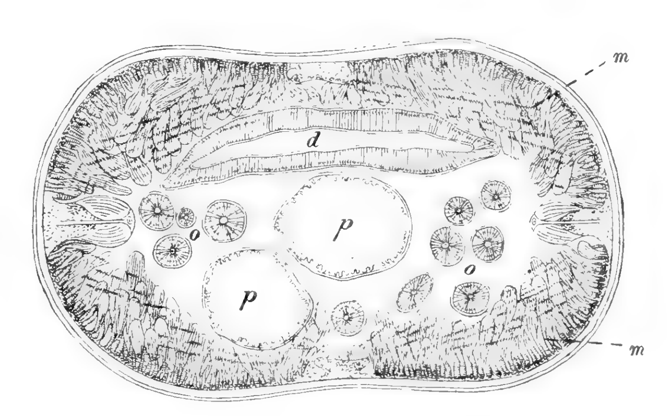


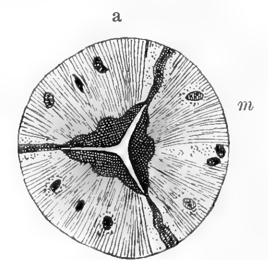
Fig. 111. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt. *d* Darm, *pp* Eileiter, *o* Eiröhren, *m* Muskeln, mit den blasenförmigen Fortsätzen nach der Leibeshöhle gerichtet (nach Vogt und Yung).

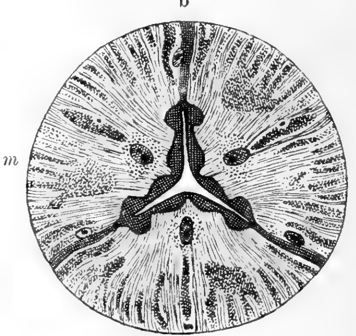
tümlichen epitheloïden Muskelzellen an der Resorption und weiteren Verarbeitung der durch die Cuticula eingedrungenen gelösten Nährstoffe wesentlich beteiligt sind. „Die Beschaffenheit der betreffenden Teile scheint geeignet, eine solche Vermutung zu unterstützen, und somit dürften wir am Ende wohl kaum einen Fehlgriff tun, wenn wir an die Möglichkeit denken, daß *der Bau des Hautmuskelschlauches bei den Nematoden auch eine nutritive Bedeutung habe*“ (Leuckart, 95).

Rauther (118) hat in neuerer Zeit sehr beachtenswerte Versuche über die *Aufnahme und Ausscheidung von Farbstoffen* (Indigkarmin und Ammoniakkarmin) an einigen freilebenden Nordsee-*Nematoden* gemacht, aus welchen hervorgeht, daß in den betreffenden Fällen die *Haut* in der Tat das wichtigste Organ für die Aufnahme von Wasser und gelösten Stoffen darstellt. Der Darm kommt hierfür wohl erst in zweiter Linie in Betracht.

Außer der Größe resp. Weite der Mundöffnung und der Entwicklung des Chitinskelettes ist besonders auch die Bildung des Lippenrandes sehr verschieden. „Bald ist dieser mehr zum Tasten befähigt, bald mehr zu mechanischen Leistungen, zum Festhalten, Nagen, Beißen, Bohren etc. in einer passenden Weise eingerichtet. Im ersteren Falle handelt es sich um Weichgebilde, die den Eingang in die Mundhöhle umgeben, anderenfalls sind es Chitinwaffen, welche hier gefunden werden, Sägen, Zähne, Spitzen, Zangen, je nach den Verhältnissen (Leuckart). Der auf die Mundhöhle folgende eigentliche Verdauungstractus besteht in der Regel aus drei deutlich voneinander gesonderten Abschnitten, dem Oesophagus (Pharynx), dem Mitteldarm (Magendarm) und dem kurzen Enddarm. „Der Oesophagus fungiert in ähnlicher Weise wie der Pharynx der Trematoden als Organ für die Nahrungsaufnahme. Er repräsentiert eine Saugpumpe, durch deren Tätigkeit die Würmer die Flüssigkeiten und breiigen Substanzen ihrer Umgebung (Chymus, Epithelzellen, Blut, mitunter sogar andere Würmer, *Oxyuris curvula, Sclerostomum hypostomum* u. a.) oder vegetabilische Stoffe durch den Mund in den Darm einführen."

„In seiner einfachsten Form erscheint dieser Oesophagus oder Pharynx als ein dickwandiges Rohr, das den Vorderkörper durchsetzt und nach kürzerem oder längerem Verlauf mit einer gewöhnlich ziemlich merklichen Anschwellung aufhört. Bisweilen setzt sich das hintere Ende in Form eines eigenen zwiebelförmigen oder kugeligen Bulbus (Muskelmagen) scharf gegen den vorhergehenden, mehr zylindrischen Oesophagus ab; es findet sich mitunter sogar (*Rhabditis*) zwischen beiden Teilen noch ein dünneres Verbindungsrohr." (Leuckart.) Unter allen Umständen stellt der Pharynx der Nematoden ein vorwaltend muskulöses Organ dar. Die freien Flächen des Pharynx sind von einer strukturlosen, chitinigen Membran überzogen, die manchmal (*Trichina, Trichocephalus, Mermis*) ein zylindrisches Lumen von kapillarer Enge umschließt, in der Regel aber erscheint das Lumen dreikantig (Fig. 112). „Die Flächen des prismatischen Innenraumes sind





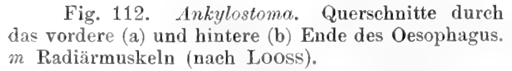


Fig. 112. *Ankylostoma.* Querschnitte durch das vordere (a) und hintere (b) Ende des Oesophagus. *m* Radiärmuskeln (nach Looss).

mehr oder weniger stark gekrümmt und das oftmals, namentlich bei den muskelkräftigen Arten in einem solchen Grade, daß sie fast überall zur Berührung kommen und das eigentliche Lumen des Pharynx auf einen dreischenkeligen engen Spaltraum beschränken" (Fig. 112). „Es ist das eine Einrichtung, die offenbar in der Funktion des Pharyngealapparates ihre Begründung findet und dazu dient, der Innenfläche desselben einen stärkeren Grad von Federkraft zu geben" (Leuckart). Ringmuskeln, welche bei den Trematoden (*Distomum*) das durch die Tätigkeit der Radiärmuskeln des Pharynx zur Aufnahme gebrachte Nahrungsmaterial in den Darm befördern, fehlen bei den Nematoden gänzlich. „Wenn die Pharyngealwände trotzdem nach der Kontraktion der Radiärmuskeln in ihre Ruhelage zurück-

kehren und dabei noch obendrein auf den Inhalt des Pharynx bewegend einwirken, so kann das nur durch elastische Kräfte geschehen, und diese sind nirgends anders zu finden als in der derben Chitinbekleidung des Innenraumes. Die 3 Seitenflächen bilden gewissermaßen 3 gespannte Bögen, die bei der Kontraktion der daran sich festsetzenden Muskeln sich abflachen, um später mit desto größerer Kraft zu ihrer früheren Krümmung zurückzukehren.“ (LEUCKART.)

„Wo sich das hintere Ende des Pharynx in Form eines selbständigen Bulbus absetzt, da erheben sich gewöhnlich im Innern desselben noch besondere Vorsprünge und Chitinleisten, die eine Art Kauapparat bilden und in dieser oder jener Weise mechanisch auf die Nahrungsstoffe einwirken. In der Regel sind es 3 konische Zapfen, die in den erweiterten Innenraum hineinragen und mit Hilfe ihrer stark chitinisierten Cuticula ebenso viele Zähne bilden“, deren Annäherung, wenn sie durch die Radiärmuskeln voneinander entfernt wurden, lediglich durch elastische Kräfte geschieht (LEUCKART). „Zur Produktion eines bedeutenden mechanischen Effektes ist eine Einrichtung wie die vorliegende nur wenig geeignet. Aber die Nematoden bedürfen auch keiner großen Kraftleistung. Ihre Nahrungsstoffe sind mehr breiig als fest und werden dem Drucke der federnden Zähne kaum jemals einen wirksamen Widerstand entgegensetzen.“

Was nun den eigentlich verdauenden Teil des ganzen Nahrungskanales, den Mitteldarm (Magendarm), betrifft, so reicht er in geradem Verlaufe als ein Rohr von beträchtlicher Länge ohne drüsige Anhänge bis in die Nähe des Afters hinab. In histologischer Beziehung ist der Mangel einer selbständigen Muskulatur hervorzuheben. „Da auch keine Flimmerhaare vorhanden sind, so geschieht die Fortbewegung des Darminhaltes hauptsächlich durch die Kontraktionen des Hautmuskelschlauches. Die auskleidenden Epithelzellen zeigen bald eine zylindrische (*Ascaris, Spiroptera*), bald auch pflastersteinartige (*Strongylus*) Form und erreichen namentlich letzterenfalls eine ganz ungewöhnliche Größe. Bei *Dochmius* (*Ankylostoma*) und *Sclerostomum* messen sie 0,8—1 mm. Bei *Mermis*, wo der After vollständig fehlt, hat der Mitteldarm eine eigentümliche Umbildung zu dem sogenannten „Fettkörper“ erfahren, die in ihm den ursprünglichen resorbierenden Nahrungskanal schwer wiedererkennen läßt, der weder mit dem Oesophagus noch mit dem Enddarm in offener Verbindung steht. Er wird bei *M. albicans* aus zwei Zellreihen gebildet, die einander mit breiter Fläche berühren, ohne ein zentrales Lumen einzuschließen (Fig. 113). „Die enorme Größe der „Fettkörperzellen“, deren Durchmesser dem der Leibeshöhle entspricht, ist durch die massenhafte Aufspeicherung von Reservestoffen bedingt. Bei parasitischen Tieren sind die weiten Maschenräume von verschieden großen homogenen Kügelchen erfüllt, bei freilebenden erscheinen sie zum Teil leer. Sehr bemerkenswert ist die Vielkernigkeit dieser Zellen. Ob es sich hier um eine Art

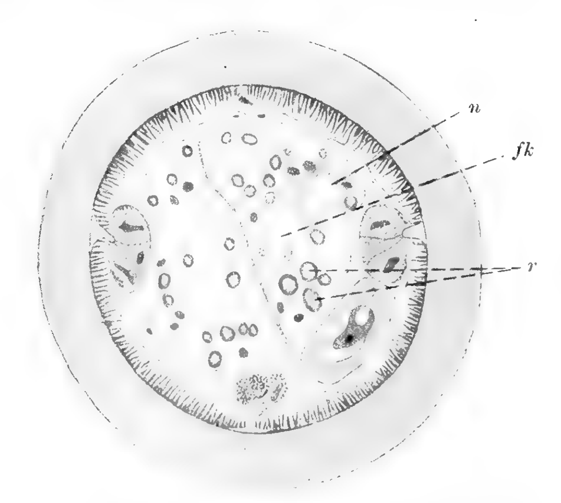


Fig. 113. *Mermis albicans.* Querschnitt durch den Körper. *fk* Fettkörper (Darm), *n* Kern, *r* Reservestoffkügelchen (nach RAUTHER).

von Syncytium handelt, vergleichbar dem „verdauenden Parenchym" der acölen Turbellarien, worauf schon Leuckart hindeutet, bleibt zunächst fraglich. Auch über die chemische Natur der Reservestoffkügelchen ist nichts Sicheres bekannt; um Fett handelt es sich nach Rauther (119) sicher nicht. In größeren Vakuolen finden sich meist zu Drusen vereinigt tafelförmige Kristalle von rhombischem Umriß, auf die zuerst Meissner (102) aufmerksam machte. Da sie den parasitischen Stadien ganz fehlen und erst mit dem während des Freilebens eintretenden Stoffverbrauch sich bilden, so hält sie Rauther für regressive Stoffwechselprodukte. Ihre Kristallform stimmt mit der der Harnsäure überein; doch lieferte die Murexidprobe kein positives Ergebnis.

Bei *Ascaris* besteht das Darmepithel aus zylindrischen Zellen mit einem stark entwickelten Stäbchensaum, den Van Gehuchten (42) in der Regel homogen, seltener fein gestreift findet (Fig. 114). Unter-

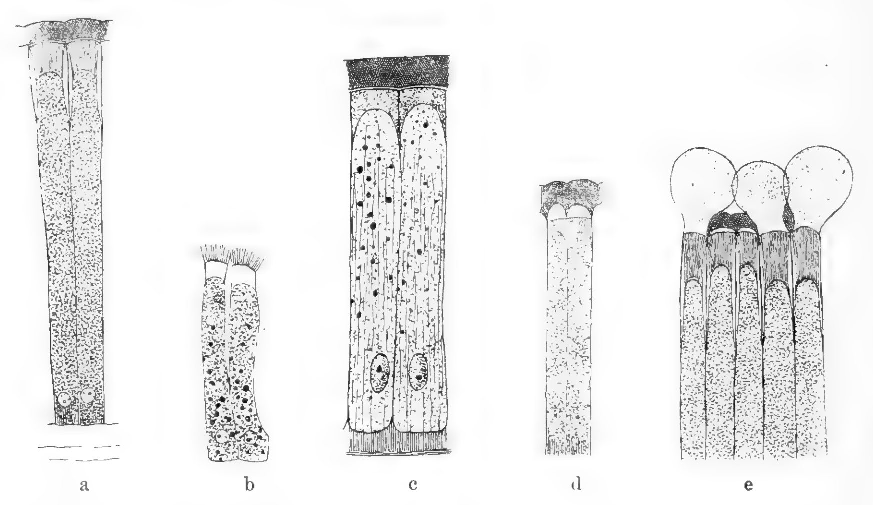


Fig. 114. Darmepithelzellen von Ascariden (a, b, c ruhend, d und e im Zustande der Tätigkeit) (nach v. Gehuchten).

halb desselben liegt (bei *A. megalocephala*) eine homogene Schicht („cône homogène"), während der Basalteil der Zellen meist streifig erscheint. Wenn die Zellen sezernieren, so tritt zwischen den beiden äußersten Schichten ein heller Zwischenraum auf, der sich mehr und mehr vergrößert, so daß der Stäbchensaum abgehoben und schließlich durchbrochen wird (Fig. 114 d, e), indem sich ein klarer Sekrettropfen vorwölbt und schließlich abschnürt. Nach C. Schneider (123) wechselt mit dem Ernährungszustand das Aussehen der Zellen sehr erheblich, namentlich in bezug auf

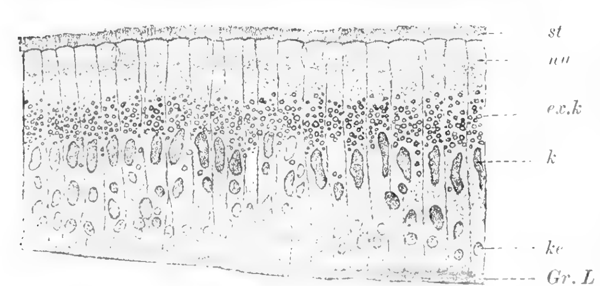


Fig. 115. *Ascaris megalocephala.* Stück eines Darmquerschnittes. *st* Stäbchensaum, *nu* nutritorische Zone. *ex.k* Exkretkörner, *k* Trophochondren *ke* Kern, *GrL* Grenzlamelle (nach K. C. Schneider).

die körnigen Einschlüsse. Das, was VAN GEHUCHTEN als „cône homogène“ bezeichnet, nennt SCHNEIDER die „nutritorische Zone“ und setzt sie in Beziehung zur Resorption der Nährstoffe. „Der mittlere und basale Zellbereich enthält ihm zufolge eine dichte, helle Granulation, die oft zu großen, länglichen Ballen verdichtet erscheint“ (Fig. 115), die SCHNEIDER als Assimilationsmaterial („Trophochondren“) deutet, „wie sie bei der Aufnahme der Nährsäfte sich entwickeln“.

b) Nahrungsaufnahme.

Sehr interessante Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme eines den Nematoden zugehörigen Wurmes hat LOOSS (100) in seiner Monographie über *Ankylostomum duodenale* (syn. *Dochmius* oder *Strongylus duodenalis*) mitgeteilt.

Es handelt sich um verhältnismäßig kleine, zwischen 9 und 15 mm messende Würmer, deren walzenförmiger Körper nach dem Kopfende zu konisch zugespitzt und nach der Rückenfläche zu umgebogen erscheint, mit weitem Munde und einer bauchigen, hornigen (chitinösen) Mundkapsel, deren Bauchwand länger ist und stärker prominiert als die Rückenwand. Im Grunde der Mundkapsel stehen an der Bauchwand zwei symmetrische Zähne, während sich auf der Rückenwand in gleicher Höhe eine kegelförmige Spitze erhebt, die schief nach vorn geneigt ist und fast bis zur Mundöffnung emporragt. Der Bauchrand der Mundkapsel ist zu den Seiten der Mittellinie kieferartig verdickt und speziell bei der genannten, im Dünndarm des Menschen parasitierenden Art am oberen Rande mit je zwei klauenförmigen kräftigen Haken ausgestattet (Fig. 116). Es liegt auf der Hand, daß diese furchtbare Bewaffnung des Mundes nicht allein dem Zweck dienen kann, das Tier in der Schleimhaut des Darmes zu fixieren, sondern daß es sich um eine Art von Gebiß handelt, bestimmt, festere Gewebsteile zu fassen und loszureißen. Die im Grunde der Mundkapsel an der Bauchwand gelegenen zwei kräftigen Chitinleisten, „die, einem Sägezahn vergleichbar, mit aufwärts gerichteter Spitze fast 0,05 mm weit in den trichterförmig verjüngten Innenraum der Kapsel hineinragen, bilden nach LEUCKART ein Paar dolchartiger Instrumente, die trotz ihres kontinuierlichen Zusammenhanges mit der Chitinwand der Mundkapsel und der dadurch bedingten Bewegungslosigkeit die andrängenden Weichteile mit Leichtigkeit durchstechen und zerschneiden. Wenn unser Wurm die kräftigen Radiärmuskeln seines Pharynx in Bewegung setzt und eine Darmzotte oder deren mehrere in die Mundkapsel hineinzieht, dann werden diese Waffen dieselben wie ein Paar Dolche anstechen und ihres Blutes berauben.“ (LEUCKART.) Das trichterförmig verjüngte hintere Ende der Mundhöhle setzt sich direkt in den Oesophagus (Pharynx LEUCKART) fort, der zunächst einen ziemlich weiten, dreieckigen Kanal darstellt, sich aber bald verengt. Anfangs von schlanker Form, erweitert er sich nach hinten flaschenförmig. Das untere Ende des Oesophagus erscheint vom Magen durch drei schmale klappenartige Zipfel abgeschlossen, welche offenbar das Regurgitieren des Mageninhaltes verhindern.

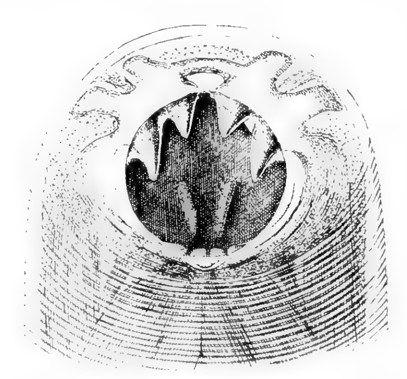


Fig. 116. *Ankylostoma duodenale.* Kopfende mit der chitinigen Mundkapsel und ihrer Zahnbewaffnung (nach LOOSS).

Der Magen (oder richtiger Magendarm) ist ziemlich weit und erstreckt sich gerade nach hinten. Man trifft ihn bisweilen strotzend mit Blut gefüllt. In anderen Exemplaren ist er leer und zusammengefallen. Das Epithel des Darmes besteht aus sehr großen, ganz platten, sechseckigen Zellen, deren Innenfläche von einer dicken Cuticularschicht überzogen ist, die einen dichten Besatz von cilienähnlichen Gebilden zeigt. Die Zellen sind so groß, daß sie die halbe Peripherie des Darmes umgreifen und daher auf Querschnitten immer nur zu zweien nebeneinander liegen. „Da sie überdies ziemlich regelmäßig gruppiert sind, so setzt sich das Epithelrohr nur aus zwei Zellenreihen zusammen, die derart alternierend ineinander greifen, daß die dazwischen hinlaufenden Längsnähte eine zickzackförmige, gebrochene Linie bilden“ (Leuckart). Im Plasma dieser Zellen eingelagert findet sich vielfach dunkelbraunes Pigment, welches wahrscheinlich von dem verschluckten Blute stammt und auf eine exkretorische Funktion der Zellen hinzudeuten scheint. Am Vorderende des Tieres, in der Gegend des Oesophagus, finden sich zwei Paar großer, einzelliger Drüsen (Hals- und Kopfdrüsen), über deren Bedeutung nichts Sicheres bekannt ist (siehe später). Ebensowenig wissen wir etwas über die Funktion der verzweigten, an der Oberfläche des Oesophagus gelegenen Drüsen. „Die Würmer bewohnen immer nur den oberen Dünndarm (bis Jejunum) und sind hier zwischen den Querfalten der Schleimhaut mit ihrem Kopfende derart befestigt, daß man fast Gewalt brauchen muß, um sie zu lösen. Das Schwanzende ist immer nach hinten gerichtet und die Rückenfläche der Darmwand zugekehrt, so daß der Wurm gegen den Andrang des Chymusbreies möglichst geschützt ist und trotz seiner Kürze und Rigidität nur selten ausgetrieben werden wird.“ (Leuckart.) „Die Ansatzstelle des Wurmes ist durch eine etwa linsengroße Ekchymose bezeichnet, in deren Mitte sich ein weißer Fleck von der Größe eines Stecknadelkopfes befindet. Ein kleines Löchelchen im Zentrum dieses Fleckes, das bis in das submuköse Bindegewebe hineindringt, dient dazu, das Kopfende des Wurmes aufzunehmen. Es repräsentiert offenbar den Angriffspunkt des Parasiten und legt von der Wirksamkeit der oben geschilderten Waffen ein sprechendes Zeugnis ab. Ob der Wurm zeitlebens an derselben Stelle festhängt oder sie gelegentlich verläßt und neue Nahrungsquellen aufsucht, ist unbekannt, doch scheint es fast, als wenn die häufigen Darmblutungen, die den Parasitismus der Ankylostomen begleiten, zugunsten der letzteren Annahme sprächen. (Looss hält dies für ganz sicher.)

Bisher galt *Ankylostoma* als typischer Blutsauger, und man bezog die schweren Anämien der befallenen Menschen in erster Linie darauf. Nach Leuckart (95, p. 466) besitzen die Würmer sämtlich einen blutgefüllten Darm, der durch die äußeren Körperwände hindurchscheint, so daß man bei Anwesenheit einer größeren Menge auf den ersten Blick eine Unzahl kleiner Blutegel vor Augen zu haben vermeint. Indessen liegen schon aus älterer Zeit Beobachtungen vor, welche dem zu widersprechen scheinen. So hat man mehrfach die schwersten Krankheitserscheinungen beobachtet, obschon nur ganz wenige Würmer im Darm vorgefunden wurden. Es war ferner aufgefallen, daß die Parasiten selbst keineswegs immer Blut in ihrem Darm enthalten; auch finden sie sich nicht immer festgesogen, sondern (auch wenn die Sektion unmittelbar nach dem Tode gemacht wird) zum Teil frei im Darminhalt, ohne daß sich direkte Beziehungen zwischen dem Blutgehalt und dem Ort, wo man die Würmer findet, feststellen ließen. Nachdem schon früher gelegentlich Bedenken gegen die ausschließliche Blutnahrung geäußert wurden, hat neuerdings Looss mit aller Entschiedenheit die gegenteilige Ansicht vertreten und besonderen Nachdruck darauf gelegt, daß Blut nicht die normale Nahrung von *Ankylostoma* bildet. Er stellt

es geradezu als Regel hin, daß die Würmer, welche man bei der Sektion findet, kein Blut enthalten, und zwar unabhängig davon, ob sie festsitzen oder im Darminhalt gefunden werden. Versuche am Hunde mit *Ankylostoma caninum* ergaben, daß, wenn die infizierten Wirtstiere unmittelbar nach dem Tode getötet wurden, wo 80—90 Proz. der Parasiten noch festsaßen, die Zahl der rot gefärbten, bluthaltigen Individuen klein war, nicht größer als auch beim Menschen. Doch gibt schon Leuckart (95, p. 421) an, daß *Ankylostoma caninum* „kein Blut genießt, sondern sich — in Uebereinstimmung mit der hier äußerst kümmerlichen Entwicklung der Bauchwaffen — mit den Epithelialzellen der Darmzotten begnügt“. Sehr bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß man oft im Darminhalt des Wurmes seine eigenen, in Teilung begriffenen Eier findet; es ist klar, daß diese nicht mit dem Blute des Wirtstieres aufgenommen worden sein können, sondern aus der unmittelbaren Umgebung des Parasiten stammen müssen; schon Sangalli glaubte, daß sie Darmschleim fressen. Untersucht man Schnitte durch den Darm von *Ankylostoma*, so findet man die darin vorhandenen Blutkörperchen noch unversehrt und in ihrer Form erhalten, selbst wenn die Würmer zur Zeit der Fixierung nicht mehr frisch waren. In der Mehrzahl der Fälle enthält der Darm an Stelle von Blut eine Masse, in der man neben noch wohlerhaltenen Darmepithelien des Wirtes zahlreiche freie oder in eine feinkörnige Substanz eingebettete Kerne wahrnimmt. Es könnte dies Darmschleim sein, doch spricht das Aussehen der Masse mehr dafür, daß es sich um Zerfallsprodukte der Mucosa des Wirtsdarmes handelt. Ganz beweisende Resultate erhielt Looss, indem er Schnitte untersuchte, welche durch Ankylostomen geführt wurden, die noch an der Darmwand festsaßen, mit der sie zusammen fixiert wurden, eine Methode, die auch Rizzo schon früher bei einigen parasitischen Würmern der Wiederkäuer mit Erfolg angewendet hatte.

In der Mehrzahl der Fälle hatten sich die Würmer schon in der oberflächlichen Lage der Submucosa eingebissen, und man konnte deutlich sehen, wie ein Teil des Gewebes in die Mundkapsel hineinragte (Fig. 117). An der Stelle, wo sich der Wurm angesetzt hatte, fehlten die Zotten und das Epithel der Schleimhaut vollständig. Bisweilen, namentlich an Präparaten von *A. caninum,* ließ sich die verschluckte Gewebsmasse in den Oesophagus hinein, ja selbst bis in den Anfang des Darmes verfolgen.

Auf Grund dieser Befunde kann es nicht zweifelhaft sein, daß *Ankylostoma* sich hauptsächlich von der Substanz der Darmschleimhaut ernährt. Während in manchen Fällen die in die Höhle der Mundkapsel mit offenbar großer Gewalt eingesogene Schleimhautmasse noch scharf begrenzt erscheint, sieht man sie in anderen Präparaten mehr oder weniger in körnigem Zerfall begriffen, und Looss ist der Meinung, daß diese Veränderung in erster Linie dem Sekret der Oesophagusdrüsen zuzuschreiben ist, da die Ausführungsgänge der Kopfdrüsen so weit vorn münden, daß sich deren Absonderung unmittelbar in die durch die Zähne verursachte Wunde ergießt, so daß sie, wie Looss meint, für eine verdauende Wirkung kaum in Betracht kommen kann. Die Möglichkeit einer solchen Einwirkung scheint mir demungeachtet keineswegs ausgeschlossen, und es bleibt weiteren Versuchen vorbehalten, die Bedeutung dieser Drüsen festzustellen. Wie schon erwähnt, findet sich Blut nur

verhältnismäßig selten im Darm von *Ankylostoma*, und es wird dies begreiflich, da bei dem Verzehren der Zotten nur Kapillaren eröffnet werden. Erst wenn die Schleimhaut lokal aufgezehrt ist und der Wurm die Submucosa angreift, werden gelegentlich größere Gefäße eröffnet, und Blut gelangt dann in reichlicherem Maße in den Darmkanal des Parasiten.

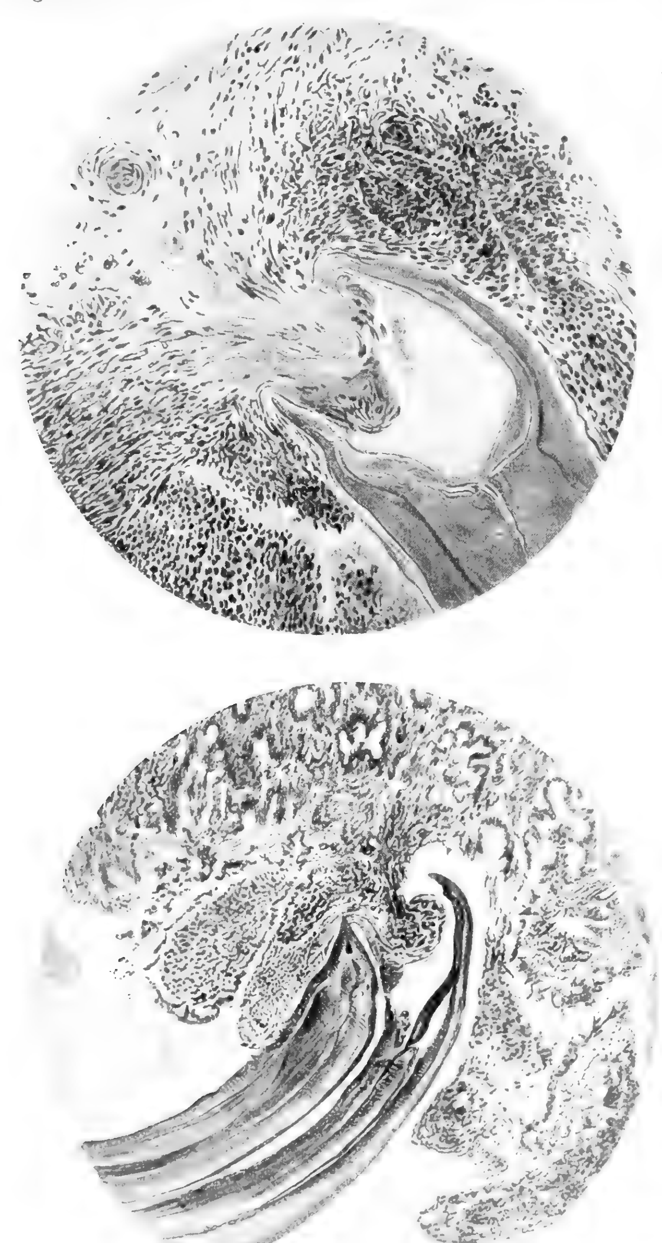


Fig. 117. Längsschnitte durch das Kopfende von *Ankylostoma duodenale* in Verbindung mit der Darmschleimhaut, in der sie festsitzen. Man sieht, wie das Schleimhautgewebe in die Mundhöhle aufgesogen wird (nach Photographien von LOOSS).

c) Verdauungsvorgänge.

Ueber die Reaktionsverhältnisse im Nematoden-Darm hat GUIDO SCHNEIDER(124) einige Mitteilungen gemacht, auf Grund von Fütterungsversuchen mit Karminpulver, Dahlia und Lackmus (bei *Chromodora baltica* und *Axonolaimus spinosus*). Er findet im gesamten Mitteldarm saure Reaktion, und RAUTHER hat dies bestätigt. „Eine besonders intensive Rötung der Lackmuslösung fand der letztere Autor

stets im vordersten und hintersten Darmabschnitt. Bezüglich der Reaktion des Oesophagus konnte er zu keinem sicheren Ergebnis kommen; „die blaue Färbung der von der Haut aufgenommenen Lackmuströpfchen einerseits, die Färbung der Pigmentkörnchen andererseits erschwerten die Beurteilung, doch schien es in vielen Fällen, daß eben die Bezirke, die sonst das Indigo zurückhalten, also die Pigmentausbreitungen, einen schwach rötlichen Ton annahmen“.

KOBERT (73) fand Extrakte aus lebend verarbeiteten Ascariden stark fibrinverdauend. Ein Extrakt aus monatelang in Spiritus aufbewahrten Würmern wirkte auch, aber schwächer; ferner erwies sich der Auszug von durch Hungern von Glykogen befreiten Ascariden auf Stärke diastatisch wirksam, so daß nach 24 Stunden Jod nicht gebläut wurde und Zucker nachweisbar war. Auszüge des lebenden Hundespulwurmes, in dem eigenes Glykogen nicht nachzuweisen war, zeigten einer Glykogenlösung gegenüber kräftige Fermentwirkung, so daß nach 30 Stunden die Jodreaktion versagte. In Alkohol aufbewahrte Ascariden gaben ein an eigenem Glykogen sehr reiches, stark opaleszierendes Extrakt. Dieses, sich selbst überlassen, zeigte nach 24 Stunden schwächere Jodreaktion. Nach 48 Stunden war die Jodreaktion sehr schwach, das Opaleszieren hatte abgenommen. Nach 72 Stunden reagierte Jod nicht mehr, während eine Spur von Opaleszenz noch vorhanden war. Es hatte also eine Verdauung des Glykogens stattgefunden. Gegen Stärke erwies sich ein solcher Auszug als wirkungslos. Das gleiche gilt auch von Auszügen aus Tänien, so daß eine „Scheidung der Stärke- und der Glykogendiastase bei gewissen Tieren am Platze zu sein scheint“ (KOBERT). Nach KOBERT kommt Auszügen aus lebenden hungernden (glykogenlosen) Ascariden auch eine spaltende Wirkung auf Amygdalin, Salicin, Helicin, Arbutin, Phloridzin, Aesculin, Coniferin und Quercitrin zu.

ABDERHALDEN und HEISE (1) haben neuerdings das Vorhandensein eines peptolytischen Enzymes im Darme von *Ascaris canis* nachgewiesen. Die Schleimhaut des herauspräparierten, in eine 50-proz. Lösung eines aus Seide dargestellten tyrosinreichen Peptons (Pepton „Roche“) eingehängten Darmes bedeckte sich schon nach wenigen Stunden mit reichlichen Tyrosinkristallen.

So dürftig unsere Kenntnisse der Darmverdauung und Resorption bei den Fadenwürmern sind, so verfügen wir doch gerade hier über einige Erfahrungen, die sich auf den Chemismus der Gewebszellen und insbesondere auch den Betriebsstoffwechsel beziehen, ein Gebiet, welches sonst bei den wirbellosen Tieren noch fast gänzlich brach liegt.

Es handelt sich um Beobachtungen von WEINLAND (138—140) an *Ascaris*, also einen speziellen Fall, der um so weniger eine Verallgemeinerung gestattet, als diese parasitischen Würmer unter ganz besonderen Bedingungen, nämlich in einem O-freien Medium (anoxybiotisch), leben. Gleichwohl liefern sie ein sehr interessantes und bedeutungsvolles Beispiel für die weitgehende Uebereinstimmung, welche zwischen dem Chemismus bei gewissen freilebenden Protophyten (Hefe) und im Gewebsverbande stehenden tierischen Zellen unter Umständen bestehen.

BUNGE (15—17) hat zuerst die Aufmerksamkeit auf die Tatsache gelenkt, daß die Eingeweidewürmer ähnlich wie gewisse Bakterien typische Anaëroben sind, denn es ist bekannt, daß in den Darmgasen keine quantitativ bestimmbaren O-Mengen enthalten sind und daß außerdem im Darminhalt energische Reduktionsprozesse stattfinden, bei welchen naszierender H auftritt. BUNGE wies nach, daß

Ascariden (*A. mystax* der Katze) in luftfreier 1-proz. NaCl-Lösung bei 25—39° 5 Tage lang als vollkommene Anoxybionten lebten, und wies später darauf hin, daß auch Schlammbewohner unter ähnlichen Verhältnissen leben wie Eingeweidewürmer. Verschiedene Hirudineen (*Hirudo, Clepsine, Nephelis*) erwiesen sich denn auch tatsächlich sehr widerstandsfähig gegen O-Entziehung, und Pütter (117) beobachtete neuerdings beim Blutegel sogar ein Lebenbleiben ohne O bis zu 10 Tagen. Nachdem schon Bunge den Versuch gemacht hatte, den Chemismus der Spaltungsprozesse in den Körperzellen, welche hier allein als Energiezellen in Betracht kommen konnten, näher zu ergründen, hat in der Folge Weinland diese Versuche wieder aufgenommen, und es gelang ihm in der Tat, die Prozesse, die sich auf den Kohlehydratabbau beziehen, bei *Ascaris* befriedigend aufzuklären. Quantitative Bestimmungen des Glykogens lieferten bei diesen Würmern, wie auch bei *Taenia* auffallend hohe Werte, wie sie sonst bei Tieren nicht beobachtet werden. (Die Trockensubstanz von *Ascaris* bestand zu einem Drittel, die von *Taenia* nahezu zur Hälfte aus Glykogen.) Es sind dies Werte, die ein Analogon nur im Stärkegehalt gewisser Pflanzenteile finden. Auch bei *Distoma hepaticum* konnte Weinland einen beträchtlichen Glykogengehalt nachweisen.

Weinland hielt die Ascariden 4—6 Tage in ausgekochter Kochsalzlösung bei Körpertemperatur oder brachte sie in Rezipienten, die mit Kochsalzlösung gefüllt und mit Luft, CO_2 oder H ventiliert wurden. Die Lebensdauer der Tiere betrug 4—6 Tage, am längsten lebten sie bei CO_2-Ventilation. Es ließ sich beim Hungern der Tiere regelmäßig eine starke Abnahme des Glykogens feststellen. Auf 24 Stunden und 100 g *Ascaris* betrug dieselbe **0,7** g. Im Fettgehalt war keine Differenz zu konstatieren. Schon Bunge hatte gefunden, daß Ascariden bei Absperrung unter ausgekochter Kochsalzlösung und Quecksilber reichlich CO_2 entwickeln (in 5—7 Tagen wurden pro Gramm Tier 5—10 ccm CO_2 produziert), und daß die umgebende Flüssigkeit saure Reaktion annimmt. Weinland bestätigte dies und stellte zugleich fest, daß es sich um eine flüchtige Fettsäure (Valeriansäure) handelt. Diese sowie die entstandene CO_2 bezieht Weinland auf zersetztes Kohlehydrat:

(0,7 Glykogen + 0,1 g Dextrose = 0,4 g CO_2 + 0,3 g Valeriansäure).

Die von ihm für den Prozeß aufgestellte Formel:

$$4\, C_6H_{12}O_6 = 9\, CO_2 + 3\, C_5H_{10}O_2 + 9\, H_2$$

läßt erkennen, daß im gegebenen Falle die Zersetzung des Kohlehydrates als ein echter Gärungsvorgang aufgefaßt werden muß. Eine etwaige Mitwirkung von Bakterien konnte mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Damit ist zum ersten Male bei einem Tier das Vorkommen einer typischen Gärung im Getriebe des Gewebschemismus nachgewiesen, eine Tatsache von um so größerer Bedeutung, als sie die Aussicht eröffnet, durch das Studium anaërober Zersetzungsvorgänge auch noch in anderen Fällen zu einem tieferen Verständnis des Zellstoffwechsels und der Zellernährung zu gelangen.

„Es ist“, wie Weinland bemerkt, „ersichtlich, daß ein derartiger, die Nahrung sehr schlecht ausnützender Prozeß nur unter Bedingungen möglich ist, in welchen diese überreichlich dargeboten wird, wie es z. B. auch für die Hefegärung statthat und ebenso für die Ascariden

im kohlehydratreichen Darme des Schweines. Für diese Parasiten kommt noch hinzu, daß die zur Erhaltung des Prozesses nötige Wärme ebenfalls vom Wirtstier geliefert wird, ebenso wie der Schutz gegen viele äußere Gefahren. Auch eine weitgehende Verminderung und Ersparnis an Sinnes- und Nerventätigkeit erlaubt diesen Tieren das parasitäre Leben. Es ist bemerkenswert, daß unter derartig einseitig ausgestalteten Existenzbedingungen beim vielzelligen Tier wieder derselbe bezw. ein ähnlicher Prozeß verwirklicht werden kann, wie bei einzelligen Mikroben. Bei einer geringeren Zufuhr von Kohlehydrat wäre ein derartiger Lebensprozeß für die Tiere nicht realisierbar.“

„Nur durch die Oxydation der bei der Gärung gelieferten weiter verbrennbaren Zersetzungsprodukte ist es möglich, die Hauptmenge der in der Dextrose enthaltenen Kalorien zu gewinnen. Dies ist ein zweiter, vom ersten hier beobachteten unabhängiger, trennbarer Prozeß.

Während beim Tier oxydative und nicht-oxydative Zersetzungsvorgänge vereinigt sind und nebeneinander hergehen, auch beim höheren Tier durch die zirkulierenden Säfte (Blut etc.) die Anhäufung und das Liegenbleiben der Zwischenprodukte an einer Stelle verhindert wird, ist hier ein bedeutend einfacherer Fall verwirklicht: der oxydative Abschnitt an der Stoffzersetzung fehlt vollständig und nur der ohne Verbrennung, ohne O-zuführung ist vorhanden. So ist es möglich, nur den letzteren allein zu verfolgen und die Produkte desselben zu erhalten, ehe sie durch oxydative Kräfte weiter verändert sind. Während beim höheren Tier der Kohlenstoff mit verschwindenden Ausnahmen oxydiert wird und nur das Ammoniak der Oxydation entgeht, liegt hier der Fall anders: nicht nur das Ammoniak, auch der Kohlenstoff kann im Körper von *Ascaris* nicht oxydiert werden. Im Gegensatz dazu stehen gewisse Mikroorganismen, die sogar N und NH_3 zu oxydieren vermögen.“ (Weinland.)

Es ist von größtem Interesse, daß Weinland später auch den Nachweis geliefert hat, daß die beiden Hauptzersetzungsprodukte des lebenden Tieres, CO_2 und Valeriansäure auch durch den ausgepreßten Saft der zerriebenen Würmer gebildet werden, und daß dasselbe auch durch die Lösung des in verschiedener Weise erzeugten Niederschlages im Preßsaft, sowie durch den Niederschlag selbst erzeugt wird. Als Antiseptikum diente in diesen Versuchen As_2O_3, NaFl (1—1,5-proz.), Toluol oder $CHCl_3$, so daß an eine bakterielle Wirkung nicht zu denken ist. Es scheint daher wohl sicher, „daß die Gärwirkung bei *Ascaris* von der wahrnehmbaren Struktur des Organismus, vom Vorhandensein von Zellen unabhängig ist“ und demnach wohl als eine Enzymwirkung angesehen werden muß.

Ganz neuerdings hat Lesser (93) gezeigt, daß sich hungernde Regenwürmer bei längerer Entziehung von O (in reinem N), die sie sehr gut vertragen, ganz ähnlich wie *Ascaris* verhalten, indem bei ihnen ebenfalls als Produkte der Anoxybiose flüchtige Säuren, die wahrscheinlich zum großen Teil aus einer Valeriansäure bestehen, neben CO_2 auftreten, die auch in diesem Falle sicher der Spaltung von Kohlehydrat (Glykogen) entstammen. In den ersten 8 Hunger-

tagen wird während 6-stündiger Anoxybiose auf 3 Mol. CO_2 1 Mol. Fettsäure gebildet.

IV. Die Anneliden (Ringelwürmer).

A. Hirudineen.

Die Tiere, welche in dieser Klasse von den Morphologen vereinigt werden, bieten in physiologischer Beziehung so außerordentliche Verschiedenheiten dar, daß es nicht mehr angeht, die Gesamtheit derselben zu besprechen, sondern es bleibt vorläufig nur die Möglichkeit, einzelne Repräsentanten, die biologisch etwas genauer studiert sind, herauszugreifen und ihr Verhalten in bezug auf die Ernährungsverhältnisse darzulegen. Ich wähle als Ausgangspunkt die Hirudineen (Egelwürmer), weil ihre Organisation in morphologischer und physiologischer Hinsicht den Anschluß an die Plathelminthen und speziell die Trematoden (*Distomum*) vermittelt.

a) Anatomie.

Schon in ihrer äußeren Gestalt erinnern die Egel an die Plattwürmer, auch ermangeln sie wie diese einer eigentlichen Leibeshöhle (Cölom). Sie haben wie die Planarien und Leberegel ein aus Längs-, Quer- und horizontalen Muskeln gebildetes Körperparenchym, in welchem die einzelnen Organe eingebettet liegen. Richtiger gesagt, wird die ursprünglich vorhandene Leibeshöhle durch mesodermale Zellenvermehrung mehr oder weniger reduziert. Es bleiben immer, namentlich bei *Clepsine*, beträchtliche Abschnitte des Cöloms in Form eines Lacunensystems erhalten, welches in den einzelnen Fällen sehr verschiedene Entwicklung zeigt und gerade in physiologischer Hinsicht großes Interesse beansprucht. Ganz besonders deutlich prägt sich aber die Uebereinstimmung mit den Plathelminthen in dem Bau des Verdauungsapparates aus, der ein interessantes Beispiel dafür liefert, wie gleichartige Funktion sich in gleichartigem Bau eines Organes widerspiegelt. Die Egel sind platte oder unvollkommen zylindrische Würmer, die undeutlich oder gar nicht gegliedert sind und denen Bewegungsanhänge fehlen. Sie besitzen eine vordere Sauggrube, die zu gleicher Zeit als Saugnapf und als Haftorgan dient und eine hintere Haftscheibe, die ausschließlich zum Anheften dient. Ein im Grunde des vorderen Saugnapfes sich öffnender Mund führt in einen Verdauungskanal mit seitlichen Blindsäcken, während im Grunde des hinteren Saugnapfes der After mündet.

„Hinter der Mundöffnung liegt bei *Hirudo* zunächst eine weite Mundhöhle, in deren Grunde sich 3 Kiefer in Form halbkreisförmiger Chitinplatten befinden, deren gekrümmter freier Rand mit zahlreichen spitzen Zähnchen nach Art einer Kreissäge besetzt ist, während an die Basis zweierlei Muskeln herantreten; die einen ziehen die Kiefer in die Kiefertasche zurück, die anderen ziehen sie heraus und schlagen, indem sie den gezähnten Rand nach Art einer Kreissäge bewegen, die Wunde zum Ansaugen. Die Saugwunde eines Blutegels läßt daher 3 divergierend gestellte Einschnitte erkennen, die aussehen, als wären sie mit einer feinen Lanzette gemacht. Die gleiche Mundbewaffnung haben alle übrigen Kieferegel, während bei den Rüsselegeln anstatt der Kiefer ein Rüssel zum Verwunden dient. Dieser entspringt als ein konischer Zapfen am Grunde der ihn wie eine Scheide umschließenden Mundhöhle und geht in eine feine Spitze aus, welche zum Zwecke des Saugens eine Wunde sticht, wenn der Rüssel durch die Kontraktion seiner Scheide aus dem Munde hervorgestoßen wird.“ (R. Hertwig.) Der ganze Pharyngealapparat

gleicht, wie LANG bemerkt, bei den Rüsselegeln (Rhynchobdelliden) bis ins einzelne dem röhrenförmigen „Pharynx plicatus" vieler Plathelminthen.

An die Mundhöhle schließt sich ein mit feiner Oeffnung beginnender, zum Saugen dienender Pharynx (Oesophagus) an, dessen Form je nach dem Grad seiner Ausdehnung sehr variiert und der von dem folgenden größten Abschnitt des Verdauungstraktes (Magendarm) durch eine Art Sphinkter getrennt erscheint. Bei einigen Clepsinen (*Haementeria*) bildet der Oesophagus, welcher zwischen der ampullenförmigen Rüsselbasis und dem Magendarm liegt, ein ziemlich langes, dünnes muskulöses Rohr mit zwei seitlichen Divertikeln (Fig. 118) von drüsiger Natur.

Der Magendarm (Chylusmagen estomac digestif) bildet einen mit seitlichen Taschen versehenen geräumigen und zur Aufnahme des aufgesaugten Blutes bestimmten Schlauch, welcher sich vom Pharynx bis zum Enddarm erstreckt. Die seitlichen Divertikel nehmen bei *Hirudo* von vorn nach hinten an Größe zu, und das letzte Paar erstreckt sich zu beiden Seiten des Enddarmes bis nach hinten. Bisweilen erhält sich überhaupt nur dieses letzte Paar von Divertikeln, oder es fehlen dieselben wohl auch gänzlich (*Nephelis*, *Lumbricobdella*). Der Innenraum des Magendarmes ist durch klappenartige Falten zwischen je 2 Paaren von Divertikeln in einzelne Kammern geteilt (Fig. 119). Im Niveau der beiden letzten und größten Seitentaschen des Magendarmes beginnt der dünne Enddarm, der in den After ausläuft. KOWALEWSKI unterscheidet bei *Clepsine* und der nahe verwandten *Haementeria* scharf zwischen dem Magen (mit 7 Paar Divertikeln) und dem Darm (mit 4 Paar seitlichen Anhängen), und wir werden später sehen, daß dies auch physiologisch begründet ist.

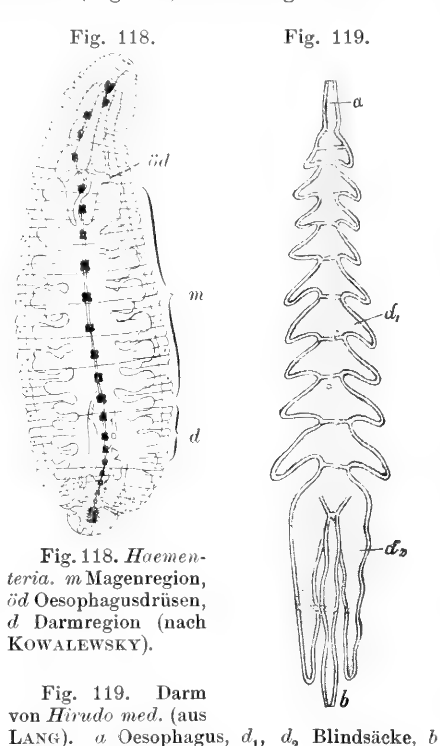


Fig. 118. *Haementeria*. *m* Magenregion, *öd* Oesophagusdrüsen, *d* Darmregion (nach KOWALEWSKY).

Fig. 119. Darm von *Hirudo med.* (aus LANG). *a* Oesophagus, d_1, d_2 Blindsäcke, *b* Enddarm mit After.

b) Histologie.

Der Pharynx, das eigentliche Saugorgan der Kieferegel, erscheint bei *Hirudo* vor allem charakterisiert durch die enorme Entwicklung seiner Muskulatur, insbesondere eines Systemes von Radiärmuskeln, dem sich nach innen hin feinere und dickere Längsmuskeln, nach außen ein System von Ringmuskeln anschließen. Eine Epithelauskleidung soll nach SPIESS fehlen, dagegen finden sich in der Umgebung des Pharynx massenhaft einzellige Drüsen (Peripharyngealdrüsen), welche zuerst von BRANDT als „Speicheldrüsen" beschrieben wurden und sämtlichen Genera der Hirudineen eigentümlich sind. Die beistehende Figur nach APÁTHY (Fig. 120) gibt ein sehr klares Bild ihrer Verbreitung und der Lage ihrer Ausführungsgänge, und man erkennt, daß sich die Drüsenkörper noch weit jenseits des Pharynx erstrecken und die ersten Paare von Darmdivertikeln dicht

umgeben. Sie finden sich eingebettet zwischen Muskelfasern, durch deren Kontraktionen sie aneinander gepreßt werden, wodurch die Entleerung ihres Sekretes

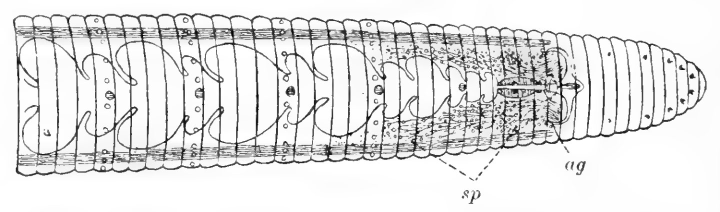


Fig. 120. *Hirudo med.* Vorderende des Körpers mit dem Pharynx, dem Darm und den seitlich davon gelegenen Hals-(Speichel-)Drüsen (*sp*) mit den Ausführungsgängen (*ag*) (nach Apáthy).

offenbar befördert wird. Jede einzelne Drüse besteht aus einem rundlichen großen Zellkörper mit einem als Ausführgang fungierenden Fortsatz (Fig. 121 a, b).

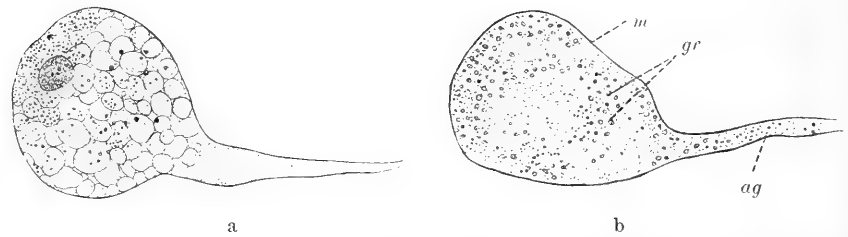


Fig. 121. *Hirudo med.* a Speicheldrüsenzelle im Ruhezustand (Hungertier) mit grober Wabenstruktur, b im tätigen Zustande; *ag* Ausführgang, *gr* Fermentgranula, *m* Membran (nach Spiess).

Das Aussehen der Zellen variiert je nach dem physiologischen Zustand der Drüsen sehr bedeutend. Haben die Tiere längere Zeit gehungert (4—5 Monate), so enthalten die Zellen entweder nur in der Umgebung des basal gelegenen Kernes sehr feine Körnchen (Fig. 121 a) oder sie erscheinen überhaupt ganz frei von solchen, so daß die grobwabige Struktur des Plasmas deutlich hervortritt. Auch finden sich dann niemals Körnchen im Ausführungsgang. Haben die Egel aber Froschblut aufgenommen, so findet man nach einigen Stunden die Drüsenzellen in verschiedenen Stadien der Tätigkeit, was sich immer durch das Auftreten mehr oder weniger zahlreicher Granula von verschiedener Größe im Plasma ausprägt. Dabei bleibt zunächst noch die Protoplasmastruktur sichtbar, wird aber später, wie auch der Kern, durch die dichtgedrängten Körnchen völlig verdeckt (Fig. 121 b).

Man findet sie dann auch in Menge in den Ausführungsgängen. Ihre Ausscheidung scheint aber sehr langsam zu erfolgen, denn die körnige Beschaffenheit der Zellen bleibt noch lange nach der Fütterung erhalten. Erst ganz allmählich stellt sich das Bild der ruhenden Zellen wieder her. Dabei entstehen kleine Vakuolen, welche neutral reagieren und neben besonders großen Granulationen in diesem Endstadium der Sekretion auch die Ausführgänge erfüllen. Man kann die eben beschriebenen verschiedenen Stadien der Tätigkeit gleichzeitig an den Zellen eines und desselben Individuums beobachten, so daß es scheint, als ob die Bildung von Sekret d a u e r n d vonstatten ginge. Die funktionellen Unterschiede der einzelnen Zellen prägen sich nicht nur deutlich in dem verschiedenen Aussehen f r i s c h untersuchter Drüsen aus, sondern machen sich nicht minder in dem wechselnden Verhalten mit Sublimat fixierter Zellen gegen Farbstoffe bemerkbar, und zwar in der

Regel in einem und demselben Schnitte. Während im Endstadium der Sekretion die Körnchen sich mit Hämalaun-Eosin sowie Eisenhämatoxylin lebhaft färben, bleiben entleerte Zellen ungefärbt. Eosin färbt aber die Granula auch nicht in den ersten Stadien der Tätigkeit, wo sie gerade in größter Menge das Plasma erfüllen. Blaue Lackmuslösung färbt die Körnchen intensiv blau, auch wenn die Lösung dem lebenden Tier eingespritzt wird. Bei Clepsinen (*Haementeria*) liegen die Peripharyngealdrüsen nicht so zerstreut wie bei *Hirudo*, sondern bilden 2 Paar große Pakete, deren Ausführungsgänge in den erweiterten Basalteil des Rüssels einmünden (Fig. 122). Bei Tieren, welche in einer verdünnten Lösung von Neutralrot gehalten wurden oder die solchen Farbstoff mit Serum oder Blut aufgenommen haben, färben sich jene Drüsen intensiv rot. Im übrigen stimmt der Bau und das Verhalten der Zellen im wesentlichen mit dem der entsprechenden Elemente bei *Hirudo* überein. Auch hier handelt es sich um birnförmige, mit Körnchen erfüllte Zellen mit langen Ausführungsgängen, deren tinktorielles Verhalten je nach dem funktionellen Zustande große Differenzen zeigt.

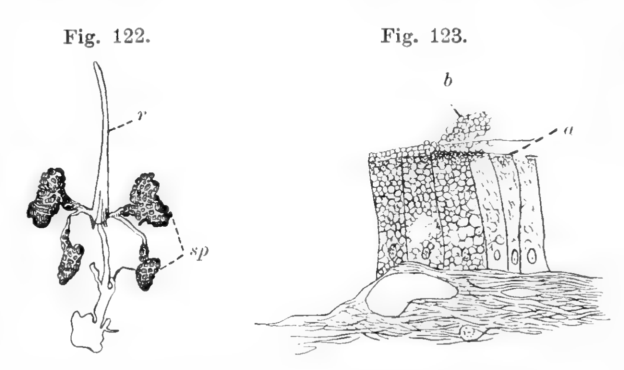


Fig. 122. *Haementeria.* Rüssel (*r*), Speicheldrüsen (*sp*) und Oesophagus (nach Kowalewsky).

Fig. 123. *Hirudo med.* Darmepithel. *a* Zellen, die ihr Sekret entleert haben, *b* ausgetretene Sekretgranula (nach Spiess).

Was nun den Magendarm betrifft, so besteht dessen Wand aus zwei Schichten, deren äußere aus dichtem, faserigem Bindegewebe besteht und an der Außenseite von einem sehr eigentümlichen, von R. Lankester als „bothryoïdales Gewebe" bezeichneten, dunkel gefärbten Kanälchennetz umgeben erscheint. Ohne eine eigentliche Muscularis zu bilden, finden sich doch zahlreiche Muskelelemente innerhalb der bindegewebigen Darmwand, welche in verschiedenen Richtungen verlaufen. Die Innenfläche wird von einer einschichtigen Lage großer zylindrischer Epithelzellen überkleidet, zwischen welchen keinerlei andere Elemente sich finden (Fig. 123). Die Zellen zeigen ausgeprägt drüsigen Charakter und sind mit Ausnahme des freien Vorderendes von einer deutlichen Membran umhüllt. Das Plasma erscheint grobwabig, eine Struktur, die nach Spiess nur dann undeutlich wird, wenn sich die Wabenräume mit Sekret füllen. Dies soll besonders in der Umgebung des basal gelegenen kleinen runden Kernes geschehen („portion glandulaire secrétante" nach Spiess), während die vorderen Zellabschnitte der Ausstoßung des Sekretes dienen sollen, welches man auch an fixierten Präparaten in Form von Tröpfchen oft außerhalb der Zellen angehäuft findet (Fig. 123).

c) Die Nahrungsaufnahme.

Nicht alle Egel ernähren sich durch Aussaugen der Leibesflüssigkeit ihrer Opfertiere, sondern es gibt unter ihnen auch solche, welche kleinere Tiere ganz verzehren. So lebt *Nephelis* von kleinen Krustern und Würmern, vermag aber selbst größere Würmer mit Hilfe der Längswülste des Schlundes festzuhalten und hinunterzu-

würgen. Das gleiche gilt nach PAGENSTECHER von *Aulostomum*. GRAF (45) gibt an, daß sich *Nephelis* ernährt, „indem sie ihren Kopf zwischen die Schalen von Lamellibranchiern einbohrt und die Gewebe der Tiere angreift“. Es gelang ihm, *Nephelis*, welche mehrere Wochen gehungert hatten, mit einem Gemenge von fein geschabten Stücken einer *Unio* und Karminpulver, welches zu besonderem Zwecke beigemischt war, zu ernähren. „Die Tiere stürzten sich heißhungrig auf diese Nahrung und fraßen davon einen ganzen Tag lang.“ Die Arten der Gattung *Clepsine* saugen mit ihrem Rüssel hauptsächlich Schnecken aus und bevorzugen (*Cl. bioculata*) *Physa*-Arten, während *Cl. sexoculata* sich besonders von *Planorbis*- und *Limnaeus*-Arten nährt. Wie diese, leben auch die Fischegel (*Piscicola*) ganz parasitisch und schwimmen gar nicht mehr frei, sie saugen sich an der Haut verschiedener Fische fest und wählen bisweilen auch als Angriffspunkt die Kiemen oder die Mundhöhle. Die Piscicolen finden sich in allen Fischgewässern, mit Ausnahme kalter, schnellfließender Gebirgsbäche, und halten sich mit Vorliebe zwischen üppig wuchernden Wasserpflanzen auf, an denen sie sich mit ihrer Endscheibe ansaugen und den Körper frei im Wasser pendeln lassen. Sie heften sich dann auf die vorüberstreichenden Fische, die in dem dichten Pflanzenwerk ihre Nahrung suchen. Die Egel saugen vornehmlich während der warmen Monate, im Winter ruht das Bedürfnis nach Nahrung mehr oder weniger. Gleichwohl trifft man sie auch dann zahlreich auf Fischen. Sie scheinen eine Vorliebe für Tiere mit dünnem Schleimüberzug zu besitzen, z. B. Salmoniden im Gegensatz zu Schleien und Aalen. Zum Zwecke des Saugens setzen die Egel die Mundscheibe in einiger Nähe des hinteren Saugnapfes, bei aufrecht bogenförmig gekrümmtem Körper auf die Haut des Wirtes. Das feine Fäden ziehende Sekret der Mundnapfdrüsen dürfte zum wasserdichten Abschluß dienen. Mit ihrem muskulösen, durch 4 starke Muskelzüge an seinem Ursprung befestigten Rüssel schlagen sie eine kleine Wunde. Während der Nahrungsaufnahme wird, wie bei *Hirudo*, von seiten der einzelligen Halsdrüsen (Speicheldrüsen) ein gerinnungshemmendes Sekret abgeschieden. Der Saugakt kann bei größeren Individuen über eine Stunde Zeit in Anspruch nehmen. In der Umgebung der Saugwunde tritt infolge der Verletzung von Gefäßen eine blutige Infiltration der Gewebe ein, und es können die hämorrhagischen Stellen, die in ihrem typischen Aussehen auf die Einwirkung von Fischegeln hindeuten, längere Zeit bestehen bleiben. Häufig verlassen die Egel den Fisch nach der Nahrungsaufnahme nicht, sondern bleiben auf ihm sitzen, um zu verdauen und später von neuem Blut zu sich zu nehmen. Die Abstände der aufeinanderfolgenden Saugperioden sind wenig geregelt. Sie richten sich nach der Schnelligkeit der Verdauung, die wiederum sehr von der Temperatur und der Menge des aufgenommenen Blutes abhängt. Junge Individuen können im Sommer in Abständen von wenigen Tagen, ältere Tiere in etwas größeren Intervallen, 8—14 Tage und mehr, saugen. Die Tiere vertragen, ohne an Lebensenergie einzubüßen, den Hunger sehr gut ein halbes Jahr, wahrscheinlich noch viel länger. (KEYSSELITZ, 72.)

Die Arten der Gattung *Hirudo* und *Haementeria* fallen in Sümpfen und feuchten Wäldern (*Hirudo ceylanica*, ein Landblutegel, geradezu als Landplage) über Amphibien, Säugetiere und Menschen her.

Haemopis vorax wurde an den Beinen von Wasservögeln gefunden, *Haemopis sanguisuga* dringt in Algier häufig in Mund, Nasengänge, Schlund, Luftröhre von Pferden, Dromedaren und Ochsen bis zu Dutzenden ein und gefährdet zuweilen in ähnlicher Weise den Menschen. (PAGENSTECHER.)

Sehr eingehend hat KOWALEWSKY (76) den Akt des Blutsaugens bei *Haementeria costata*, einem Rüsselegel, geschildert, der gewöhnlich Süßwasserschildkröten (*Cistudo europaea*), gelegentlich aber auch Menschen, Vögel oder Säugetiere anfällt. In einem Gefäß mit Wasser gehalten, setzten sich die Egel sehr rasch an die eingetauchte Hand an und versuchten die Haut an den dünnsten Stellen zu durchbohren, was aber nicht immer gelingt. Man fühlt dabei im gegebenen Falle nur einen ganz schwachen Schmerz, vergleichbar einem Mückenstich. Eine mit der Nadel gestochene kleine Wunde erleichtert ihnen das Einführen des Rüssels ganz wesentlich, es genügt auch schon, nur die oberste verhornte Schicht der Epidermis zu entfernen, ohne daß dabei eine Blutung entsteht, um den Egeln das Saugen leicht zu machen. Sie heften sich dann mit dem Hinterende fest, während das Vorderende sich tastend bewegt, um sich schließlich auch festzusaugen, wobei der Rüssel in Form eines langen, beweglichen, weißen Fädchens hervortritt. KOWALEWSKY machte mit Erfolg den Versuch, die Tiere mit Hühnerblutserum zu ernähren, welches die Egel mit Begierde aufsaugten. Um den Vorgang genauer studieren zu können, wurde Karmin, Lackmus oder Tusche beigemischt. An jungen, hinreichend durchsichtigen Exemplaren läßt sich dann leicht erkennen, wie sich das etwas verbreiterte Hinterende des Rüssels zunächst erweitert und dabei das gefärbte Serum aufsaugt, um es dann bei der Wiederverengerung als kleines Tröpfchen nach dem Darm hin abzugeben. Die ampullenförmige Basis des Rüssels fungiert demnach ganz wie eine Pumpe und liefert während ihrer rhythmischen Tätigkeit das Bild eines pulsierenden embryonalen Herzens. Bringt man in solchem Falle durch vorsichtiges Neigen des Gefäßes das Rüsselende statt mit Flüssigkeit mit Luft in Berührung, so wird auch diese aufgesaugt und man sieht Bläschen für Bläschen durch den Rüssel in den Oesophagus und Darm gleiten, so daß schließlich das Tier zu enormer Größe aufschwillt. Es ist dies um so merkwürdiger, als der Rüssel, wenn er an Stelle von Serum mit Wasser in Berührung kommt, sofort zurückgezogen wird.

Was nun die eigentlichen Blutegel (*Hirudo*) betrifft, so saugen sie sich in der Jugend an Frösche und andere kaltblütige Mitbewohner der Teiche und Sümpfe an, leben aber im erwachsenen Zustande vom Blute der Warmblüter. Nach CARLET (19) vollzieht sich der Akt des Saugens in der Weise, daß die drei Kiefer, welche in der Ruhe den Schlund völlig verschließen, sich voneinander entfernen, und indem sie sich senken, die Eröffnung des Schlundes bewirken. Durch die dreieckige Oeffnung ergießt sich dann sofort das Blut in den Hohlraum, aus dem es hierauf durch Hebung der Kiefer nach hinten entleert wird (Schlucken), die dabei nach Art eines Stempels wirken. Ohne allen Zweifel wirkt dabei aber auch die so reich entwickelte pharyngeale Muskulatur mit, durch welche sowohl eine Erweiterung, wie auch eine Verengerung des Innenraumes des Pharynx bewirkt werden kann. Die Aufnahme von Blut dürfte dadurch wesentlich erleichtert werden, daß sich während des Saugens zugleich das Sekret

der peripharyngealen Drüsen (Speicheldrüsen) in die Wunde ergießt, dessen gerinnungshemmende Wirkung von Haycraft (59) entdeckt wurde. Die Ausführungsgänge dieser einzelligen Drüsen vereinigen sich nach kürzerem oder längerem Verlauf schließlich zu drei großen Bündeln, je eines für jeden Kiefer, und münden sämtlich genau an der Kante der Kieferplatten, zwischen zwei hohen Leisten von verdickter Cuticula. Diese Leisten fassen die Reihe von Zähnchen, die jeder Kiefer trägt, zwischen sich, dienen zu ihrer Befestigung beim Sägen der Wunde und bedecken sie bis zur scharfen, aus einer besonderen, äußerst harten Substanz bestehenden Spitze (Schneide). Die zwei Cuticulaleisten und je zwei benachbarte Zähne umgeben ampullenartige, eiförmige Hohlräume und in jeden mündet eine größere Anzahl von Ausführgängen. In diesen Hohlräumen erkennt man noch die einzelnen hervorgepreßten Sekretstrahlen, welche die Form des Ausführganges bis zum Rande der Ampulle behalten können. Meist fließen sie erst außerhalb dieser zusammen. Oft enthält das Ende eines Ausführungsganges bereits zum Entleeren bestimmtes Sekret, die Sekretkügelchen darin sind schon gequollen und miteinander verschmolzen, während im caudalen Teil des Ganges und im Drüsenkörper das Sekret noch in Form von gleich großen, scharf umschriebenen Kügelchen vorhanden ist. Auch kann der Drüsenkörper und der caudale Teil des Ausführganges schon leer von Sekret sein, während der rostrale Teil noch voll von fertigem Sekret ist. Viel häufiger findet man aber, daß Drüsenkörper und Ausführgang Sekret auf gleicher Bildungsstufe enthalten oder beide gleich leer sind. (Apáthy, 2, 3.)

Die Tätigkeit der peripharyngealen Drüsen ist nach Apáthy unabhängig von der Jahreszeit, nur während der Winterruhe im Freien tritt wahrscheinlich ein Stillstand ein; in der Gefangenschaft geht die Sekretion im Sommer und im Winter in gleicher Weise vor sich. Sie ist unabhängig von dem vollgesogenen oder nüchternen Zustande und auch vom Alter des Tieres, insofern als man schon kaum 1 Monat nach dem Ausschlüpfen aus der Eikapsel bei nicht einmal 2 cm langen Individuen große Drüsenzellen mit fertigem Sekret findet. (Apáthy.)

Es war lange bekannt, daß von Blutegeln gemachte Wunden oft sehr lange nachbluten, auch findet man das aufgesogene Blut im Darm immer flüssig und ungerinnbar. Es schien demnach im Blutegelkörper eine Substanz zu existieren, welche die Gerinnung aufhebt oder doch verzögert. Haycraft fand nun in der Tat, daß ein mit verdünnter NaCl-Lösung hergestellter Extrakt des fein zerhackten Schlundes und der Mundteile von *Hirudo* frisches Kaninchenblut 24 Stunden lang flüssig zu erhalten vermag. Da die wirksame Substanz in Alkohol unlöslich ist und von demselben auch nicht zerstört wird, empfahl Haycraft, zu deren Darstellung die Blutegel zunächst einige Tage in Alcohol. abs. zu legen und dann erst die abgetrennten Mundteile mit Wasser zu extrahieren. Man erhält so eine klare, alkalisch reagierende Flüssigkeit, die eiweißarm und sehr wirksam ist.

Auch bei manchen Rüsselegeln (*Haementeria*) mischt sich jedem aufgesaugten Tröpfchen Blut das Sekret der in die basale Ampulle des Rüssels mündenden Speicheldrüsen bei, welches der Gerinnung entgegenwirkt. Eine saure Reaktion desselben erscheint wohl schon dadurch ausgeschlossen, daß sich die Drüsen, wie schon erwähnt, mit

Neutralrot intensiv rot färben. Bei den Schneckenegeln (*Clepsine*), die hauptsächlich Schnecken aussaugen, und wo daher eine eventuelle Gerinnung der Nahrungsaufnahme nicht so hinderlich wäre, wie bei den von Wirbeltierblut sich nährenden Formen, sind dementsprechend auch die Speicheldrüsen nur wenig entwickelt.

d) Die Verdauung.

Neben der gerinnungshemmenden soll dem Sekret der Peripharyngealdrüsen auch eine verdauende Wirkung zukommen.

Schon 1878 hat FREDERICQ (34) angegeben, daß Extrakte des Pferdeegels (*Haemopis vorax*) Fibrin in alkalischer Lösung verdauen, und das gleiche wurde später (1884) von MARCHESINI (101) für *Hirudo medic.* behauptet.

Dagegen hat KRUKENBERG (81) die Drüsen von Hirudo ohne jeden Erfolg auf eine etwaige verdauende Wirkung ihres Sekretes geprüft, indem er den Vorderdarmteil von 7 Blutegeln mit Glyzerin verrieb und nach 6-tägiger Extraktion Versuche mit dem Auszug anstellte: „Es erwies sich derselbe in einer Lösung von 2-proz. Essigsäure, 1—2-proz. Milchsäure und 0,1-proz. HCl, sowie in 2-proz. Sodalösung nach Tagen als vollkommen unwirksam auf rohes Fibrin, und auch der wässerige Auszug dieses Darmabschnittes von 6 Egeln besaß keine eiweißverdauende Wirkung."

SPIESS (130) zerrieb das mit Alkohol vorbehandelte Drüsengewebe nach dem Trocknen mit Sand und extrahierte mit eiskaltem, thymolisiertem Wasser. Sowohl Fibrin wie gekochtes Eiereiweiß wurden bei Zusatz von HCl (2-prom.) im Verlaufe einiger Stunden gelöst. Durch Kochen wurde die Lösung unwirksam. SPIESS glaubt daher das Vorhandensein eines peptischen Enzymes nachgewiesen zu haben. Jedenfalls bedarf dies weiterer Untersuchung.

Er macht mit Recht darauf aufmerksam, daß wegen der Unmöglichkeit, den Magendarm von seiner Umgebung in genügendem Maße zu isolieren, Extrakte des ganzen Tieres nur mit großer Vorsicht zu weiteren Schlußfolgerungen verwendet werden können. Auch bestehen offenbar tiefgreifende Unterschiede zwischen dem Verdauungsvorgang bei den blutsaugenden Egeln und anderen Tieren, namentlich in bezug auf die zeitlichen Verhältnisse.

„Nur selten kommt der medizinische Blutegel, der lediglich auf Wirbeltierblut als Nahrung angewiesen ist, dazu, dieses Bedürfnis zu befriedigen, dann aber bietet sich ihm meist die Möglichkeit, eine, im Vergleich zu seiner eigenen Masse ganz gewaltige Menge Nährmaterial zu gewinnen. Nach PÜTTER (117) nimmt ein Blutegel unter Umständen das 5—10fache seines Gewichtes an Blut auf einmal auf, und es handelt sich nun für ihn darum, „den Verbrauch dieses Quantums auf eine möglichst lange Zeit auszudehnen". „Wenn man Tiere untersucht, die mehrere (6—20) Wochen lang keine Nahrung erhalten haben, so findet man trotzdem stets Blut im Darm vor, das meist ungeronnen und stets nicht gefault ist. Derartiges Blut scheint sogar, mit Wasser verdünnt, sehr resistent gegen Fäulnis zu sein. Worauf dieser Zustand zurückzuführen, welcher Art das bakterizide Prinzip ist, ist unbekannt. Daß das Blut ungeronnen ist, beruht ja, wie schon erwähnt, auf der Gegenwart von ‚Hirudin', doch trifft man, wenn

man eine größere Anzahl Blutegel untersucht, auch stets einzelne, in denen vollständige Gerinnung des Blutes eingetreten ist. Ist schon allein die Gegenwart derartig, dem Augenschein nach wenig veränderten Blutes auffallend, so setzt die chemische Untersuchung noch mehr in Erstaunen. Sie lehrt, daß der gesamte Farbstoff noch an koagulierbares Eiweiß gebunden ist, daß trotz eines Aufenthaltes von z. B. 2—4 Monaten in einem ‚Verdauungs‘-Organ die größere Menge des Eiweißes nicht abgebaut ist. Beim Kochen scheidet sich ein rotbraunes Koagulum ab, während das Filtrat völlig farblos erscheint und keine oder nur schwache Eiweißreaktionen gibt.“ (Pütter, 117.) Der Darminhalt eines Egels, der auf einmal 9 g Blut aufgenommen hatte, wurde 35 Tage später von Pütter untersucht, und bestand „aus tief schwarzrotem Blut von sirupöser Konsistenz, aber noch völlig ungeronnen“. Das Blut oxydierte sich an der Luft und zeigte die Streifen des Oxyhämoglobins, nach Behandlung mit Schwefelammon jenen des reduzierten Hämoglobins. Beim Kochen schied sich ein voluminöses Koagulum ab, das Filtrat war klar. Die Trockensubstanz betrug 27,2 Proz., also mehr als der Körper des Blutegels, der nur 21—22 Proz. Trockensubstanz enthält. „Das Blut war also im Darm des Egels sehr viel wasserärmer geworden, wasserärmer als die Gewebe des Tieres selbst, was einen aktiven Wassertransport durch die Zellen der Darmwand bedeutet.“ Außer der Reduktion und der Eindickung hatte aber das Blut nach 35 Tagen im Darm keine chemischen Veränderungen erlitten. Stirling und Brito (131) fanden noch nach 18 Monaten im Darminhalt unveränderte Blutkörperchen (!). Unter allen Umständen ist demnach die Verdauung eine ganz außerordentlich verlangsamte, und es wäre in Hinblick auf die Befunde von Weinland über das Vorkommen von Antifermenten bei verschiedenen Eingeweidewürmern (Ascariden) daran zu denken, ob nicht auch im vorliegenden Falle ähnliche Körper eine Rolle spielen.

Hat das Blut mehrere Monate im Magendarm verweilt, so finden sich neben in Form und Farbe unveränderten Blutkörperchen auch zahlreiche entfärbte und mehr oder weniger gequollene und, falls Froschblut aufgenommen wurde, freie Kerne. Die Flüssigkeit, in welcher die Körperchen schwimmen, ist von freiem Hämoglobin mehr oder weniger gerötet. In der Regel kristallisiert dann ein Teil des Farbstoffes aus und man findet gut ausgebildete Hämoglobinkristalle oft massenhaft, auch wenn an sich schwer kristallisierbare Blutsorten (z. B. Menschenblut) aufgenommen wurden. Sehr bemerkenswert und für die Trägheit der Verdauung charakteristisch ist die von Stirling und Brito festgestellte Tatsache, daß kleine Bruchstücke von quergestreiften Muskelfasern im Darminhalt von Egeln, welche Froschblut aufgesogen hatten und die offenbar aus der Bißwunde stammten, noch nach Monaten ihre Struktur scheinbar ganz unverändert bewahrt hatten. Auch stellten die genannten Forscher fest, daß Diatomeen und Chlorophyll den Verdauungstrakt unverändert passieren.

Für *Piscicola* giebt Keysselitz (72) an, „daß das aufgenommene Blut sich ziemlich gleichmäßig im Magen verteilt und durch fortlaufende peristaltische Bewegungen desselben mit den Magenwandungen in innigen Kontakt gebracht wird. Ein Teil der roten Blutkörperchen und Leukocyten agglutiniert meist gesondert nach wech-

selnder Zeit zu unregelmäßigen Haufen, wodurch eine teilweise, jedoch nicht örtliche Trennung von Flüssigkeit und geformten Bestandteilen herbeigeführt wird.“ Bisweilen scheint die Agglutination zu unterbleiben. (LEYDIG.) Die Leukocyten können lange Zeit ihre Beweglichkeit und ihre phagocytären Eigenschaften bewahren. Noch nach 72 Stunden traf KEYSSELITZ gelegentlich solche mit halbverdauten Darmbakterien und aufgenommenen Flagellaten an. Die roten Blutkörperchen hellen sich unter Abgabe des Hämoglobins allmählich auf, und die Flüssigkeit erhält eine mehr rötliche Färbung. Eine Bildung von Hämoglobinkristallen, die bei *Hirudo* häufig zu beobachten ist, scheint bei *Piscicola* nur selten vorzukommen.

KEYSSELITZ beschreibt dann, wie während dieser Vorgänge „vom Epithel des Magens hauptsächlich in den hinteren Partien ein helles Sekret abgeschieden wird, das in dünner Schicht die sezernierenden Zellen überzieht und in Form kleiner, schnell zerfließender Körnchen im Nahrungsbrei sich verteilt“.

Dem „Magen“ schreibt KEYSSELITZ hauptsächlich die Funktion zu, die Nahrung aufzuspeichern und zu verdauen. „Eine resorbierende Tätigkeit scheint ihm nur in beschränktem Maße zuzukommen. In den hinteren Partien geht vielleicht eine geringe Eindickung der Flüssigkeit vor sich.“

„Der Uebertritt der Speise in den ‚Darm‘ setzt gleich nach der Aufnahme des Blutes ein, und erfolgt bei normalem Verlauf die Verdauung sehr langsam in kleinen Dosen. Ein Regurgitieren der halbverdauten Nahrung ist häufig zu beobachten. Der Darm scheint als Resorptionsorgan zu dienen, worauf auch sein Reichtum an Gefäßen, die das Epithel in das Lumen vorbuchten, hindeutet. Welche Aufgabe den einzelnen Abschnitten zukommt, läßt KEYSSELITZ unentschieden. Der Darminhalt besteht, besonders in dem bewimperten Abschnitte nnd dem Mastdarm, aus kleineren und größeren dunkelbraunen (kaffeebraunen) Körnchen.“

„Bei glattem Verlauf der Verdauung findet man nach einiger Zeit im Magen nur mehr eine spärliche Masse klarer Flüssigkeit. Oefters jedoch treten aus unkontrollierbaren Gründen Störungen auf. Die Nahrung im Magen wird größtenteils verdaut, tritt jedoch nicht in den Darm über, sondern wird im Magen zu einer braunen, zähen, kurze Fäden ziehenden Masse eingedickt. Dieselbe kann späterhin verflüssigt werden, nimmt dann mitunter ein milchigtrübes Aussehen an und füllt den Magen prall aus.“

„Die verschiedenen Stadien der Verdauung lassen sich an jungen gequetschten Egeln im Leben infolge der Pigmentarmut der Tiere unter dem Mikroskop verfolgen. In demselben Maße, wie aber die Verdauung des Blutes fortschreitet, treten Pigmentansammlungen unter der Epidermis auf, die ein Ueberblicken der Verhältnisse im Egel sehr erschweren und schließlich unmöglich machen.“ ... „Die Pigmentbildung ist geringer bei Tieren, die nur Lymphe zu sich genommen haben. Das Hämoglobin scheint für die Pigmentierung von Wichtigkeit zu sein.“ (KEYSSELITZ.)

Auch bei *Haementeria* scheint nach KOWALEWSKY (76) der „Magen“ hauptsächlich dazu bestimmt zu sein, die unter Umständen in enormer Menge aufgesaugte flüssige Nahrung aufzuspeichern. Die beistehende Fig. 124 stellt eine *Haementeria* dar, deren Magen übermäßig gefüllt ist, während der vordere und hintere Körperabschnitt

noch schmal erscheinen. In solchem Falle sind die Grenzen der Divertikel völlig verwischt, und diese sind so aneinander gepreßt, daß der ganze Magen ein einziger mit Blut gefüllter Sack zu sein scheint. Ohne allen Zweifel vollziehen sich aber schon hier gewisse chemische Veränderungen des Inhaltes, die denselben für die Resorption im „Darm“ geeignet machen. Dieser erscheint fast immer mit Nahrung gefüllt und nur nach langem Hunger oder unmittelbar nach dem Saugen leer. Später, wenn die Verdauung beginnt, füllt sich der Darm allmählich und bleibt in einem gewissen Stadium noch gefüllt, wenn der ganze Magen bereits völlig entleert ist (Fig. 125). Es scheint, daß der Darm die Hauptstätte der Resorption bildet, worauf speziell Fütterungsversuche mit Karmin hindeuten. Wie Kowalewsky angibt, erscheinen dann auch die Wände der Darmdivertikel längs ihrer Innenfläche gerötet. Niemals konnte Kowalewsky eine Aufnahme fester Partikel von seiten des „Magenepithels“ konstatieren, und waren speziell Karminpartikel, die mit Serum aufgesaugt worden waren, im Innern der Zellen nicht zu finden. Dagegen ließen sich solche unter diesen Umständen regelmäßig in den Zellen der Darmdivertikel nachweisen, und diesen dürften daher wohl phagocytäre Eigenschaften zukommen, wie sie bei niederen Würmern in so weiter Verbreitung gefunden werden. Gelegentlich fand Kowalewsky Exemplare, welche an eitergefüllten Tumoren von Schildkröten gesaugt hatten, und deren Magendarm daher mit solchen Massen gefüllt war, die, wie es schien, rascher verdaut wurden als Blut.

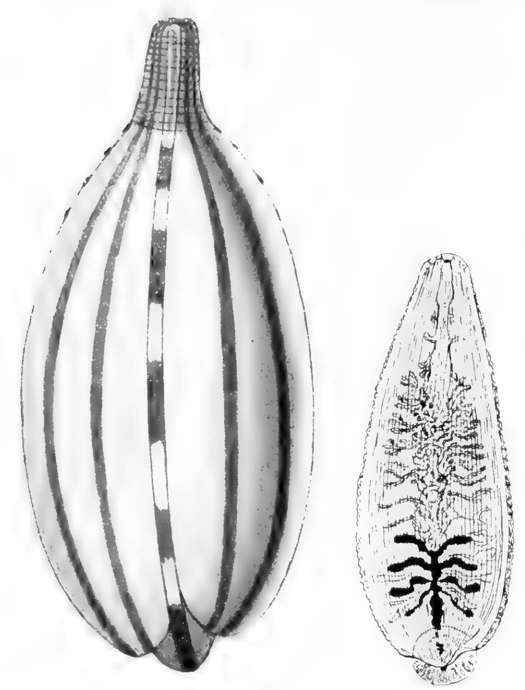


Fig. 124. Fig. 125.

Fig. 124. *Haementeria costata* mit Blut gefüllt (nach Kowalewsky).

Fig. 125. Junge *Haementeria*, mit Karminserum gefüttert. Man erkennt die bereits wieder entleerten sieben Divertikel des „Magens“ und die vier Darmdivertikel, welche noch durch Karmin rot (in der Figur schwarz) gefärbt sind (nach Kowalewsky).

Graf (45) fütterte, wie schon erwähnt, hungernde *Nephelis*-Exemplare mit einem Gemisch geschabter Stücke von *Unio* und Karminpulver, welches gierig aufgenommen wurde. Der größte Teil des Karmins wurde dann in Form schleimiger Ringe durch den Anus entleert. Nachdem die Tiere gesättigt waren, was oft einen ganzen Tag dauerte, wurden sie in reines Wasser gebracht und ihnen die

Nahrung entzogen. Bei der darauffolgenden Untersuchung fand sich das Karmin nur im Darmlumen in Form unregelmäßiger Klumpen.

Die Reaktionsverhältnisse des Magendarmes sind zuerst von KOWALEWSKY (74) bei *Clepsine* untersucht worden. Er injizierte durch Einstich mittels einer PRAVAZschen Spritze blauen Lackmusfarbstoff in den Magendarm und beobachtete dann, daß der Inhalt des mit 6 Blindsäckchen ausgestatteten „Magens“ sich sehr bald blaßrot färbte, während der „Enddarm“ blau erscheint und nur kurz vor der Ausmündung im After wieder saure Reaktion gewinnt. Es scheint demnach hier die Verdauung bei saurer Reaktion zu erfolgen. Ob es sich um freie Säure oder saure Salze handelt, darüber geben die Befunde KOWALEWSKYS keinen Aufschluß. Noch deutlicher trat die Verschiedenheit der Reaktion hervor, wenn *Haementeria* mit Serum, dem blaues Lackmus beigemischt war, gefüttert wurde. Immer machte sich die Rotfärbung des Mageninhaltes erst einige Zeit nach der Aufnahme bemerkbar, was zu beweisen scheint, daß die Säuerung durch ein besonderes Sekret des Magenepithels und nicht etwa durch das der „Speicheldrüsen“ bewirkt wird. Der „Darm“ mit seinen 4 Paar Divertikeln erschien auch hier stets blau.

Analoge Versuche hat SPIESS an *Hirudo* ausgeführt und konstatierte ebenfalls das Auftreten saurer Reaktion während der Verdauung. Es wurde Albumin mit Lackmus injiziert. So gut wie nichts ist über die Natur der wirksamen Enzyme sowie über die Produkte der Verdauung bekannt; die wenigen Versuche, welche er mitteilt, scheinen mir nicht einmal die sehr allgemein gehaltene Folgerung zu rechtfertigen, daß „les substances albuminoïdes mises un certain temps au contact du suc contenu dans l'estomac y subissent des modifications chimiques dans le sens d'une digestion“.

Aus älterer Zeit ist noch eine kurze Notiz von L. FREDERICQ (34) zu erwähnen, welcher Extrakte von *Haemopis vorax* bei alkalischer Reaktion Fibrin verdauen sah. KRUKENBERG (81) gibt an, daß sich aus dem Darm des Blutegels keine enzymatisch wirkenden Extrakte gewinnen lassen. Ganz neuerdings haben jedoch ABDERHALDEN und R. HEISE (1) den Nachweis geliefert, daß im Darm von *Hirudo med.* ein peptolytisches (tryptisches) Enzym enthalten ist. Der herauspräparierte und möglichst von allem Inhalt befreite Darm wurde in eine 50-proz. Lösung eines aus Seide dargestellten tyrosinreichen Peptons (Pepton „Roche“) eingehängt. Schon nach wenigen Stunden ließ sich (wie bei *Ascaris*) eine reichliche Abscheidung von Tyrosinkristallen beobachten.

B. Lumbricus.

Unter den Chaetopoden, speziell den Oligochäten, sind wir einigermaßen, wenn auch nur in sehr unvollständiger Weise, über die Nahrungsaufnahme und Verdauung des Regenwurmes (*Lumbricus*) unterrichtet.

a) Anatomie.

An dem in gerader Linie den Körper durchziehenden Verdauungskanal lassen sich leicht vier nach Bau und Funktion verschiedene Abschnitte unterscheiden. Unmittelbar hinter dem Munde liegt der sehr muskulöse Schlundkopf (Pharynx)

(Fig 126), dem sich bis zum 13. Segmente die lange, dünne Speiseröhre (Oesophagus) anschließt, deren hinterstem Teil zu beiden Seiten 3 Paar weiße Kalksäckchen

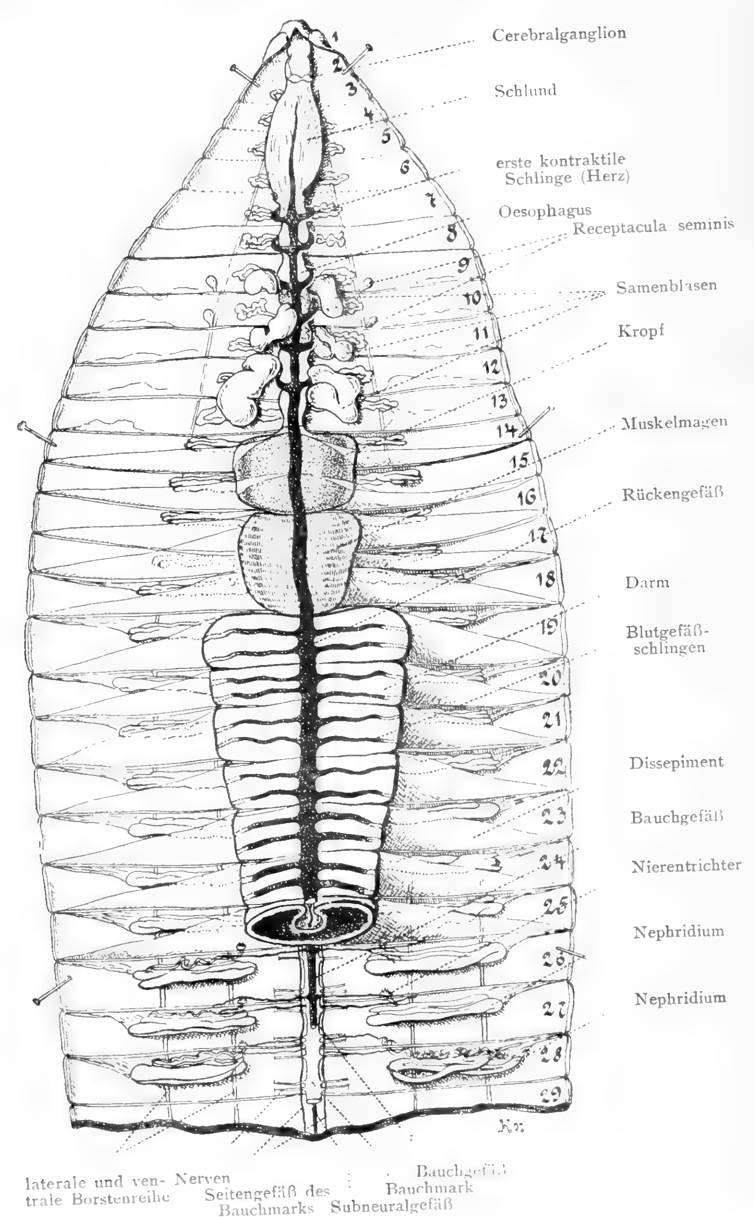


Fig. 126. Anatomie vom Regenwurm (nach Kükenthal).

(Kalkdrüsen, Morrensche Drüsen) scheinbar angelagert sind. Das Ende des Oesophagus ist zum sogenannten Kropf erweitert, auf welchen der stark entwickelte Muskelmagen folgt, an den sich der Darm anschließt, welcher durch die sich ansetzenden Dissepimente ebenfalls segmental eingeschnürt und von einer

dicken, braungelben Masse umhüllt erscheint, die früher als Leber bezeichnet wurde. „Es sind die Leibeshöhle auskleidende Zellen mit körnigem Inhalt (Chloragogenzellen). Sie sitzen nicht direkt dem Darm auf, sondern dem feinen ihn umspinnenden Gefäßnetz. Auch finden sie sich freischwimmend in der Flüssigkeit, welche die Leibeshöhle erfüllt.“ (KÜKENTHAL.) Schneidet man den Darm auf, so sieht man von der dorsalen Seite her eine Falte in sein Lumen hereinragen, die namentlich auch an Querschnitten deutlich hervortritt (Fig. 127). Nach

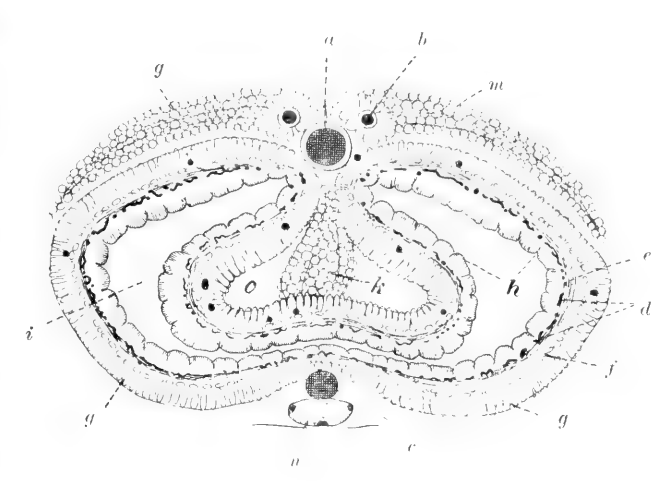


Fig. 127. *Lumbricus.* Querschnitt des Darmes mit der Typhlosolis. *a* Rückengefäß, *b* Durchschnitt der Gefäßschlingen, welche das Rückengefäß mit dem Bauchgefäß verbinden, *c* Bauchgefäß, *d* Gefäßschicht der Darmwand, *e* Ring-, *f* Längsmuskelschicht, *g* Chloragogenschicht, *h* Epithel, *i* Darmhöhle, *k* Gefäß mit Chloragogenzellen in der Typhlosolis, *n* Bauchstrang, *o* Höhle der Typhlosolis (nach CLAPARÈDE aus VOGT und YUNG, 135).

MORREN (106) bezeichnet man diese Falte als Typhlosolis. Ihr Durchschnitt erscheint in verschiedenen Regionen des Darmes sehr wechselnd, komplizierter nach vorn, einfacher nach hinten (CLAPARÈDE, 20, l. c. Taf. 44, Fig. 1—5). Im vorderen Teile des Darmrohres erscheinen Längsfalten, die nach hinten allmählich verstreichen. Ein eigentliches Lumen der Typhlosolis existiert fast nirgends, indem das der Einstülpungslinie unmittelbar aufliegende Rückengefäß in jedem Segmente einen dicken Ast abgibt, welcher senkrecht in den Spalt eindringt und sich hier verzweigt.

In histologischer Beziehung erscheint der Schlundkopf als eine gewaltige Muskelmasse, die hauptsächlich der Dorsalseite aufliegt. Querschnitte lassen erkennen, daß die Gestalt der Schlundhöhle in verschiedenen Niveaus sehr wechselt. Die Schleimhaut bildet im Vorder- und Mittelteil des Pharynx zahlreiche sehr regelmäßige Falten (CLAPARÈDE, 20, l. c. Taf. 43, Fig. 3—6) und Aussackungen, nach hinten zu aber wird das Lumen des Organes einfacher und stellt endlich nur ein sehr flaches Rohr dar, auf dessen Rückenseite die dicke Schlundmasse sitzt. Der hintere Teil der langen, dünnen Speiseröhre ist anscheinend mit 3 Paar Seitentaschen ausgerüstet, deren vorderstes größtes Paar eine Masse Rhomboëder von $CaCO_3$ enthält. Meist sind diese Kristalle zu mehreren größeren oder gar zu einer einzigen Masse vereinigt, deren Durchmesser bis $1^1/_2$ mm betragen kann. Die diesen großen, milchweißen „Kalkdrüsen“ folgenden 4 kleineren gelblichen Säckchen enthalten eine milchartige Flüssigkeit, welche kleine, runde Kügelchen enthält, die sich leicht unter Aufbrausen in Essigsäure lösen. Die Lösung gibt bei Zusatz von Ammoniumoxalat einen Niederschlag, und es bestehen demnach die Körnchen ebenfalls aus $CaCO_3$.

Die Untersuchung von Längsschnitten zeigt, daß es sich nicht eigentlich um eine Anzahl durch Bindegewebe voneinander gesonderter „Drüsen“ handelt, sondern um eine einheitliche Verdickung der Wand des Oesophagus. Das, was man als einzelne „Drüsen“ beschrieben hat, entspricht nur der äußerlich sicht-

baren Gliederung. In Wahrheit handelt es sich um einen mächtigen, im Bindegewebe der Oesophaguswand (Fig. 128 u. 129) zwischen Epithel und äußerer Muskel-

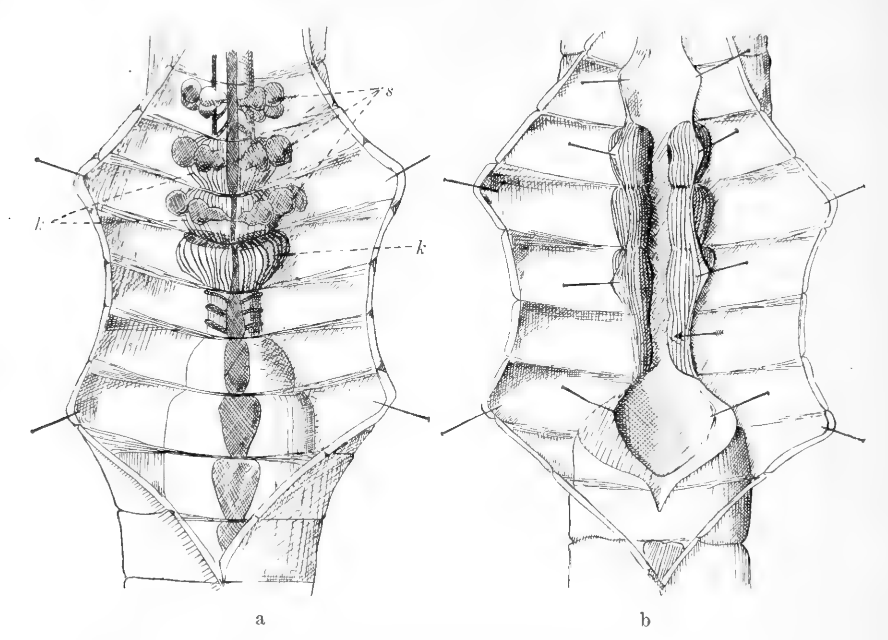


Fig. 128. *Lumbricus.* a Oesophagus mit den „Kalkdrüsen" (*k*) und den Samenblasen (*k*). b Oesophagus aufgeschnitten, um zu zeigen, daß die Kalkdrüsen nur Verdickungen der Wand darstellen (nach Combault).

schicht gelegenen periösophagealen Hohlraum, der vorn und hinten durch Oeffnungen mit dem Lumen des Oesophagus in Verbindung steht und, wie Querschnitte erkennen

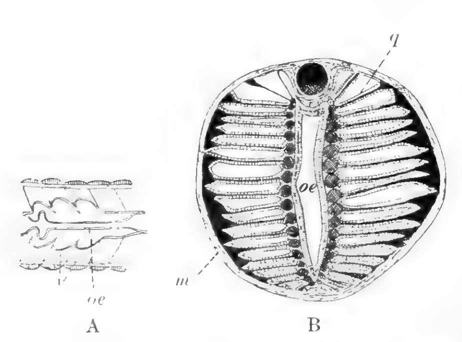


Fig. 129. *Helodrilus trapezoides.* A Querschnitt durch eine Morrensche Drüse. Man sieht das spaltförmige, vom Epithel umschlossene Lumen des Oesophagus (*oe*). Zwischen Epithel und Muskelschicht (*m*) befindet sich der von Lamellen durchzogene Hohlraum, der durch diese in einzelne Spalträume zerlegt wird, welche Kalk enthalten. Man erkennt die inneren, längsverlaufenden, im Querschnitt runden (schwarzen) Blutsinus mit den äußeren (unter der Muskelschicht) durch Querbrücken (*q*) verbunden. B Schematischer Längsschnitt durch das Vorderende des Tieres in der Gegend der Morrenschen „Drüsen", man sieht die Kommunikationsöffnungen des ausgebuchteten Hohlraumes mit dem Lumen des Oesophagus (*oe*) (nach Combault).

lassen, von parallel zueinander angeordneten Lamellen durchzogen wird. Die Speiseröhre selbst erscheint in dieser Gegend von beiden Seiten her abgeplattet. Es besteht demnach, wie schon Claparède erkannte, die „drüsige" Oesophaguswand aus lauter senkrecht zur Achse gerichteten Querblättern, deren jedes beiderseits mit einer einschichtigen Lage von Zellen bekleidet ist und im Innern einen Blutsinus enthält. Zwischen je zwei solchen Blättern entsteht demnach ein Hohlraum („Follikelraum"),

der mit der Kalkmilch erfüllt ist (COMBAULT, 21) [Fig. 129 A, B]. Außerordentlich auffallend und für die Funktion dieses merkwürdigen Organes von größter Wichtigkeit ist der enorme Blutreichtum desselben. Auf Querschnitten sieht man zunächst dicht unter der Epithelschicht des Oesophagus einen Kranz von längsverlaufenden Blutsinus, welche durch die schon erwähnten flachen, interepithelialen Radiärsinus mit den unregelmäßiger geformten, unter der Muscularis gelegenen äußeren, wieder längsverlaufenden Blutsinus in Verbindung stehen (Fig. 129 A).

Durch eine außerordentlich starke Entwicklung der Ringmuskellage ist der jenseits des Kropfes gelegene Muskelmagen ausgezeichnet.

Der für die Verdauung ohne allen Zweifel wichtigste, längste Abschnitt ist der Darm, dessen Epithel CLAPARÈDE als „ein mehrschichtiges Zylinderepithel mit länglichen Kernen“ beschreibt. Die freie Oberfläche desselben soll diesem Autor zufolge von einer „auf dem Querschnitt deutlich quergestreiften Cuticula“ überzogen sein. Er läßt es dahingestellt, „ob die Streifen von Porenkanälen oder von einer Zusammensetzung aus Stäbchen herrühren“.

Zu einem wesentlich verschiedenen Ergebnis gelangte später Miss GREENWOOD (54). Schon VEJDOVSKY und BENHAM haben angegeben, daß das Darmepithel des Regenwurmes ein Flimmerepithel ist, welches außerdem flimmerlose Drüsenzellen enthält, und GREENWOOD hat dies bestätigt. An jedem gut konservierten Querschnitt kann man sich ohne Schwierigkeit von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen. Die Drüsenzellen stellen keulenförmige Gebilde dar, deren Protoplasma namentlich bei Hungertieren dicht durchsetzt erscheint mit kleinen Körnchen, welche sich namentlich bei Sublimatbehandlung sehr gut erhalten. Sie finden sich am zahlreichsten im Bereiche des 25. bis etwa zum 50. Segment und sind an der Typhlosolis mehr entwickelt als an der übrigen Darmwand. Zwischen den Drüsenzellen finden sich dann noch langgestreckte Flimmerzellen und endlich solche, die an Stelle des Cilienbesatzes einen glatten hyalinen Cuticularsaum tragen. Da außerdem die Länge der Cilien bei verschiedenen Zellen sehr verschieden sein kann und sich auch Differenzen im Aussehen der Zellen in verschiedenen Verdauungszuständen nachweisen lassen, so vermutet GREENWOOD, daß die Cilien retraktil sind und völlig eingezogen werden können.

Auch C. SCHNEIDER (123) schildert im Darmepithel zwei Zellarten, „Nährzellen“ und „Drüsenzellen“, denen sich gelegentlich noch mesodermale Elemente (Lymphzellen) beigesellen, „die zum Teil mit Exkretstoffen beladen sind, welche in das Darmlumen entleert werden“. „Die Nährzellen (Fig. 130) sind schlanke, zylindrische Gebilde, die an der ventralen Darmseite die geringste Länge besitzen, im übrigen Bereich dagegen derart in der Länge variieren, daß schmale Falten entstehen, die an der eigentlichen Darmwand longitudinal, an der Typhlosolis fast zirkulär gestellt sind. In der Mitte der Falten sind die Zellen etwa um das Doppelte länger als am Boden der engen Furchen.... Immer ist die distale Endfläche der Zellen von gleicher Breite. Die Dicke der Zellen schwankt aber je nach dem Füllungszustand der Drüsenzellen und auch der Nährzellen selbst derart, daß entweder unter der Endfläche eine starke Verschmälerung vorliegt oder die Zelle fast rein zylindrische Gestalt aufweist. Die Zellen der eigentlichen Darmwand sind, wie es scheint, immer bewimpert; an der Typhlosolis werden Wimpern oft vermißt.

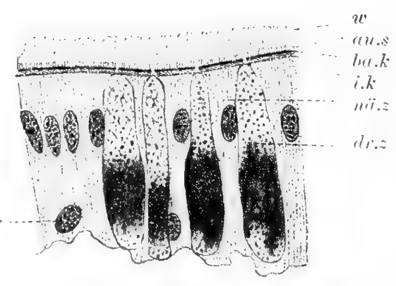


Fig. 130. *Eisenia rosea,* Stück des Enteroderms, *nä.z* Nährzelle, *dr.z* Drüsenzelle, *x* Lymphzelle (?), *w* Wimpern, *au.s* Außensaum, *ba.k* Basalkörner, *i.k* innere Körner (nach SCHNEIDER).

Auch in diesem Falle aber sind die Fußstücke vorhanden, die dann wie ein Stäbchensaum erscheinen. . . . Die Zellen sind oft durch ziemlich weite, helle Intercellularräume getrennt, wenn nämlich die Drüsenzellen sekretleer und dann stark eingeschrumpft sind."

Diese zeigen sehr wechselnde Form und Beschaffenheit. „Bei der Sekretentwicklung erscheinen sie zylindrisch, doch mit halsartig verdünntem peripheren Ende, das sich zwischen die verbreiterten Enden der Nährzellen einschiebt. Das Plasma zeigt wabigen Bau, und färben sich die Wabenwände lebhaft mit Eisenhämatoxylin. An stark gefüllten Zellen ist dann der untere Abschnitt fast völlig geschwärzt. In den Waben liegen helle Körner distal, oft in Menge dicht gehäuft. Sie nehmen bei Eisenhämatoxylinfärbung nur einen gelben Ton an. Bei Erfüllung des Zellendes kann hier ein Wabenwerk kaum oder nicht unterschieden werden. In anderen Fällen dagegen fehlen die Körner ganz, und man sieht nur die schwarzen Maschen. Die Zelle ist dann distal verschmälert." (C. Schneider.) Die Entleerung des Sekretes hat Schneider nicht beobachtet. „Sie muß sich ziemlich gleichzeitig bei allen Zellen abspielen, da oft ganz allgemein die Zellen völlig sekretleer sind und dann fadendünn erscheinen, ja manchmal überhaupt nicht sicher zu erkennen sind".

b) Nahrung und Nahrungsaufnahme.

In bezug auf diesen Punkt sind wir vorläufig auf die klassische Arbeit von Darwin (29) angewiesen, und ich werde im folgenden das Wesentlichste daraus wörtlich zitieren. Die Regenwürmer sind omnivor. Sie verschlingen eine enorme Masse von Erde, aus welcher sie jede verdauliche Substanz ausziehen. Wie aber schon Claparède bemerkte, scheint dies oft weniger zum Zwecke der Ernährung zu geschehen, als vielmehr zur Aushöhlung der Röhren, welche sie bewohnen. Darwin setzte einen Wurm auf die Oberfläche eines Topfes, der mit sehr feinem eisenschüssigen, durch Niederdrücken und Begießen sehr kompakt gemachten Sand gefüllt war. Erst nach 25 Stunden war es dem Wurm gelungen, sich völlig einzugraben, wobei er große Mengen von Sand verschluckte und noch während der Arbeit durch den After auswarf. Exkrementmassen von gleicher Beschaffenheit wurden wohl während des folgenden Tages fortdauernd aus der Röhre ausgeworfen. Darwin führt ferner an, daß auf einem Felde in der Nähe seiner Wohnung die Exkrementmassen oft aus fast reiner Kreide bestanden, die in geringer Tiefe unter der Oberfläche liegt. Es ist sicher sehr unwahrscheinlich, daß die Kreide wegen der Spuren organischer Substanz verschluckt sein sollte, die aus der ärmlichen, darüber liegenden Weide in dieselbe durchgesickert sein könnte. Es ergab sich ferner, daß ein durch den Zement und den zersetzten Mörtel zwischen einem alten Ziegelpflaster emporgeschaffter Exkrementhaufen fast zur Hälfte aus Körnern von Quarz, Glimmerschiefer, anderen Gesteinsarten und von Ziegeln oder Fliesen bestand, die sicherlich nicht als Nahrung verschluckt wurden. „Sobald nur immer ein Wurm bis zu einer Tiefe von einigen Fußen in nicht gestörtem, kompaktem Boden sich eingräbt, muß er sich seinen Durchgang durch Verschlucken der Erde erzwingen: denn es ist unglaublich, daß der Boden auf allen Seiten dem Drucke des Schlundkopfes nachgeben könnte, wenn derselbe innerhalb des Wurmkörpers vorgestoßen wird."

Auf der anderen Seite hält es Darwin aber auch für sicher, daß Regenwürmer, wie auch andere Anneliden, insbesondere *Arenicola*

piscatorum, die ungeheure Massen von Sand durch ihren Darm treibt und mit demselben nur spärliche, organische Nahrung aufnimmt, Erde auch zu dem Zweck verschlingen, um beigemengte nahrhafte Substanzen zu gewinnen. Auch HOFMEISTER (63) glaubt, daß der Regenwurm außer vermodernden Pflanzen auch noch humusreiche Erde als Nahrung aufnimmt, während V. HENSEN (62) dies höchstens für noch sehr C-reiche Blättererde zugeben will, den gewöhnlichen Humusboden aber für ungeeignet hält, den Würmern als genügende Nahrung zu dienen. Doch muß berücksichtigt werden, daß sich in solcher Erde sicher immer eine Menge lebender und toter tierischer und pflanzlicher Organismen, wie Eier, Larven, Bakterien, Sporen u. dgl., finden, welche wohl als Nährstoffe verwertet werden könnten. Vorwiegend scheinen halbverwelkte Blätter und Blüten verschiedener Art, sowie Blatt- und Blütenstiele verzehrt zu werden. Zu den besonderen Lieblingsspeisen soll nach PAULY (114) Meerzwiebel gehören. Wenn vor der Oeffnung einer Wohnröhre Salatblätter, Fleisch und Zwiebelstückchen fingerdick mit Erde bedeckt werden, so findet man am nächsten Morgen, daß die letzteren ohne Berührung der anderen Nahrungsstoffe allein verzehrt wurden. Aus einem Gemenge von Kohl, Lindenblättern, Pastinak und Sellerie werden die beiden Wurzeln deutlich bevorzugt. MORREN hat angegeben, daß die Würmer Stückchen Zucker und Süßholz fraßen. DARWIN befestigte des öfteren Stücke von rohem oder geröstetem Fleisch mit Nadeln auf der Oberfläche der Töpfe, welche Regenwürmer enthielten, „und Nacht für Nacht konnte man sehen, wie die Würmer an ihnen zerrten, wobei die Ränder der Stücke in ihren Mundhöhlen staken, so daß viel davon verzehrt wurde. Rohes Fett schien selbst rohem Fleische und jeder anderen Substanz, die ihnen vorgesetzt wurde, vorgezogen zu werden, und es wurde viel davon verzehrt. Sie sind Kannibalen, denn als die zwei Hälften eines toten Wurmes in 2 von den Töpfen gelegt wurden, wurden dieselben in die Wurmlöcher gezogen und benagt.“ Frisches Fleisch scheint nach DARWIN faulem vorgezogen zu werden. Vielfach ist die Meinung verbreitet, daß die Regenwürmer auch Pflanzenwurzeln abfressen und dadurch schädlich werden. HENSEN (62) bezweifelt dies wohl mit Recht. Es glückte ihm niemals, nachzuweisen, daß Wurzeln von den Würmern benagt werden. Auch der Darminhalt ließ niemals frische Pflanzenzellen erkennen.

Sehr interessant ist die Art und Weise, wie sich die Würmer derjenigen Gegenstände bemächtigen, die sie in ihre Röhren hineinziehen wollen. Blätter, die mit Nadeln an der Erdoberfläche festgesteckt wurden, suchen sie stets des Nachts in die Löcher zu ziehen. Wenn die Blätter zart genug sind, so werden dabei kleine Fragmente abgerissen oder abgesogen. „Sie ergreifen meist den dünnen Rand eines Blattes mit dem Munde, zwischen die vorspringende Ober- und Unterlippe; zu gleicher Zeit wird der dicke und starke Schlundkopf innerhalb des Körpers nach vorn geschoben, um für die Oberlippe einen Widerstandspunkt darzubieten. Wenn es sich um breite, glatte Gegenstände handelt, verfahren sie ganz anders. Nachdem das vordere zugespitzte Ende des Körpers mit einem Gegenstande dieser Art in Berührung gekommen ist, wird es in die anstoßenden Körperringe zurückgezogen.“ Man konnte dann sehen, daß dieser Teil ein wenig anschwoll, weil, wie DARWIN glaubt, der Schlundkopf ein wenig nach vorn geschoben wird. Dann soll durch Zurückziehen des letzteren

oder durch dessen Ausdehnung ein luftleerer Raum unterhalb des abgestutzten, schleimigen Endes des Körpers gebildet werden, während dasselbe noch mit dem Gegenstand in Berührung ist; dadurch hängen dann der Körper und Gegenstand fest miteinander zusammen. Für eine kräftige Saugwirkung spricht auch der Umstand, daß, wie Darwin einmal beobachtete, die Oberfläche eines welken Kohlblattes, welches ein darunter befindlicher Wurm fortzuziehen versuchte, direkt über dem Vorderende tief grubenförmig eingesogen wurde. Häufig bemerkte Darwin, „daß die Ränder von auf der Erde befestigten frischen oder nahezu frischen Blättern benagt wurden, und zuweilen war die Epidermis und das ganze Parenchym auf einer Seite über eine beträchtliche Strecke hin vollständig abgenagt; nur die Epidermis der entgegengesetzten Seite war ganz rein übriggeblieben. Die Gefäßbündel wurden niemals angerührt, und die Blätter wurden in dieser Weise oft zum Teil zu Skeletten umgewandelt. Da die Würmer keine Zähne haben und da ihr Mund aus sehr weichem Gewebe besteht, so darf angenommen werden, daß sie mittels Saugens die Ränder und das Parenchym frischer Blätter verzehren, nachdem dieselben durch die Verdauungsflüssigkeit erweicht worden sind.“ (? B.)

Im übrigen werden Blätter und andere Objekte nicht bloß als Nahrung in die Löcher gezogen, sondern auch zu dem Zwecke, um die Mündungen ihrer Röhren zu verstopfen, und es liegen gerade in dieser Richtung höchst interessante Beobachtungen von Darwin, sowie auch aus neuerer Zeit vor.

Darwin sucht den Grund dafür darin, daß sie sich vor Kälte, Nässe oder vor den Angriffen der Vögel schützen wollen. Es erscheint besonders beachtenswert, daß sie dabei immer außerordentlich zweckmäßig und scheinbar überlegt verfahren. Wollen sie z. B. ein Lindenblatt hereinziehen, so fassen sie es immer an der Spitze oder in der Nähe derselben und niemals am Stiel oder am Blattrande. Handelt es sich dagegen um ein Rhododendronblatt, welches an der Basis schmäler ist als an der Spitze, so fassen sie es am Stiel und an der Blattbasis. So ziehen sie auch z. B. Kiefernadeln stets an der gemeinsamen Basis in die Löcher. Darwin bot dann den Würmern auch Papierstückchen und fand, daß sie auch mit diesen höchst zweckmäßig verfahren. Sie fassen die länglichen Dreiecke fast immer am spitzesten Winkel, ohne etwa zuvor an den anderen stumpferen Ecken zu probieren. Darwin selbst gelangt auf Grund dieser an sich in der Tat überraschenden Beobachtungen zu der Schlußfolgerung, „daß die Würmer, obschon sie in der Stufenleiter der Organismen tief stehen, doch einen gewissen Grad von Intelligenz besitzen“. Neuere Versuche von E. Hanel (56) haben gezeigt, daß diese Auffassung nicht haltbar ist und daß es sich, wie in so vielen anderen Fällen, lediglich um einen komplizierten Reflexvorgang handelt.

Schneidet man ein Lindenblatt so zurecht, daß es nunmehr der Form nach zweckmäßig wäre, dasselbe an der Basis zu ergreifen (Nachahmung der Gestalt eines Rhododendronblattes oder der Kiefernadeln), so wird dasselbe doch stets an der Spitze ergriffen. Augenscheinlich handelt es sich hier um einen chemischen Reiz, bedingt durch die Differenzen zwischen Stiel oder Basis mit zahlreichen Rippen einerseits und eigentlichem Blatte anderseits. Erst wenn das Blatt ganz entfernt wird, packt der Wurm den Stiel, dann aber an seinem freien Ende. „Künstliche Lindenblätter“ werden im Gegensatz zu obigem häufiger an der Basis gefaßt. Wirkt hier also augenscheinlich ausschließlich ein chemischer Reiz, so läßt sich zeigen, daß in anderen Fällen (Kiefernadeln) Form- und chemische Reize sich kombinieren. Beseitigt man den Formreiz durch Zusammenbinden der Spitzen von Kiefernadeln, so wird stets die Basis ergriffen. Das gleiche Resultat erhält man, wenn man chemische Reize eliminiert (künstliche Nadeln), während ein ungleiches

Verhalten verschiedener Tiere den Wettkampf der beiden Reizarten kennzeichnet, der entsteht, wenn man die Kiefernadeln an der Spitze vereinigt, an der Basis aber trennt.

Die Wirkung reiner Formreize wird an Papierstückchen gezeigt. Auch hier ergibt sich eine gewisse Gesetzmäßigkeit, der allerdings keine absolute Gültigkeit zukommt. Auf Grund einer Reihe von Beobachtungen stellt HANEL die Hypothese auf, daß bei polygonalen Flächen der Einziehreflex ausgelöst wird, wenn das Tier an einer kurzen Seite — Spitze — langen Seite vorbeikriecht. Die folgende Spitze (im Dreieck der spitzeste Winkel) wird gefaßt, eine Reaktion, die auch dann eintritt, wenn sie der Zweckmäßigkeit beraubt wird. Kurz, von einer „psychischen Leistung" kann hier keine Rede sein und wenn bei Formreizen die Reaktion nicht ganz konstant ist, so glaubt HANEL den Grund dafür darin zu sehen, daß der Reflex noch nicht ganz „durchgezüchtet" ist. H. JORDAN hält diese letztere Annahme für unnötig. Da in der Natur der Formreiz, verglichen mit dem chemischen Reiz, eine sehr geringe Rolle zu spielen scheint, so ist die mangelhafte Funktion des isolierten Formreflexes an sich verständlich. Er empfiehlt, bei Wiederholung der Versuche mit Extrakten getränkte Papierstücke zu verwenden.

c) Der Verdauungsvorgang.

In bezug auf den eigentlichen Verdauungsprozeß sind wir leider trotz der Monographie DARWINS (29) nur sehr unvollständig unterrichtet, und es erscheint eine erneute Untersuchung dringend notwendig. Daß es sich im wesentlichen um extracellulare Verdauungsvorgänge handelt, kann füglich kaum bezweifelt werden, doch bleiben noch viele Punkte der Aufklärung bedürftig.

1. Der Verdauungssaft.

DARWIN gibt an, daß die Würmer hauptsächlich von halbverwelkten, zum Teil auch frischen Blättern leben, welche sie in die Mündungen ihrer Röhren hereinziehen, wie dies oben geschildert wurde. Sobald dies geschehen ist, sollen sie mit einer von dem Tier nach außen abgegebenen Flüssigkeit befeuchtet werden. „Wenn den Würmern, die in Gefangenschaft gehalten wurden, am Abend frische Blätter gegeben, und dieselben früh am nächsten Morgen untersucht wurden, daher nicht sehr viele Stunden, nachdem die Blätter in die Löcher gezogen worden waren, so zeigte die Flüssigkeit, mit der sie befeuchtet waren, bei der Untersuchung mit neutralem Lackmuspapier alkalische Reaktion". Dieselbe soll nach DARWIN frische oder noch nahezu frische Blätter rasch töten und entfärben. Er fand die Enden eines frischen Möhrenblattes, welches in eine Wurmröhre gezogen worden war, nach 12 Stunden dunkelbraun gefärbt. „Die Flüssigkeit wirkte auf Blätter von Sellerie, Rüben, Ahorn, Ulme, Linde, auf dünne Blätter von Epheu und Kohlblätter in ähnlicher Weise. Das Ende eines Blattes von *Triticum repens*, das noch an der wachsenden Pflanze hing, war in eine Höhle gezogen worden, und dieser Teil war dunkelbraun und abgestorben, während das übrige Blatt noch frisch und grün war. Mehrere aus Wurmröhren im Freien genommene Linden- und Ulmenblätter zeigten sich in verschiedenen Graden beeinflußt. Die erste Veränderung ist allem Anschein nach die, daß die Gefäßbündel schmutzig-rötlichorange werden. Die Zellen mit Chlorophyll verlieren dann zunächst mehr oder weniger voll-

ständig ihre grüne Farbe und ihr Inhalt wird schließlich braun. Die so affizierten Teile erschienen häufig durch den Lichtreflex beinahe schwarz.“ (Darwin.) „Große Blätter von einem an einer Mauer wachsenden Epheu waren so zäh, daß sie von den Würmern nicht benagt werden konnten, aber nach 4 Tagen waren sie durch die aus dem Munde der Würmer sich ergießende Absonderung in einer eigenartigen Weise affiziert. Die oberen Flächen der Blätter, über welche die Tiere gekrochen waren, waren in gewundenen Linien von einer entweder zusammenhängenden oder unterbrochenen Kette weißlicher und oft sternförmiger Flecken von 2 mm Durchmesser gezeichnet, als ob ein Insekt in denselben gegraben hätte.“ Auf Schnitten ließ sich erkennen, daß die Chlorophyllkörner an den betreffenden Stellen ohne Zerstörung der Zellwände mehr oder weniger entfärbt waren, und einige der Palisaden- und Mesophyllzellen enthielten nichts als zerbröckelte, körnige Massen. Auch V. Hensen (62) macht ganz analoge Angaben. Er findet die in eine Wurmröhre hineingezogenen Teile von Blättern „feucht und stark mazeriert“, läßt es aber dahingestellt, inwieweit dabei „der Mundsaft des Wurmes mithilft“; „jedenfalls geht die Mazeration rasch vor sich, denn man findet die freien Teile noch grün und gelb, während die in der Erde steckenden völlig im Zerfall begriffen sind. Erst in diesem mazerierten Zustande werden die Pflanzen vom Wurm verzehrt, man findet die deutlichsten Spuren, daß er daran nagt, und nach einigen Tagen ist das Mahl beendet.“ (Hensen.)

Darwin ist geneigt, die geschilderten Wirkungen der nach außen entleerten Flüssigkeit auf Pflanzenteile als eine Art vorläufiger oder vorbereitender Verdauung außerhalb des Darmkanales anzusehen, um so mehr als er sich überzeugt zu haben glaubt, daß jener Saft, indem er in die Zellen eindringt (?), nicht nur das Chlorophyll entfärbt, sondern auch etwa vorhandene Stärkekörner aufzulösen vermag. Darwin gibt an, daß künstlicher Pankreassaft in ganz ähnlicher Weise auf pflanzliche Gewebe wirke, und hält sich daher, gestützt auf gleich zu erwähnende Beobachtungen von L. Fredericq, für berechtigt, die von den Würmern entleerte Flüssigkeit für eine dem Pankreassekret in ihren Wirkungen im wesentlichen entsprechende Verdauungsflüssigkeit zu halten.

Es ist nicht zu verkennen, daß die Gründe, welche der große englische Naturforscher für diese seine Meinung geltend machte, kaum als stichhaltig gelten können und vor allem keinen Rückschluß auf einen etwaigen Enzymgehalt jener Flüssigkeit gestatten. Dennoch dürfte Darwin wohl insofern Recht behalten, als es sich um ein nach außen entleertes Sekret handelt, welches, wie er meint, für grüne Blätter „giftig“ oder doch „im hohem Grade schädlich“ ist. Die Frage ist nur die, woher stammt diese Absonderung. Wenn Darwins Voraussetzung richtig wäre, so könnte es sich nur um das Sekret des eigentlichen „Darmes“ handeln. Freilich erscheint es auffallend, daß das Sekret eines so weit rückwärts gelegenen Teiles des Verdauungstraktes durch den Mund soll entleert werden können. Indessen werden wir bei den Insekten solche Fälle kennen lernen. Krukenberg gibt an, daß innerhalb der ersten 6 Segmente im Verdauungsrohr (also dem Schlund entsprechend) eine reichliche Schleimsekretion erfolgt, die, wie er sich ausdrückt, „möglicher-

weise an spezifische Drüsen gebunden ist". Wie CLAPARÈDE (20) beschreibt, finden sich zwischen den Muskelfasern des Schlundkopfes regellos zerstreute Zellen, die mit Nervenzellen Aehnlichkeit haben und deren Deutung als „Speicheldrüsenzellen" er deshalb in Zweifel zieht. VOGT und YUNG heben jedoch hervor, daß sie den einzelligen, in der gleichen Körperregion bei anderen Würmern verbreiteten Drüsen sehr gleichen, und obschon sie Ausführungsgänge nicht finden konnten, so halten sie es doch nicht für unmöglich, „daß sie die schleimige Substanz absondern, mittels welcher der Wurm seine Nahrungsstoffe durchfeuchtet" (135, I, p. 463). Auch nach v. FÜRTH werden die halbzerfallenen und mit Hilfe des Speichelsekretes mazerierten Blätter in den Magendarm aufgenommen. KÜKENTHAL (85) gibt an, daß an Querschnitten fixierter Würmer „die im Lumen, der Mundhöhle und des Schlundkopfes befindlichen Zellen vielfach von einem hellen Sekret umgeben sind, welches wohl den Drüsen entstammen dürfte, die sich an dieser Gegend des Nahrungskanales befinden".

Schon vor langen Jahren hat L. FREDERICQ (34) Verdauungsenzyme im Körper des Regenwurmes nachgewiesen. Ziemlich gleichzeitig machte auch KRUKENBERG (78—81) entsprechende Mitteilungen. FREDERICQ erhielt dadurch, daß er zerkleinerte Regenwürmer mehrere Stunden unter Alkohol beließ und dann den lufttrockenen Rückstand nach Abgießen des Alkohols pulverisierte und mit Wasser extrahierte, Auszüge, welche sowohl bei neutraler, wie insbesondere bei alkalischer Reaktion Fibrin (bei 40° C) schon nach 1—2 Stunden lösten, wobei in der Lösung „Peptone" nachweisbar waren. Bei saurer Reaktion (6—12 ccm rauchende HCl auf 1 l Wasser) wurde das Fibrin entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen und nach langer Zeit verdaut. Es handelt sich also anscheinend um eine dem Trypsin verwandte Protease. Bei Versuchen mit dem nach Möglichkeit isolierten Darm ergab sich, daß nur der Abschnitt des ganzen Verdauungstraktes, der durch die umhüllenden Chloragogenzellen gelb gefärbt erscheint, bei Extraktion mit Wasser eine verdauungskräftige Lösung liefert. Die betreffenden Partien von einigen größeren Exemplaren, mit etwas Wasser verrieben, gaben eine schwach alkalische Flüssigkeit, welche Fibrin prompt verdaute. Auf Stärke wirkten die Extrakte rasch verzuckernd.

KRUKENBERG fand den Anfangsteil des Verdauungstraktus bis zum 10. oder 12. Segment vollkommen frei von Enzymen; auch in dem Kaumagen, dem er nur eine Bedeutung „für die Fortbewegung der Darmcontenta" zuschreibt, existiert nichts davon. Der alkalisch reagierende Darminhalt soll neben Diastase (Amylase) ein kräftig wirkendes peptisches sowie tryptisches Enzym enthalten, von welchen aber letzteres allein zur Wirkung kommt. Wir werden später noch mehrfach ähnlichen Behauptungen von KRUKENBERG begegnen, die sich in allen Fällen, wo eine Nachprüfung vorgenommen wurde, als falsch erwiesen haben (siehe S. 204). Es handelt sich sicher auch hier nur um eine einheitliche Protease von tryptischem Charakter. Erwähnt sei noch, daß schon KRUKENBERG der Nachweis von Tryptophan gelungen ist, was ich durchaus bestätigen kann. Was er dann noch weiter über die angebliche Entstehung des Trypsins in der „Lumbricidenleber" (d. h. den Chloragogenzellen) sowie über die Bedeutung dieser letzteren sagt, läßt an Unklarheit und Kritik-

losigkeit nichts zu wünschen übrig und darf hier füglich übergangen werden.

Mit den Angaben L. Fredericqs stimmen im wesentlichen auch die Beobachtungen von Willem und Minne (141) überein, deren Originalarbeit mir leider nicht zugänglich war. Aus dem Zoologischen Jahresbericht für 1899 entnehme ich, daß die genannten Forscher das Sekret der Mitteldarmzellen (einzellige Drüsen) bei alkalischer Reaktion auf Fibrin gut wirksam fanden, weniger bei neutraler, fast gar nicht bei saurer. Auch die Drüsen des Pharynx (?) und die kleineren, ähnlich gebauten des Oesophagus (?) sollen schon ein in alkalischer Lösung Fibrin verdauendes Enzym produzieren. Im Darm erfolgt auch Saccharifizierung von Stärke.

Aus neuerer Zeit liegen über Fermente des Regenwurmes noch Untersuchungen von E. J. Lesser und E. W. Taschenberg (91) vor. Die Verarbeitung der Tiere geschah in der Weise, daß aus dem frisch getöteten Tiere der Darm möglichst in seiner ganzen Ausdehnung herauspräpariert, dann möglichst fein zerrieben und etwa 24 Stunden unter reichlichem Toluolzusatz mit Wasser extrahiert wurde. Auch der übrig bleibende Hautmuskelschlauch wurde nach Entfernung der anhängenden Organe fein zerkleinert und mit Toluolwasser bei Zimmertemperatur extrahiert. Nach dem Filtrieren bilden die Darmextrakte eine gelbliche, manchmal opaleszierende Flüssigkeit, welche auf Lackmus amphoter reagiert, indes etwas stärker sauer als alkalisch; einige der Exktrakte reagierten nur schwach sauer. Sie wirkten auf Fibrin sowohl bei schwach alkalischer (Soda) wie auch bei schwach saurer (HCl) Reaktion kräftig schon bei Zimmertemperatur. Der Charakter der Protease ergibt sich sehr klar aus der folgenden Tabelle. Es wurden je 1 ccm Darmextrakt mit 2 ccm Wasser verdünnt und mit je 1 g rohem Fibrin angesetzt.

Zerfallen nach Stunden	Temperatur	Reaktion
5	Zimmer	amphoter
$3^1/_2$	37 °	
20	Zimmer	sauer durch 1 ccm $^1/_{10}$ n. HCl
$28^1/_2$	37 °	
$4^1/_2$	Zimmer	schwach alkalisch durch 1-proz. $NaHCO_3$
$3^1/_2$	37 °	

Man sieht, wie die Wirkung der Protease durch HCl-Zusatz gehemmt, aber nicht aufgehoben wird, und wie dies noch deutlicher bei höherer Temperatur hervortritt, während bei alkalischer oder amphoterer Reaktion die Wirkung durch Wärme merklich beschleunigt wird.

Abderhalden und R. Heise (1) haben neuerdings auch das Vorhandensein eines peptolytischen Enzymes im Darme des Regenwurmes nachgewiesen. Beim Einhängen des aufgeschnittenen und sorgfältig entleerten Darmes in eine 50-proz. Lösung eines aus Seide dargestellten tyrosinreichen Peptons (Pepton „Roche“) bedeckte sich die Schleimhaut schon nach wenigen Stunden mit reichlichen Tyrosinkristallen (bei 37 ° und Zusatz von Toluol).

Stets ließ sich auch eine deutliche diastatische Wirkung nachweisen; wurde zu dem Darmextrakt die gleiche oder doppelte Menge 1—2-proz. Stärkekleister zugesetzt, so lieferte schon nach wenigen Stunden die TROMMERsche Probe eine kräftige Reduktion. Der gebildete Zucker wurde als Maltose bestimmt. In gleicher Weise wie auf Amylase wurde auch auf ein Glykogen invertierendes Enzym geprüft, und zwar in allen Versuchen mit Erfolg. Die kürzeste Zeit, in der die Hydrolyse eintrat, betrug 2 Stunden bei Zimmertemperatur. Es konnte ferner in der Mehrzahl der Fälle, allerdings nicht immer, Invertin nachgewiesen werden.

DARWIN hatte seinerzeit vorausgesetzt, daß die Regenwürmer auch Cellulose verdauen müßten, um so mehr als es bekannt ist, daß die abgefallenen Blätter, welche angeblich die Hauptnahrung der Würmer bilden, von Eiweißkörpern und Stärke fast frei sind und daher ganz vorwiegend aus Cellulose bestehen. LESSER und TASCHENBERG fahndeten daher auch nach einer „Cytase“, aber stets vergeblich. Sie brachten Blattstückchen der Roßkastanie in den Darmextrakt, konnten aber auch nach 4 Tagen keinerlei Veränderungen der Zellwände nachweisen. Auch Blattstückchen von Sellerie, die 2 Stunden im LINTNERschen Druckfläschchen auf 130° erhitzt waren, wurden durch den Darmextrakt in keiner Weise verändert. Endlich brachten sie auch lebenden Tieren, welche auf Kork aufgespießt waren, in den eröffneten Darm an verschiedenen Stellen unterhalb des Clitellums feine, mit dem Rasiermesser hergestellte Schnitte von Selleriestengeln. Nach 12—24 Stunden wurden dann die Stückchen wieder aus dem Darm herausgenommen und mikroskopisch untersucht. Die Zellwände waren völlig erhalten und zeigten keinerlei Arrosion. „Gegen das Vorhandensein einer Cytase sprechen auch Beobachtungen am intakten Tier. Man findet stets in dem Erdkot der Würmer Ueberreste pflanzlichen Materials, welche mikroskopisch deutlich die Zellwände unverletzt erkennen lassen. Hält man ferner die Würmer auf Fließpapier, so fressen sie verhältnismäßig große Mengen davon, die indes scheinbar unverändert wieder abgehen.“ (LESSER und TASCHENBERG.) Wir werden später noch in vielen Fällen sehen, daß ungeachtet ausschließlicher Pflanzennahrung vielen wirbellosen Tieren, ja man darf wohl sagen in der großen Mehrzahl der Fälle, Cellulose-verdauende Enzyme vollständig fehlen. Es müssen dann entweder andere Mittel und Wege gegeben sein, um Zellmembranen zu zerstören (Bakterien) oder es werden überhaupt nur mechanisch verletzte (eröffnete) Zellen ausgenützt.

Auch eine Lipase (fettspaltendes Enzym) konnten LESSER und TASCHENBERG (l. c.) im Darmextrakt der Regenwürmer nachweisen. Durch Zusatz desselben zu mit Lackmus blaugefärbter Milch wurde diese bei Zimmertemperatur schon nach 3 Stunden deutlich rot. Kontrollversuche mit vorher gekochtem Extrakt blieben immer unverändert.

Aus allen diesen Beobachtungen geht übereinstimmend hervor, daß das Darmsekret des Regenwurmes tatsächlich in seinen Wirkungen dem Pankreassafte ziemlich entspricht und daß speziell die darin enthaltene Protease tryptischen Charakter zeigt, wie dies bei den Wirbellosen fast ausnahmslos der Fall zu sein scheint.

2. Das Verhalten der Darmzellen.

Die Beschaffenheit der gewöhnlichen Nahrung (Blattstückchen und andere vegetabilische Partikel) sowie der Umstand, daß dieselben, in der Regel mit großen Mengen Erde vermischt, den Darm erfüllen, macht es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß die Verdauung sich beim Regenwurm im wesentlichen im Darmlumen, d. h. extracellulär abspielt. Dafür spricht auch die von Greenwood festgestellte Tatsache, daß das Aussehen der einzelligen Drüsen des Darmes sich in auffälliger Weise ändert, je nachdem der Wurm hungert oder in Verdauung begriffen ist. Ersterenfalls treten dieselben infolge der reichlich vorhandenen Sekretgranula besonders deutlich hervor, während sie nach der Entleerung oft kaum wahrnehmbar sind.

Gleichwohl liegen Angaben vor, denen zufolge die Darmepithelzellen, und zwar speziell die flimmernden Elemente, die Fähigkeit besitzen, feste Partikel aufzunehmen und dann wohl auch zu verdauen. Kükenthal fütterte Regenwürmer mit einem Gemisch von Erde und feingeriebenem Karmin oder Indigo. Querschnitte der entsprechend fixierten Tiere zeigten dann das Epithel der Mundhöhle und des Schlundkopfes an der dem Lumen zugekehrten Seite zart rosa gefärbt.

Im Darme selbst geht eine Aufnahme der Körnchen von seiten der Darmzellen vor sich. Kükenthal will sich mit Sicherheit davon überzeugt haben, daß solche als Einschlüsse des Darmepithels auftreten. „Diese Körnchen zeigen dieselbe eckige Form, wie im Darmlumen, sind aber bedeutend heller geworden. Einzelne Bilder weisen unzweideutig darauf hin, daß Darmzellen Fortsätze in das Darmlumen auszustrecken vermögen, daß sie sogar aus dem Epithelverband austreten können und ins Darmlumen hineinwandern, und daß sie dann wieder mit Nahrung, in diesem Falle Karminkörnchen, beladen in Reih und Glied treten.“ . . . „Es zeigten sich solche Darmzellen mit Fortsätzen, es zeigten sich losgelöste Darmzellen im Darmlumen, es zeigten sich ferner Lücken im Epithel von der Breite und Tiefe einer Darmzelle.“ (Kükenthal.) Leider hat Kükenthal keine Abbildungen gegeben, so daß man über die Natur jener „Fortsätze“ im unklaren bleibt. An einer anderen Stelle spricht er allerdings von „amöboïd werdenden Darmzellen“, so daß wohl kaum bloß die Cilien gemeint sein können.

Die von Miss Greenwood (54) nachgewiesene Veränderlichkeit der cilienähnlichen Zellfortsätze könnte wohl als Stütze der Anschauung Kükenthals gelten, zumal sich ergab, daß das Auftreten von Fetttröpfchen in den „Nährzellen“ in der Regel mit dem Fehlen der Cilien Hand in Hand geht; Greenwood nimmt denn auch an, daß gewisse Flimmerzellen mit „retraktilen Cilien“ imstande sind, feste Partikel aufzunehmen (namentlich im Bereich der Typhlosole). Es erscheint mir aber sehr fraglich, ob gerade das Auftreten von Fetttröpfchen als ein Beweis hierfür angesehen werden kann, namentlich wenn man die entsprechenden Verhältnisse bei anderen Wirbellosen und Wirbeltieren berücksichtigt. Weitere Versuche in dieser Richtung erscheinen jedenfalls dringend erforderlich.

3. Die Exkremente.

In bezug auf die Exkremente des Regenwurmes wurde schon erwähnt, daß dieselben fast immer sauer reagieren. Nach Hensen (62) stehen sie in bezug auf ihre qualitative Zusammensetzung zweijähriger Lauberde sehr nahe. „Neben vielen Sandkörnern und braunen organischen Bröckeln finden sich einzelne zusammengefallene, braunwandige Pflanzenzellen und nicht selten Epidermisfetzen von 10 oder mehr zusammenhängenden Zellen.“ Hensen fand in Exkrementen aus den Röhren 0,14 Proz. N, während Gilbert (43) den Stickstoffgehalt zu 0,35 Proz. angibt. Darwin berechnet, daß das von den Regenwürmern in manchen Gegenden im Laufe eines Jahres produzierte N-Quantum doppelt so groß, als die Gesamtmenge des in gewöhnlichem englischen Wiesenboden enthaltenen Stickstoffes ist. R. Kobert (73) dagegen, der neuerdings wieder die Exkremente der Regenwürmer chemisch untersuchte, fand dieselben „reich an organischen Bestandteilen, die zum Teil dem Darmkanal der Tiere entstammten und dem Erdkote meist eine alkalische Reaktion gaben“. Unter den organischen Bestandteilen scheinen auch Salze flüchtiger Säuren zu sein, denn Kobert konnte durch Destillieren des Erdkotes mit Weinsäure ein saures Destillat gewinnen, welches unter anderem auch Ameisensäure enthielt.

Die Regenwürmer haben in der Erdgeschichte ohne Zweifel eine wichtige Rolle gespielt. In fast allen feuchten Gegenden sind sie außerordentlich zahlreich. In vielen Teilen Englands passiert nach Darwin ein solches Quantum von Erde ihre Eingeweide, daß man annehmen kann, die ganze oberflächliche Schicht der Ackererde wandere im Laufe weniger Jahre durch ihren Körper und werde darin mit den Sekreten des Darmes gemischt. „Es ist eine merkwürdige Ueberlegung“, sagt Darwin, „daß die ganze oberflächliche Schicht der Ackererde den Leib der Würmer bereits durchwandert hat und es im Laufe von einigen Jahren immer und immer wieder tun wird. Der Pflug ist eine der ältesten und wertvollsten menschlichen Erfindungen, aber lange bevor er existierte, wurde das Land durch die Regenwürmer gepflügt. Es ist zweifelhaft, ob es viele Tiere gibt, die eine so wichtige Rolle in der Erdgeschichte gespielt haben, wie diese niedrig organisierten Geschöpfe.“

Wollny hat neuerdings (143) die Frage über die Abhängigkeit der Fruchtbarkeit der Ackerkrume von der Tätigkeit der Regenwürmer experimentell geprüft, indem er gleiche Mengen gleich beschaffener Erde in glasierte Töpfe oder Holzkästen brachte, die bis an den Rand in Erde eingegraben waren. In die einen wurden Regenwürmer gesetzt, die anderen blieben frei. In jedes Paar von Behältern wurden gleich viel Samen derselben Pflanze gesät und ganz gleich behandelt. Das Resultat war, daß die Pflanzen in allen Versuchen schon von jüngeren Entwicklungsstadien ab in der mit Würmern besetzten Erde ein kräftigeres Wachstum zeigten, als jene in wurmfreier Erde. In keinem Falle hatten dieselben durch die Würmer irgendwelche Beschädigung erlitten. Die Vergleichung der Erträge ergab immer eine beträchtlich größere Fruchtbarkeit des wurmhaltigen Bodens. Wollny zeigte, daß dies nur den teils mechanischen, teils chemischen Veränderungen des Bodens durch die Würmer zuzuschreiben ist. Durch vergleichende Untersuchungen über den Gehalt der wurmhaltigen und wurmfreien Erden an NH_3, HNO_3 und löslichen Mineral-

salzen konstatierte Wollny, daß die Menge der löslichen Mineralstoffe in der mit Würmern versehenen Erde größer war als in der wurmfreien.

4. Die Kalkdrüsen.

Einer besonderen Besprechung bedürfen noch die sogenannten „Kalkdrüsen“ des Oesophagus, über deren eigentliche Funktion bis vor kurzem große Unklarheit herrschte. Es sind, wie schon Darwin bemerkte, fast ebensoviele Theorien über ihren Nutzen vorgebracht worden, wie es Beobachter gegeben hat. Claparède glaubte, daß die Kalkkonkretionen eine ähnliche Bedeutung hätten, wie die von körnerfressenden Vögeln verschluckten Steinchen, d. h. die mechanische Zerkleinerung der verzehrten Pflanzenteile im Muskelmagen unterstützten, eine Ansicht, die anscheinend unterstützt wird dadurch, daß sich bei den Urochäten und einigen anderen Gattungen, welche keine größeren Kalkkonkremente besitzen, die entsprechenden Drüsen erst jenseits des Muskelmagens in den Darmkanal öffnen. Darwin selbst hält sie für Exkretionsorgane, dazu bestimmt, den überschüssigen Kalk auszuscheiden, den die Würmer mit abgefallenen Blättern aufnehmen. Es ist bekannt, daß Kalk fortdauernd in den Blättern aufgehäuft wird, ohne, wie verschiedene andere anorganische und organische Stoffe, aus denselben auszuwandern, ehe sie abfallen. Die Asche eines abgefallenen Akazienblattes enthält bis zu 72 Proz. Kalk. Der Organismus der Würmer müßte also mit Kalk überhäuft werden, wenn er nicht über ein spezielles Mittel zur Ausscheidung desselben verfügte. Dies sollen nun die Kalkdrüsen leisten. Es ist hiergegen zu bemerken, daß bei weitem die Hauptmasse des Kalkes im abgefallenen Laub als Oxalat enthalten ist, welches doch wohl als solches mit den Exkrementen zur Ausscheidung kommen könnte. Es ist nicht anzunehmen, daß das Oxalat erst wieder in kohlensauren Kalk umgewandelt und als solcher durch Drüsen ausgeschieden wird.

Außerdem glaubt aber Darwin, dem abgesonderten Calciumkarbonat eine Bedeutung für den Verdauungsprozeß zuschreiben zu dürfen, und andere haben sich dieser Meinung angeschlossen (Robinet, 120). Es ist bekannt, daß bei der Zersetzung vegetabilischer Substanzen eine Menge organischer Säuren entsteht, die unter der Bezeichnung „Humussäuren“ zusammengefaßt werden, auch reagiert der Zellsaft frischer Pflanzenteile meist sauer. Da nun der Verdauungssaft der Regenwürmer, wie wir gesehen haben, vorwiegend bei alkalischer Reaktion wirkt, so lag der Gedanke nicht fern, die Bedeutung des von den in Rede stehenden Organen in so reichlicher Menge abgesonderten Kalkes in der Neutralisation jener Säuren zu erblicken.

Für die Beurteilung dieser Frage wäre es wichtig, die Reaktionsverhältnisse in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungskanales genau zu kennen. Die vorliegenden Angaben hierüber sind leider recht schwankend. Als sicher darf gelten, daß der Saft, welchen die Würmer durch den Mund entleeren, zum Zwecke der Vorbereitung der Blätter für deren Aufnahme, alkalisch reagiert. Darwin fand in einem Falle den Inhalt des Kaumagens „unbedeutend sauer“, den des oberen Darmabschnittes „deutlicher sauer“. In einem anderen Falle war der Inhalt des Schlundkopfes nicht sauer, der des

Kaumagens nur zweifelhaft, während der des Darmes in einer Entfernung von 5 cm unterhalb des Kaumagens deutlich sauer war (für Lackmus). KRUKENBERG fand den Inhalt des Oesophagus „bisweilen von deutlich saurer Beschaffenheit" und bezieht dies auf das Vorhandensein von Humussäuren; dagegen spricht er von alkalisch reagierendem Darminhalt. Es würde sehr wesentlich sein, die Reaktion bei Verabreichung einer Nahrung zu untersuchen, welche nicht selbst Säuren enthält, wie dies bei humusreicher Erde der Fall ist (Papier, Stärke u. a.). Immer wurden, mit wenigen Ausnahmen, die ausgeworfenen Exkremente sauer gefunden (DARWIN).

„Es scheint", sagt DARWIN, „in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, daß die unzähligen kalkführenden Zellen (?), welche aus den 4 hinteren Drüsen in den Verdauungskanal der Würmer ergossen werden, dazu dienen, die in diesem von den halbzersetzten Blättern erzeugten Säuren mehr oder weniger vollständig zu neutralisieren." ... „Da sie aber nicht immer hinreichen, den Inhalt auch nur des oberen Teiles des Verdauungskanals zu neutralisieren, so wird vielleicht der Kalk in dem vorderen Drüsenpaar zu Konkretionen aggregiert, damit etwas davon in die hinteren Teile des Darmkanales gebracht werde, wo diese Konkretionen zwischen den sauren Inhaltsteilen umhergerollt werden. Die in den Därmen und in den Exkrementen gefundenen Konkretionen haben häufig ein abgenutztes Aussehen; ob dies aber die Folge eines gewissen Grades von Abreibung oder von chemischer Korrosion ist, konnte nicht angegeben werden." (DARWIN.)

HARRINGTON (57) unterzog in der Folge die Theorie DARWINS einer experimentellen Prüfung. Wenn wirklich die MORRENschen „Drüsen" dazu bestimmt wären, überschüssigen Kalk auszuscheiden, so müßte sich dies voraussichtlich zeigen, wenn besonders reichliche Kalkmengen aufgenommen werden. Um den sphäritischen Kalk des Organes von dem mit der Nahrung gereichten unterscheiden zu können, wurden mikroskopisch kleine Rhomboëder verfüttert. Wider Erwarten fand sich dann aber die Kalkmenge der MORRENschen Drüsen eher vermindert, als vermehrt. Wurde andererseits die Nahrung stark sauer gemacht, so fanden sich in dem Organ erheblich *mehr* Kalkkonkremente als sonst. Aus diesen Befunden schließt HARRINGTON, daß die Bedeutung der „Drüsen" im Sinne der zweiten Annahme DARWINS darin zu suchen sei, daß sie $CaCO_3$ bilden, um die mit der Nahrung eingeführten Säuren zu neutralisieren. Eine ganz wesentlich verschiedene Auffassung vertritt COMBAULT (21), indem er das ganze periösophageale Organ der sogenannten MORRENschen Drüsen als *Atmungsorgan* (*innere Kiemen*) deutet. Die Bildung von $CaCO_3$ würde ihm zufolge nur der Fixierung der im Stoffwechsel der Tiere gebildeten Kohlensäure dienen, welche denselben leicht schädlich werden könnte, wenn sie in tieferen Erdschichten zu leben gezwungen sind.

Anhang: Die „Chloragogenzellen" und ihre Beziehung zur Verdauung und Resorption.

1. Anatomisches.

Es ist hier der Ort, von einer sehr eigenartigen Zellformation zu sprechen, welche bei vielen *Anneliden*, besonders in der nächsten Umgebung des Magendarmes, reich entwickelt vorkommt, über deren

physiologische Bedeutung aber die Ansichten noch immer sehr auseinandergehen. Speziell beim Regenwurm findet man den Darm umhüllt von einer dicken braungelben Masse, die eine Zeitlang als „Leber“ gedeutet wurde und aus Zellen besteht, welche Morren als „Chloragogenzellen“ bezeichnete. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß es sich hier um zellige Elemente handelt, welche die Leibeshöhle auskleiden und die mit dem Darmlumen in keinem direkten Zusammenhang stehen, dennoch aber für die Resorption und Weiterverbreitung der resorbierten Nährstoffe von Bedeutung zu sein scheinen. In anderen Fällen (Hirudineen) kleiden ganz ähnliche Zellen ein Lakunensystem von oft großer Kompliziertheit aus, welches, wie früher schon erwähnt wurde, hier der Leibeshöhle entspricht.

Schon Leydig (97) beschreibt bei *Clepsine* ein solches Lakunensystem, welches aus einer Medianlakune und zwei Seitenlakunen zusammengesetzt erscheint. Die erstere durchzieht den ganzen Körper vom Kopf bis zum hinteren Saugnapf (Fig. 131) und zerfällt in der Gegend, wo der Magen seitliche Aussackungen

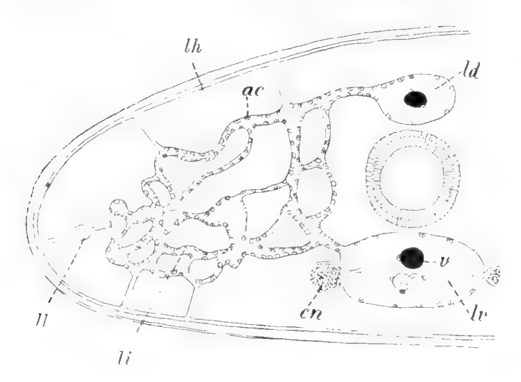


Fig. 131. Schematischer Querschnitt durch eine *Clepsine*. *lv* Ventrallakune mit dem Bauchgefäß (*v*); *cn* Nephridien. *ld* Dorsallakune mit dem Rückengefäß, *li* Intermediärlakunen, *ll* Laterallakune, *lh* Hypodermallakune, *ac* Chloragogenzellen („cellules acides“ Kowalewskys) (nach Kowalewsky).

hat, in eine Dorsal- und eine Ventrallakune. Die beiden Seitenlakunen, welche an beiden Rändern des Körpers gelegen sind, bleiben in der ganzen Länge einfach. Zwischen der Medianlakune und den Seitenlakunen liegen ein Paar Zwischenlakunen. Die Dorsallakune steht an vielen Stellen mit der Ventrallakune in geräumiger Verbindung. Ebenso stehen die Laterallakunen mit den Zwischenlakunen und diese mit der Ventrallakune in offener Kommunikation. Außerdem besteht bei vielen Clepsinen ein System von Ringlakunen, welche dicht unter der Epidermis rings um den Körper verlaufen. Die dorsale Lakune enthält nur das Dorsalgefäß, während die Ventrallakune bedeutend größer ist und außer der Ganglienkette auch das Bauchgefäß umfaßt. An der Stelle, wo die Blindsäcke des Darmes aufhören, vereinigen sich die beiden Lakunen wieder zur medianen. Von hier an liegen der Darm, das Bauchmark und die zwei Blutgefäße wieder in einer einheitlichen Medianlakune bis zum Saugnapf. Bei einigen Arten umhüllt die Medianlakune den Darm mit seinen sämtlichen Blindsäcken gänzlich und es kommt in solchen Fällen die Trennung der dorsalen und ventralen Lakunen überhaupt nicht zustande. Diese Lage des Darmkanals (mit Ausnahme der Seitentaschen) im Innern der Medianlakune spricht durchaus zugunsten der Cölomnatur der Lakunen.

Während bei *Nephelis* die zwei seitlichen Blutgefäße nachweislich in offener Kommunikation mit der Ventrallakune stehen (A. Graf, 45), soll nach Oka (111) bei *Clepsine* keinerlei Zusammenhang zwischen Lakunen- und Blutgefäßsystem bestehen.

Von ganz besonderem Interesse sind nun gewisse zellige Elemente, welche teils

frei im Innern der Lakunenräume, teils an der Wand festsitzend sich finden. OKA (111) beschreibt dieselben bei *Clepsine* als Zellen von ansehnlicher Größe (20—25 μ), welche neben typischen amöboïden Blutkörperchen in der Lakunenflüssigkeit schwimmen. Im frischen Zustande sind die Zellen rund oder oval und zeigen angeblich keine selbständige Bewegung. Sie haften ursprünglich alle an der Wand, werden aber später zum Teil frei.

Eine sehr eingehende Schilderung der im Inhalt der Lakunen vorkommenden Zellen verdanken wir KOWALEWSKY (74). Es handelt sich dabei zunächst um Blutzellen (Leukocyten) mit ausgeprägt phagocytären Eigenschaften, welche Bakterien oder Farbstoffkörnchen (Tusche, Karmin) sofort aufnehmen und ersterenfalls auch verdauen (Fig. 132). Neben diesen finden sich aber noch viel größere Zellen in

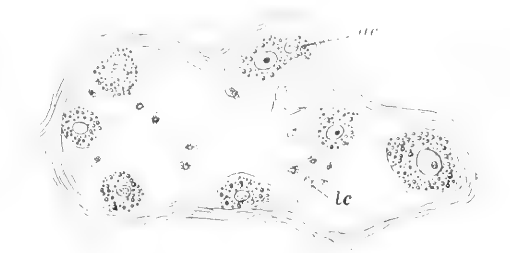


Fig. 132. Querschnitt durch eine intermediäre Lakune von *Clepsine* nach Injektion von Karmin und Tusche. *ac* große Wandzellen (analog der Chloragogenzellen „cellules acides“), welche Karmin aufgenommen haben (die schwarzen Körnchen), *lc* Leukocyten mit Tuschekörnchen erfüllt (nach KOWALEWSKY).

Menge an der Wand der Lakunen haftend, welche niemals feste Partikel in ihr Inneres aufnehmen und deren physiologische Verschiedenheit sich sehr deutlich zeigt, wenn blauer Lackmusfarbstoff injiziert wird. Dann bleiben die Leukocyten ganz unverändert, während sich die großen Wandzellen rot färben, indem in der oberflächlichen Lage ihres Protoplasmas zahlreiche kleine rote Körnchen auftauchen. KOWALEWSKY bezeichnete sie deswegen als „cellules acides“. Die Verteilung dieser Elemente tritt besonders deutlich hervor, wenn man ammoniakalisches Karmin injiziert. Sie kleiden, allerdings nie in zusammenhängender Schicht, alle Lakunenräume aus. Bei stärkerer Vergrößerung lassen diese Zellen eine deutliche Wabenstruktur erkennen; dicht unter der Oberfläche erscheinen rote Karminkörnchen von sehr verschiedener Größe eingelagert, auf diese Zone folgt dann das ungefärbte Innere, welches den großen Kern einschließt.

Wenig später hat auch A. GRAF (45) dieselben Zellen bei *Clepsine* untersucht und sie als „Exkretophoren“ bezeichnet. Er betrachtet sie als „amöboïde Endothelzellen“ der Leibeshöhle „welche sich von ihrer Anheftungsstelle loslösen, in die Leibeshöhle fallen und mit der Leibeshöhlenflüssigkeit herumgeführt werden, bis einzelne durch die Wandung der Leibeshöhle hindurchwandern, um zwischen den bindegewebigen Elementen umherzukriechen. Sie erscheinen im lebenden Zustand erfüllt von gelbgrünen Körnchen, welche sich bei starker Vergrößerung als glänzende Kugeln mit einer zentralen Zone feinster Körnchen erweisen“. GRAF beschreibt außer diesen von ihm aus später zu erörternden Gründen als „Exkretophoren“ bezeichneten Zellen im Bindegewebe von *Nephelis* und *Clepsine* auch noch andere zellige Elemente als „Stapelzellen“, welche ebenfalls Körnchen von gelblicher Farbe und wechselnder Form (zum Teil auch Ringformen) enthalten, die er als „Nährsubstanz“ deutet, ohne daß, wie mir scheint, zwingende Gründe vorliegen, sie von den „Exkretophoren“ zu trennen. Er stützt diese letztere Bezeichnung hauptsächlich auf Versuche, bei welchen *Nephelis* Karminpulver zugleich mit geschabten Stücken von *Unio* aufnahmen. Bei starker Vergrößerung ließen sich dann zwischen den gelben Körnchen sehr kleine glänzend rote Kügelchen (Tröpfchen) nachweisen.

Ich glaube nicht, daß man berechtigt ist, aus diesem Befunde auf eine lediglich der Ausscheidung unbrauchbarer Stoffe dienende Funktion der betreffenden Zellen zu schließen, zumal, wie auch METSCHNIKOFF bereits betont hat, das Karmin nicht als eine absolut „unverdauliche" Substanz angesehen werden kann. Es scheint mir dies schon aus dem Grunde wenig wahrscheinlich, weil, wie insbesondere KOWALEWSKY gezeigt hat, die in Rede stehenden Zellen bei anderen Hirudineen und noch mehr bei den Oligochäten (*Lumbricus*, *Tubifex* u. a.) in einer ganz offenkundigen Weise zum Magendarmkanal in Beziehung stehen.

Bei *Hirudo* erscheint derselbe rings dicht umschlossen von einem Netzwerk reichverzweigter, stark pigmentierter Kanälchen, deren erweiterte Kapselräume im Umkreis des Lumens große halbkugelförmige Zellen enthalten (Fig. 133). Nach dem Vorgang von R. LANKESTER und BOURNE bezeichnet man gegenwärtig dieses Netzwerk als „bothryoïdes Gewebe" resp. bothryoïde Zellen und hält sie wohl richtig für ein Analogon der „cellules acides" KOWALEWSKYs und der „Chloragogenzellen" der Oligochäten.



Fig. 133. *Hirudo med.* Schnitt durch das bothryoïde Gewebe in der Umgebung des Darmes. *c* Lumen der Kanälchen, *z* auskleidende Zellen (cellules acides, analog den Chloragogenzellen) (nach SPIESS).

KOWALEWSKY hat die Verbreitung der Zellen des bothryoïden Gewebes an Exemplaren von *Haementeria costata* studiert, welche Serum und Karmin aufgenommen hatten. Man erkennt an den von ihm gegebenen Abbildungen außerordentlich deutlich die Anordnung der Cölomkanäle, deren Grenzen durch die rot gefärbten Zellen scharf markiert werden, während der Magendarm von Karmin bereits völlig frei ist. Man erkennt eine dorsale und eine ventrale, median verlaufende Lakune. Von der ersteren gehen beiderseits in regelmäßiger Folge 8 lange Seitendivertikel aus, zwischen welchen ebensoviele kürzere entspringen. In der Gegend des „Darmes" finden sich nur die letzteren. Aehnlich verzweigt sich auch die ventrale Lakune. Es ist auf den ersten Blick zu erkennen und sehr bemerkenswert, daß die räumliche Verteilung der Lakunen (und der sie auskleidenden „cellules acides") durchaus der Form und Anordnung des genau ebenso verzweigten Magendarmes und speziell des Magenabschnittes entspricht.

KOWALEWSKY hat sich durch Injektionsversuche mit Karmin und blauem Lackmusfarbstoff auch bei *Hirudo*, *Aulostomum* und *Nephelis* überzeugt, daß die Zellen des bothryoïdeu Gewebes in beiden Fällen rote Körnchen ausscheiden und dadurch sehr deutlich sichtbar werden. Die größte Konzentration erreicht, wenn man so sagen darf, das bothryoïde Gewebe bei den Oligochäten, wo der Darmkanal in seiner ganzen Länge von einer geschlossenen Schicht großer rundlicher oder birnförmiger Zellen umhüllt erscheint, deren Plasma in der Regel dicht durchsetzt wird von einer Unmasse gelbgrüner Körnchen (Chloragogenzellen). Deswegen, sowie wegen ihrer Lage wurden diese Zellen zunächst als „Leber" gedeutet, und MILNE EDWARDS betrachtete jene Körnchen direkt als „Gallenbestandteile". Auch war man anfangs der Meinung, daß es sich um einzellige Drüsen handelt, welche ihr angebliches Sekret in das Darmlumen entleeren sollten. Gegen eine solche Auffassung spricht, abgesehen von anderen Gründen, auch schon die Verbreitung der Zellen, die in ganz gleicher Beschaffenheit auch das Dorsalgefäß und seine Verzweigungen begleiten. Am besten lassen sich diese anatomischen Verhältnisse an kleinen durchsichtigen Oligochäten, wie z. B. *Tubifex* beobachten.

Wie bei den Hirudinen, so nehmen auch beim Regenwurm die Chloragogenzellen eingeführte Farbstoffe auf; sie speichern beispielsweise Indigokarmin in großer Menge und werden dabei ganz grün; ihre gewöhnliche gelbe Färbung vermischt mit der blauen Farbe des injizierten Farbstoffs, erzeugt diesen grünen Farbenton. Auch die Blutgefäße werden dabei oft ganz blau, „als ob sie injiziert wären“ (KOWALEWSKY). Auch Safranin färbt (intravital) bei einigen marinen Oligochäten die Chloragogenzellen intensiv (SCHIMKEWITSCH, 121). CUÉNOT (24) schließt aus dem Umstande, daß sie sich mit Säurefuchsin rot färben, auf saure Reaktion derselben, was um so bemerkenswerter sein würde, als nach KOBERT (73) die Cölomflüssigkeit der Regenwürmer alkalisch reagiert.

Eine interessante Studie über die Chloragogenzellen, deren Ursprung und physiologische Bedeutung verdanken wir W. KÜKENTHAL (85), welcher *Tubifex* (*Bonneti?*) untersuchte. Hier fehlen diese Zellen in den ersten 4 Segmenten und beginnen erst mit dem 5. „Dicht aneinandergelagert überziehen sie von da an den Darmtraktus und das Rückengefäß, um in den hinteren Segmenten minder zahlreich aufzutreten und endlich ganz zu verschwinden . . . Die Zellen selbst sind lang und schmal und stehen radienförmig um den Darm und das Rückengefäß herum . . . Die braunen Körnchen erweisen sich als sehr resistent, weder Säuren noch Sodalösung (2-proz.) greift sie an. Auch aus Eiweißstoffen scheinen sie nicht zu bestehen, da sie mit Zuckerlösung und konzentrierter H_2SO_4 behandelt, ihre Farbe nicht ändern, während die anderen im Wurm enthaltenen Eiweißkörper sich schön rosenrot färben . . . Ihre Form ist eine rundlich polygonale, bei sehr starker Vergrößerung zeigen sie eine doppelte Kontur, behandelt man die Körnchen mit einer Lösung von Jod in Jodkalium, so erhält man einen dunklen braunen Kern, umgeben von einer farblosen Hülle.“ (W. KÜKENTHAL.)

KÜKENTHAL leitet die Chloragogenzellen von amöboïden Leukocyten (Wanderzellen) her, welche im vorderen Teil des Körpers zum Teil aus großen bindegewebigen Zellen entstehen, die dem Bauchgefäß und deren Verzweigungen aufsitzen, andernteils aber durch Ablösung von Zellen der Leibeswand gebildet werden sollen, welche Aeste des Bauchgefäßes bekleiden. Als Hauptfunktion dieser Wanderzellen betrachtet er den Transport von Nährstoffen, die sie vom Bauchgefäße erhalten haben. Nach Abgabe derselben an die Gewebe sollen sich dann die sozusagen entleerten Zellen an die Wand des Rückengefäßes begeben und hier Exkretionsstoffe in Form der für die Chloragogenzellen charakteristischen gelblichen Granula aufnehmen. Er beschreibt, wie solche Körnchen teils vereinzelt, teils zu Gruppen vereinigt, der Gefäßwand direkt aufsitzen und von sich anlagernden Zellen aufgenommen werden, welche sich so in Chloragogenzellen umwandeln. KÜKENTHAL ist demnach der Ansicht, daß die aus dem Darm resorbierten Nährstoffe zunächst ins Blut des Bauchgefäßes und aus diesem in gewisse Bindegewebszellen der nächsten Umgebung gelangen, welche durch Abschnürung Leukocyten (Wanderzellen) erzeugen. Er statuiert einen vollkommenen Gegensatz zwischen Bauch und Rückengefäß, der sich (bei *Tubifex*) schon mikroskopisch in der Verschiedenheit des Zellbelages ausprägt. „Den Bauchgefäßen sitzen farblose, homogene oder feingranulierte Zellen auf, das Rückengefäß wird umkleidet von gänzlich davon verschiedenen Zellen mit braunkörnigem Inhalt“ (Chloragogenzellen). Das erstere soll die Assimilation der Nährstoffe und deren Weiterverbreitung vermitteln, das letztere dagegen der Exkretion unbrauchbarer Endprodukte des Stoffwechsels dienen. Man wird zugeben müssen, daß diese ganze Auffassung von vornherein nicht eben viel Wahrscheinlichkeit hat. Die außerordentliche Differenz der Größe zwischen Lymphzellen und Chloragogenzellen, das Fehlen amöboïder Beweglichkeit bei den letzteren, ihre nahen Beziehungen zum Darm, ihre Unfähigkeit, feste Partikel aufzunehmen, während gelöste Farbstoffe im direkten Gegensatz zu Leukocyten von ihnen besonders leicht gespeichert werden, endlich der Umstand, daß blauer Lackmusfarbstoff innerhalb der Chloragogenzellen

stets gerötet wird („cellules acides“ Kowalewskys), scheinen mir nicht für eine genetische Beziehung der in Rede stehenden beiden Zellarten zu sprechen, man müßte denn annehmen wollen, daß Zellen, welche zum Untergang bestimmt sind, „sich kurz vorher durch ein besonders starkes Wachstum auszeichnen und daß sich nach der Aufnahme der „Chloragogen-Körnchen“ die wesentlichsten physiologischen Eigenschaften der Leukocyten vollkommen ändern. Dazu kommt noch der weitere Umstand, daß die nahen Beziehungen der Chloragogenzellen zu dem Rückengefäß und seinen Verzweigungen, welche nach Kükenthal bei *Tubifex* bestehen, durchaus nicht immer zu konstatieren sind, indem bei vielen Hirudineen Zellen, welche nach ihrem Bau und ihrem physiologischen Verhalten durchaus als „Chloragogenzellen“ anzusprechen sind, die Auskleidung eines Lakunensystems bilden, welches in diesen Fällen die Leibeshöhle vertritt (*Clepsine, Nephelis*). Wenn, wie bei manchen Clepsinen der Darmkanal mit allen seinen Blindsäcken im Innern der Medianlakune liegt, so ist ohne weiteres klar, daß alle resorbierten Stoffe zunächst in die Lakunenflüssigkeit und aus dieser eventuell in die an der Wand sitzenden Chloragogenzellen gelangen oder doch gelangen können.

2. Physiologisches.

„Mit dem Bekanntwerden der „Chloragogenzellen“ haben sich bezüglich ihrer physiologischen Bedeutung zwei verschiedene Auffassungen geltend gemacht; der einen zufolge sollten sie die Rolle einer Leber spielen (daher der synonym gebrauchte Terminus „Leberzellen“), der anderen zufolge, und diese legte das Hauptgewicht auf deren gleichzeitiges Vorkommen an Blutgefäßen, sollten sie dazu bestimmt sein, verbrauchte Stoffe aus dem Blute aufzunehmen und auszuscheiden. Letztere Auffassung hat sich immer mehr befestigt und erhielt namentlich in der besprochenen Arbeit von Kükenthal eine anscheinend sehr feste Stütze (Eisig 32). Während es als völlig sichergestellt gelten kann, daß die Chloragogenzellen keine einzelligen Drüsen sind, welche, wie es noch im Lehrbuch der praktisch vergleichenden Anatomie von Vogt und Yung heißt (135, p. 467): „eine gelbe oder grünlich gelbe alkalische Flüssigkeit absondern, welcher wahrscheinlich die verdauende Tätigkeit im Darme zuzuschreiben ist“, scheint mir der Charakter derselben als ausschließlich exkretorischer Elemente keineswegs mit gleicher Sicherheit festgestellt zu sein. Ohne allen Zweifel beteiligen sie sich an der Ausscheidung unbrauchbarer Stoffe, wie sich aus den Versuchen mit Karmin- und Lackmusinjektion ohne weiteres ergibt. Kükenthal fand bei Regenwürmern, die er mit einem Gemisch aus Erde und Karminpulver gefüttert hatte, bei der darauffolgenden Untersuchung Chloragogenzellen, welche Karmin enthielten, aber nicht (wie die Darmepithelien und Leukocyten) in Form eckiger Körnchen, sondern in Tropfenform. Kükenthal führt auch an, daß die fertig gebildeten Chloragogenzellen sich loslösen und in der Leibesflüssigkeit frei umherschwimmen, was sich an kleinen durchsichtigen Oligochäten leicht bestätigen läßt. Dabei soll ihr Inhalt „in einen schwärzlichen Detritus“ zerfallen, eine Masse, die sich bisweilen in großer Menge in den Segmentalorganen findet und wahrscheinlich von diesen nach außen befördert wird, eine Angabe, welche von Graf für *Nephelis* und *Clepsine* bestätigt wurde. Dennoch glaube ich, gestützt auf die so auffällige Tatsache, daß die fraglichen Zellen in den meisten Fällen den Darm begleiten und in ihrer Anordnung durch dessen Form bestimmt werden, daß ihnen neben ihrer

exkretorischen Funktion auch eine Bedeutung als „Stapelzellen“ für Nährstoffe zukommt. Es ist ja ohne weiteres klar, daß alle resorbierten Stoffe diesen Zellenmantel zunächst passieren müssen, wenigstens wird dies für die Mehrzahl der Oligochäten zutreffend sein. Aus dem Umstand, daß die Chloragogenzellen injizierte oder vom Darm aus aufgenommene Farbstoffe speichern, und in Form von Tröpfchen (Kügelchen) ausscheiden, darf man, wie ich glaube, um so weniger auf eine ausschließlich exkretorische Funktion schließen, als Fälle bekannt sind, wo Darmepithelien also sicher auch Nährstoffe resorbierende Zellen ein ganz gleiches Verhalten zeigen. SCHIMKEWITSCH (121) hat bei einer ganzen Anzahl von Würmern nachgewiesen, daß sämtliche Zellen des Mitteldarmes gewisse Farbstoffe nicht nur resorbieren, sondern auch wieder ausscheiden. Wird einem *Priapulus* oder *Halicryptus* Indigokarmin in die Mundhöhle gebracht, so wird der Farbstoff gänzlich vom Darm zurückgehalten und man findet in jeder Epithelzelle des Mitteldarmes massenhaft kleine blaue Vakuolen, welche auch kleine Klümpchen dicht durchsetzen, die in den Exkrementen nachweisbar sind. Nach Einführung eines Gemisches von karminsaurem Ammoniak und Indigokarmin in die Mundhöhle von *Halicryptus* wird der letztere Farbstoff ganz vom Darm zurückgehalten, während das Ammoniakkarmin in die Leibeshöhle gelangt und hier von Leukocyten aufgenommen wird. CUÉNOT (24, 25), welcher die Granula der Chloragogenzellen für ausschließlich nutritiv hält (was vorläufig durchaus nicht feststeht, und wohl auch kaum für wahrscheinlich gelten kann, obschon weitere Untersuchungen über diesen Punkt durchaus erforderlich scheinen), gibt an, daß die betreffenden Zellen manchmal gleichmäßig mit Glykogen erfüllt sind, und sich dann mit Jod intensiv färben. Sollte sich dies bestätigen, so wäre damit ihre Natur als Speicherzellen unzweifelhaft erwiesen.

Nach LESSER und TASCHENBERG (94) enthalten Regenwürmer bis zu 5 Proz. der Trockensubstanz Glykogen. Nach CUÉNOT (24) findet sich das Glykogen bei den Oligochäten in gewissen, dem Peritonealepithel zugehörigen Zellen, welche besonders zahlreich um die Nephridien sowie an den Septen und (bei *Tubifex*) rings um das Bauchgefäß gelegen sind. Speziell bei den Lumbriciden bilden diese Zellen, wenn sie mit Glykogen gut gefüllt sind, mächtige weißliche Anhäufungen auf den Mesenterien, welche die Nephridien an der Körperwand befestigen. Die einzelnen Elemente gleichen vollständig den sogenannten LEYDIGschen Zellen der Mollusken und Crustaceen. CUÉNOT fand ferner auch Glykogen in Leukocyten der Leibeshöhle sowie endlich in Chloragogenzellen, wo es das gesamte Plasma durchsetzt, welches sich dann gleichmäßig mit Jod färbt. In den Muskeln vermißte er es vollkommen, wie auch schon BEDDARD. Bei *Phreoryctes* tritt an die Stelle von Glykogen Fett und es sollen sich dementsprechend auch in den Chloragogenzellen zahlreiche Fetttröpfchen finden. Nach GUIDO SCHNEIDER (124) färben sich auch bei *Lumbricus* die Chloragogenzellen bei Behandlung mit HERMANNscher Osmium-Platinchloridlösung tief dunkel infolge des Gehaltes an kleinen Fettkörnern, die er mit gewissen von KÜKENTHAL beobachteten ätherlöslichen Körnchen für identisch hält. WILLEM und MINNE (141) bestreiten dagegen entschieden das Vorkommen von Fett in den Chloragogenzellen des Regenwurmes, welches sich dagegen

reichlich in den Flimmerzellen des Darmes finden soll. Doch sollen nach Willem bei *Arenicola* die Chloragogenzellen Fett speichern. Auf Grund solcher Befunde hielt Cuénot die Chloragogenzellen anfangs für Gebilde, welche im wesentlichen der Assimilation dienen, scheint aber seine Ansicht in der Folge wesentlich modifiziert zu haben. 1890/91 äußerte er sich in seinen „Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale“ über die in Rede stehenden Zellen folgendermaßen: „Nous pouvons maintenant nous expliquer parfaitement la position constante des chloragogènes autour de la position active et digérante de l'intestin et sur les vaisseaux sanguins adjacents, tandis qu'on ne trouve pas une seule de ces cellules en dehors des points précités. Les peptones provenants de la digestion, au lieu de passer dans la cavité générale et d'y être transformées par les amitocytes en albumine du plasma, sont arrêtées en route et absorbées par les chloragogènes, qui les transforment sur place en albuminoïdes qu'ils accumulent sous forme de granules jaunes. Quand elles en sont bien remplis elles se détachent, tombent dans la cœlome et la suivant le besoin de l'animal, leur contenu se dissout peu à peu et passe dans le liquide cavitaire.“

Später (1898) beschreibt derselbe Autor die Chloragogenzellen als „remplis de gros granules refringents, jaunes, bruns ou verdâtres, dont la nature chimique est inconnue et qui s'accumulent surtout vers l'extrémité pendant dans le cœlome“. Es sollen nun diese Zellen periodisch einen Teil ihres Inhaltes ins Cölom entleeren, indem sich ihre körnchenreichen freien Enden abschnüren, um alsbald von Leukocyten (Phagocyten) aufgenommen zu werden. Bisweilen vereinigen sich mehrere derselben zu einer Art von Plasmodium. Im Innern dieser Phagocyten sollen nun die Chloragogengranula einer Art von Verdauung unterliegen, sie verkleinern sich, werden unregelmäßig und schwärzlich verfärbt. Ihre Reste gelangen schließlich zur Ausscheidung (durch die Nephridien).

Guido Schneider (124) bestreitet, daß die Chloragogenzellen zum Lymphsystem gehören, und ist der Meinung, daß „sie nur die Ernährung regulieren, was noch daraus erhellt, daß sie bei wohlgenährten Regenwürmern eine viel deutlichere, gelbgrüne Farbe besitzen, als bei hungernden. Dementsprechend ist auch die Zahl der in jeder Zelle enthaltenen braunen Körnchen eine wechselnde. Die Chloragogenzellen sind also höchstwahrscheinlich der Aufbewahrungsort für Reservenahrung, die sie aus den Blutlakunen „der Darmwand und aus den Blutgefäßen, welchen sie aufsitzen, entziehen“.

Bemerkenswert ist es, daß die Chloragogenzellen außer verschiedenen gelösten Farbstoffen (Resorption ungelöster Substanzen findet in diesen Zellen niemals statt) auch Eisen aus geeigneten Lösungen aufnehmen und speichern und zwar ebensowohl vom Darm aus, wie bei Injektion in die Leibeshöhle. Bei starker Vergrößerung findet sich in den meisten Fällen ein Teil der braunen Körnchen deutlich blau gefärbt, während das Protoplasma ungefärbt bleibt, manchmal findet man aber auch das Gegenteil. Nach Fütterung mit eisenhaltigem Papier wurde das meiste Eisen in den Chloragogenzellen im Innern der Typhlosolis wiedergefunden, weniger in denen, welche den Darm außen bekleiden und gar nicht im Darmepithel selbst, obzwar der Darminhalt sich intensiv bläute (G. Schneider).

Der Vollständigkeit wegen muß schließlich noch einer Deutung des bothryoïden Gewebes resp. der Chloragogenzellen gedacht werden, die von vornherein die größten Bedenken einflößt und, wie ich glaube, entschieden abzulehnen ist. G. BRANDES (9) schreibt den betreffenden Zellen ein „assimilierendes Pigment“ zu, welches „aus der Kohlensäure des Blutes unter O-Abscheidung Kohlehydrate produziert“. Zur Stütze dieser völlig unbewiesenen Hypothese beruft er sich auf die bekannten Regenerationsversuche KORSCHELTS an Regenwürmern. „Wenn wir sehen, daß 3 Glieder eines Regenwurmes zu einem Tiere von über 100 Gliedern heranwachsen, ohne daß durch die Bildung einer Mundöffnung dem regenerierten Tiere eine Aufnahme von Nahrung ermöglicht war, so stehen wir bei der völligen Abwesenheit eines Fettkörpers vor einem physiologischen Rätsel, wenn wir nicht das Chloragogen als Assimilationskörper ansprechen wollen.“ BRANDES übersieht hier vollkommen den Umstand, daß es ja nicht nur auf die Beschaffung von C in Form von Kohlehydraten ankommt, die als Glykogen sich reichlich im Wurmkörper gespeichert finden, sondern ebenso sehr auf die von N in Form von Eiweißstoffen. KORSCHELT selbst hat schon sehr richtig darauf hingewiesen, daß man, um die Bildung jener Regenerate, die übrigens immer durch eine gewisse Schmächtigkeit auffallen (vergl. die Abbildungen in den Verhandlungen d. Deutsch. Zool. Ges., 1898, p. 82), zu erklären, „notwendigerweise eine Auflösung und einen Verbrauch zelliger Elemente in den Geweben und Organen des Hauptstückes“ annehmen muß. Das Regenerat wächst auf Kosten des regenerierenden Stückes, und spielen dabei phagocytäre Vorgänge gewiß eine hervorragende Rolle.

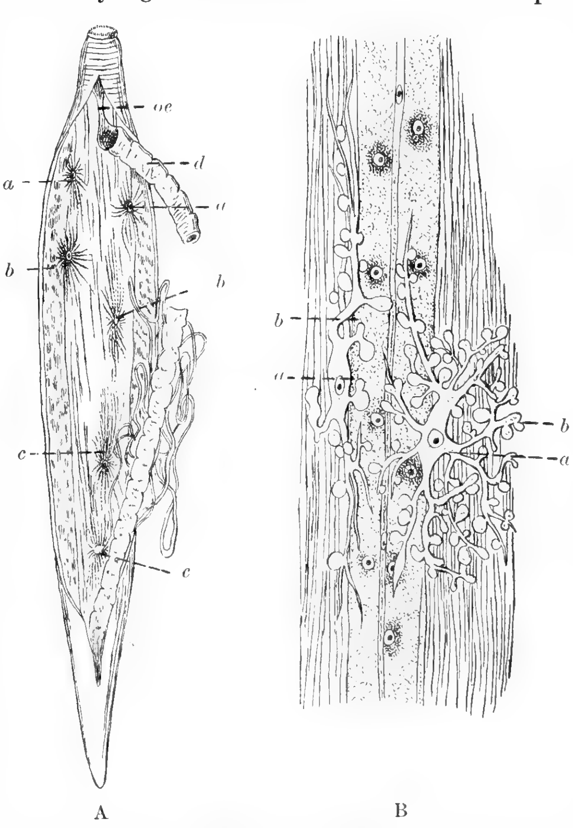


Fig. 134. A *Sclerostomum armatum*. Ein Weibchen vom Rücken her geöffnet. *a* Das Vorderpaar der phagocytären Organe (Zellen), *b* das mittlere und *c* das hintere Paar, *oe* Oesophagus, *d* Darm. B *Strongylus paradoxus*. Teil des Seitenfeldes eines Männchens mit den (2) phagocytären Organen (Zellen). *a* Der Körper der Zellen, *b* deren Ausläufer (nach NASSONOW).

Wie man sieht, ist die ganze Frage nach Herkunft, Natur und Bedeutung der

Chloragogenzellen noch sehr dunkel und bedarf dringend erneuter eingehender Untersuchung, wobei nicht nur die Oligochäten, sondern auch die Hirudineen zu berücksichtigen sein werden.

Neben den Chloragogenzellen finden sich in der Leibeshöhle resp. den sie vertretenden Spalträumen sowie im Blute immer zahlreiche amöboïd bewegliche Zellen (Leukocyten), welche als „Phagocyten“ fungieren und eine wichtige Rolle bei der Ausscheidung fester Teile, die entweder im Körper selbst entstanden oder als Fremdkörper von außen hereingelangt sind, spielen. Bisweilen kommt es durch Anhäufung von Leukocyten in größerer Menge an gewissen Stellen zur Bildung lymphoïder „phagocytärer Organe“. So hat Cuénot bei *Hermione* solche Aggregate direkt als „Lymphdrüsen“ beschrieben, und Darboux (26—28) beschreibt ähnliche Gebilde bei *Aphrodite*. Da solche Zellen oft auch Reservestoffe (Glykogen, Fett) gespeichert enthalten, so erscheint nicht unwahrscheinlich, daß sie auch bei der Assimilation von Nährstoffen beteiligt sind. Auch bei Nematoden sind als „büschelförmige Körper“ phagocytäre Organe beschrieben worden. Es handelt sich dabei um einzelne, an der Wand der Leibeshöhle oder auch an den benachbarten Organen haftende Zellen mit verschieden gestalteten Ausläufern und besonders auch rundlichen oder birnförmigen Bildungen, die Hamann als „Endorgane“ bezeichnete. Nassonow (107—109) hat diese eigentümlichen Zellen bei verschiedenen parasitischen Ascariden sowie bei *Strongylus* und *Sclerostomum* untersucht (Fig. 134).

Zwischen Oligochäten und Polychäten steht die Familie der

C. Capitelliden.

a) Anatomie.

Ueber deren physiologisches Verhalten werden wir durch die ausgezeichnete Monographie von Eisig (32) einigermaßen unterrichtet.

Es handelt sich um deutlich gegliederte Würmer (Meeresbewohner), an deren Körper sich leicht zwei scharf voneinander getrennte Abschnitte unterscheiden lassen, nämlich der walzenförmige, ausschließlich mit Pfriemenborsten ausgerüstete, im Kopflappen endigende Vorderleib oder Thorax und zweitens der mehr plattgedrückte, ausschließlich Haken tragende, mit dem After endende Hinterleib (Abdomen). Dieser Gliederung des Gesamtkörpers entspricht auch jene des Darmkanals in den bei *Notomastus* (Typus der ganzen Familie) die vordersten drei Segmente ausfüllenden Rüssel, die sich durch den Thorax hinziehende Speiseröhre und endlich den im Abdomen gelegenen Magendarm (Hauptdarm und Nebendarm).

Vom lebensfrischen Tiere wird der Rüssel abwechselnd in Form einer Keule ausgestülpt und wieder in die Leibeshöhle zurückgezogen. Neben einigen Protrusormuskeln liefert die Hämolymphe in dem vom Schwanz zum Kopf gerichteten Abschnitte ihres Stromes hauptsächlich die treibende Kraft, welche den eingezogenen Rüssel wieder nach außen drängt. Die Spannung der Wandungen des letzteren durch die Leibesflüssigkeit kann so weit gehen, daß derselbe die zum Graben im Sande nötige Festigkeit erlangt, und so spielt das Organ auch eine bedeutende Rolle bei der Ortsbewegung. Die die Retraktion des Rüssels besorgenden Muskeln sind durch den Besitz mächtig entwickelter Ganglien ausgezeichnet, welche plexusartig die kontraktilen Fasern umspinnen.

Die Speiseröhre erstreckt sich als ein etwa $^1/_2$ mm breites, blaßrötlich gefärbtes Rohr in ziemlich gerader Richtung durch die hinter der Rüsselhöhle gelegenen Thoraxsegmente. Im frisch geöffneten Tier sieht man die Oesophagus-

wandungen häufig spontan, immer aber auf Reize, in eine an peristaltische Bewegung erinnernde Aktion geraten. Die Fähigkeit zu solcher Aktion behalten auch ausgeschnittene Stücke eine Zeitlang bei. Von der Innenfläche der Speiseröhre erheben sich nach Art einer gefalteten Schleimhaut zahlreiche, regelmäßig verlaufende Leisten, welche durch entsprechende Furchen voneinander getrennt sind. Leisten und Furchen sind dicht mit Wimperhaaren besetzt. Vor dem Uebergang des Oesophagus in den Darm verengert er sich stark.

In jugendlichen Tieren durchsetzt der Darm das ganze Abdomen als ein nahezu gerade verlaufendes Rohr, in erwachsenen dagegen pflegt er, besonders in den im Bereich der Körpermitte gelegenen Segmenten, nicht selten Falten zu bilden oder leicht gewunden zu verlaufen. Im frischen Zustande bietet der Magendarm bei allen Arten *Notomastus* eine zwischen Gelbrot und Gelbgrün schwankende Färbung dar, welche durch ähnlich gefärbte, teils dem Peritoneum, teils den Darmepithelzellen einverleibte Elemente bedingt wird. Fehlen letztere, so tritt an Stelle jener Färbung ein weißgraues oder rötliches Aussehen. „Betrachtet man den Darm von der Bauchseite aus, so fällt ein durch sein viel helleres Aussehen ausgezeichneter Anhang in die Augen, der vom letzten Thoraxsegment (also noch vom Oesophagus) bis zur Schwanzregion kontinuierlich unter demselben hinzieht.“ Dieser „Nebendarm“, welcher immer frei von Speisen bleibt und nur ganz vereinzelte gefärbte Partikel enthält, mündet vorn und hinten in den Hauptdarm, von dem er im übrigen völlig getrennt verläuft. Von der hinteren Mündungsstelle des Nebendarmes bis zum After erstreckt sich median eine von zwei hohen Falten des Darmepithels begrenzte Wimperrinne (Hinterdarmrinne), deren vom Schwanz zum Kopf gerichteter Flimmerstrom nach Eisig wahrscheinlich eine Wasseraufnahme durch den After in den Nebendarm vermittelt.

In histologischer Hinsicht ist zunächst der dichten Bewimperung des Oesophagus zu gedenken. An wenig anderen bewimperten Körperstellen erreichen die Cilien eine solche Länge und zeigen eine so energische Tätigkeit wie hier. An karminfressenden Tieren beobachtete Eisig, „daß die für alle Arten der Capitelliden-Gruppe sehr bezeichnenden ovalen Speiseballen durch den Strudel dieser Oesophaguscilien zustande gebracht werden“.

Der Darm besitzt eine aus Längs- und Ringfasern von großer Feinheit aufgebaute Muscularis. Die einzelnen Muskelfasern bilden eine Art von Gitterwerk, indem sie nicht zu Bündeln gruppiert sind, sondern in wechselnden Abständen einzeln verlaufen. Das Darmepithel bietet höchst bemerkenswerte Verhältnisse dar. Zunächst erscheint schon die Bezeichnung „Epithel“ im strengen Wortsinn kaum gerechtfertigt, „denn die Darmzellen bilden nur selten eine hautartig ausgebreitete, regelmäßige Lage, indem die Achsen der Zellen gewöhnlich in buntem Durcheinander stehen, während andererseits infolge der starken Faltung der Schleimhaut die Zellen bald nur in einer, bald aber in zwei oder drei Reihen übereinander liegen. Bisweilen erhält man im Querschnitt Bilder, welche an die Zotten im Darm höherer Tiere erinnern. Mazerationspräparate (aus doppeltchromsaurem Kali) lassen erkennen, daß die Formen der Darmepithelzellen außerordentlich verschiedenartig sind (Fig. 135). Am häufigsten finden sich keulenförmige, bewimperte Zellen. Sehr oft zeigen die Zellen Fortsätze, mittels deren sie während des Lebens zu mehr oder weniger komplizierten Zellgruppen verbunden sind. Auch Köpfe und Rümpfe der Zellen scheinen oft miteinander zu verschmelzen. Immer sind die Zellen membranlos, ihre Substanz ist feinkörnig und enthält im frischen Zustande (bei *Notomastus lineatus*) gelbliche bis bräunliche, 1—2 μ große Partikel. Bei *N. Benedeni* haben die kleineren, in den Darmzellen zerstreuten Partikel bald ein gelbrotes, bald ein gelbgrünes Aussehen, und die größeren, den Flanken der neural-medianen Darmfurche einverleibten Elemente sind lebhaft blaugrün gefärbt. Aehnliche gefärbte Einschlüsse kommen auch bei *Dasybranchus*, *Mastobranchus* und insbesondere massen-

haft bei *Capitella* vor. Hier bestehen die Magendarmzellen im frischen Zustande „aus einer blassen, halbflüssigen, homogenen Substanz, welche leicht tropfenförmig hervorquillt, und in dieser Substanz sind verschieden große, lebhaft gelb oder orange gefärbte Tropfen resp. Bläschen mit mehreren solchen Tropfen, sowie solide, 1—3 μ große, unregelmäßig geformte farblose, gelbe oder grüne Körnchen enthalten.

Bei *Notomastus* fand Eisig das Lumen des Hauptdarmes stellenweise vollständig verschlossen und ausgefüllt mit einer eigentümlichen spongiösen Masse, welche

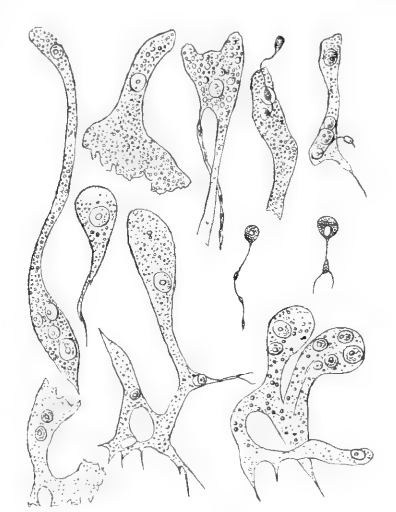


Fig. 135. *Notomastus lineatus.* Durch Maceration isolierte Darmepithelzellen, die teilweise miteinander verschmolzen sind (nach Eisig).

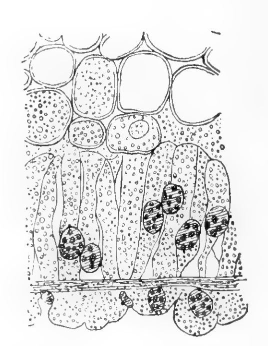


Fig. 136. *Notomastus Benedeni.* Teil eines Darmlängsschnittes. Nach dem Lumen zu haben sich von den Zellen kugelige Portionen abgeschnürt, die streckenweise das Darmlumen ausfüllen (nach Eisig).

„aus einem von homogenen Blättern gebildeten Fachwerk besteht, dessen einzelne Räume, Zellen vergleichbar, aneinander stoßen und an ihrer der Darmwandung zugekehrten Grenze innig mit den Zellen der letzteren verschmelzen“. Die Entstehung dieser Blasenmasse, welche im Querschnitt an ein pflanzliches Parenchym erinnert, führt Eisig darauf zurück, „daß zeitweise distale Partien der Darmzellen abgeschnürt werden und ins Darmlumen gelangen“; hier umgeben sie sich mit ziemlich dicken Membranen; zunächst bleibt das Plasma der so zustande gekommenen Blasen erhalten, weiterhin wird es aber resorbiert; dauert nun die Abschnürung fort, so kann allmählich das ganze Darmlumen stellenweise von solchen nur noch wässerigen Inhalt führenden Blasen erfüllt werden (Fig. 136).

Das Merkwürdigste ist jedoch der Umstand, daß die Darmzellen zeitweise die gitterförmige Muscularis durchdringen und, bald von der peritonealen Hülle bedeckt, bald auch diese stellenweise durchbrechend, in die Leibeshöhle hineinragen, so daß gewissermaßen eine zweite, der letzteren zugekehrte Schleimhaut des Darmes zustande kommt. Noch viel deutlicher als bei *Notomastus* lassen sich diese extraintestinalen, häufig Kerne einschließenden Zellportionen („lymphatische Zelldivertikel“ nach Eisig) bei *Dasybranchus* beobachten (Fig. 137). Sie erreichen hier (bei *D. caducus*) zuweilen eine enorme Länge, und man findet fast an jedem frischen oder konservierten Exemplar weite Strecken des Darmkanales von ihnen bedeckt. „Daß diese Divertikel keine fixen Gebilde sind, sondern wechselnde, an den verschiedensten Stellen des

Darmes zur Ausstülpung resp. zur Wiedereinstülpung gelangende Zellportionen, geht einmal daraus hervor, daß man häufig die betreffenden Anhänge kontinuierlich zu den betreffenden Darmzellen hin verfolgen kann, sodann auch aus der Tatsache, daß die verschiedenen Darmpartien bald glatt, bald mit Divertikeln besetzt gefunden werden" (EISIG). Es ist bemerkenswert, daß jene oben erwähnten gefärbten Einschlüsse der Darmepithelzellen niemals in die Divertikel übergehen.

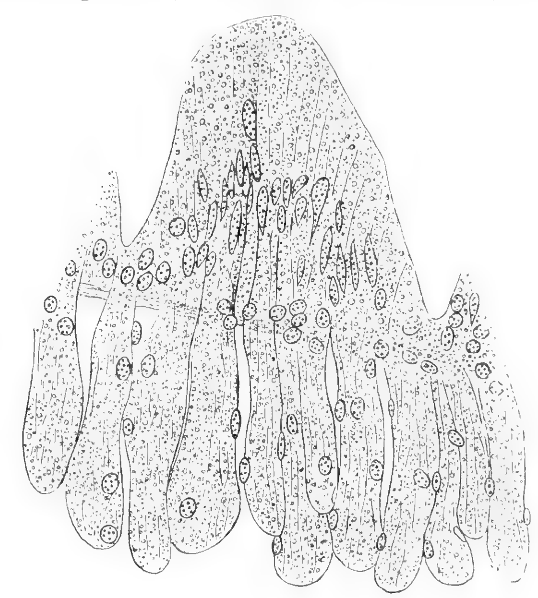


Fig. 137. *Dasybranchus caducus*. Teil eines Querschnittes durch den Darm; langgestreckte keulenförmige Portionen der Zellen durchsetzen, das Peritoneum vor sich ausstülpend, die Darmwand. Es stellen diese der Leibeshöhle zugewendeten, ein zweites Epithel vorspringenden Schläuche, die sogenannten lymphatischen Zelldivertikel dar (nach EISIG).

b) Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Die normale Nahrung der Capitelliden scheint Schlamm zu sein, den sie mittels des ausstülpbaren Rüssels aufnehmen und in Form kleiner, ovaler, durch die Wimpertätigkeit des Oesophagus gebildeter Speiseballen verschlucken (EISIG). Dasselbe geschieht mit Karminpulver, wenn man geeignete Arten in mit solchem versetztem Seewasser hält. Schon nach eintägigem Verweilen pflegen sich im Magendarm von *Capitella capitata* ansehnliche Mengen des Farbstoffes zu finden, und zwar ein Teil in Form der schon erwähnten ovalen Ballen, ein anderer Teil dagegen in Lösung. Während das Karmin ersterenfalls noch seine charakteristische rote Farbe zeigt, erscheint das in Lösung übergeführte in der Regel hämatoxylinblau, in seltenen Fällen kirschrot. Diese von seiten des Tieres erzeugte blaue oder rote Lösung tingiert totes Gewebe ebenso kräftig, wie es künstlich von Histologen hergestellte Lösungen zu tun pflegen. Nach EISIG nimmt von allen Capitelliden nur *Capitella capitata*, die im putrefizierenden Schlamm des Neapler Hafens lebt, und daher bezüglich ihrer Nahrung und sonstigen Existenzbedingungen nicht eben wählerisch sein darf, so leicht Karmin auf. Exemplare von *Notomastus lineatus* zeigten dagegen keine Spur von Farbstoff im Darm, nachdem sie schon über 1 Monat in mit Karmin versetztem Seewasser gelebt hatten. Erst später fand EISIG bei einzelnen Individuen einen oder mehrere Pigmentballen sowie auch etwas gelöstes Karmin im Darm an.

Bei *Capitella* konnte EISIG schon nach Verlauf eines Tages in zahlreichen Magendarmzellen mehr oder weniger große Mengen des

Farbstoffes nachweisen, so daß gleichzeitig mit seiner Lösung oder doch bald danach auch seine Resorption erfolgt. Es fand sich das Karmin im Innern der Zellen entweder flüssig und dann in verschieden großen Bläschen (Vakuolen?) eingeschlossen oder aber körnig und dann in Form feinster Partikel in der Zellsubstanz zerstreut. Ob flüssig oder körnig, so erscheint doch der Farbstoff in beiden Fällen, im Gegensatze zum Blau der im Darmlumen enthaltenen Lösung, wiederum karminrot oder wenigstens diesem Rot ähnlich. Nach wenigen Tagen hat die Karminresorption so große Fortschritte gemacht, daß der Darmtraktus eines entsprechenden Versuchstieres, sowohl von außen wie von innen betrachtet, wie rot tingiert aussieht. „Ausschließlich der Magendarm, und auch dieser nur bis zum Bereiche der Schwanzregion, ist an der Aufsaugung des Farbstoffes beteiligt. Das zur Resorption Ungeeignete wird unter der Form ebensolcher Faecesballen, wie der zur Nahrung eingeführte Schlamm etc., entleert. Daß aber auch ein gut Teil des gelösten Karmins per os und anum nach außen befördert wird (der größte Teil wird durch die Nephridien ausgeschieden), geht daraus hervor, daß das mit Karmin versetzte Seewasser, wenn es nicht häufig erneuert wird, eine immer tiefere Färbung annimmt.“ (Eisig.)

Auf den ersten Blick scheinen diese interessanten Beobachtungen Eisigs darauf hinzuweisen, daß neben der unzweifelhaften intracellularen Lösung (Verdauung) des Karmins auch eine aktive Aufnahme fester Farbstoffpartikel seitens der resorbierenden Zellen stattfindet, ja man könnte sogar daran denken, daß die roten, in Vakuolen eingeschlossenen Tröpfchen durch intracellulare Verdauung aufgenommener fester Teilchen entstanden seien. Eisig glaubt dies aber mit Sicherheit ausschließen zu können. Er fand in den Darmzellen normal gefütterter Tiere niemals feste Bestandteile, die sich auf unmittelbar vom Darmlumen aus aufgenommene Nahrungskörper hätten beziehen lassen; auch vermochte er in den Darmzellen solcher Versuchstiere, die lange Zeit mit in ihrem Darm unlöslichen Farbstoffen (Indigo) gefüttert worden waren, niemals auch nur eine Spur von den so massenhaft verschluckten Pigmentkörnchen nachzuweisen. Dazu kommt noch, daß die Magendarmepithelien nicht allein als resorbierende Elemente, sondern auch als Drüsenzellen fungieren, indem sie ein Sekret liefern, welches ohne allen Zweifel bei der Verdauungstätigkeit eine Rolle spielt.

Es war schon vorher die Rede von den so auffallenden, lebhaft gefärbten Einschlüssen der Darmepithelzellen, deren Bedeutung zunächst völlig rätselhaft erscheint. Ueber das mikrochemische Verhalten derselben (bei *Capitella*) teilt Eisig folgendes mit: Wasser gegenüber verhalten sich alle Einschlüsse (die gelben, wie die festen farblosen oder gefärbten Körnchen) völlig indifferent. Konzentrierte Essigsäure bewirkt in vielen Bläschen einen körnigen Zerfall, andere aber erwiesen sich auch nach 24-stündiger Einwirkung in Form und Farbe unverändert. Konzentrierte HCl oder HNO_3 bewirkt bei allen Entfärbung und Lösung resp. Zersetzung. Konzentrierte Lösungen von KOH oder Ammoniak lassen auch nach langer Einwirkung die Tropfen, Bläschen und Körner unverändert. Ein Teil der beiden ersteren wird durch Alkohol absol. gelöst, während ein anderer Teil zwar entfärbt wird, aber die Form bewahrt. Die durch Zusammenfließen der gelösten Tropfen und Bläs-

chen entstandene Flüssigkeit erinnert auffallend an das bei *Capitella* oft so kopiös im Darmlumen vorkommende Darmsekret. Ganz im Gegensatz zu den Tropfen und Bläschen werden die Körner durch Alkohol nicht (oder doch nur sehr wenig) angegriffen. Aehnlich wie Alkohol wirkt auch Zusatz von Chloroform sowie Aether. Für die Beurteilung der Bedeutung dieser farbigen Elemente ist vor allem wichtig, daß ihre Menge in den Zellen, je nach den Individuen und physiologischen Zuständen, großen Schwankungen unterworfen ist. Bei frisch eingefangenen, also wohlgenährten Tieren pflegen sich im Darmepithel nur wenig gefärbte Tropfen und Bläschen, dagegen im Darmlumen reichliche Mengen einer ähnlich gefärbten Flüssigkeit zu finden; bei gefangen gehaltenen, also schlecht genährten Tieren pflegt dagegen umgekehrt das Darmepithel zahlreiche Tropfen und Bläschen, das Darmlumen aber nur Spuren solcher Flüssigkeit zu enthalten. EISIG hält daher den Schluß für berechtigt, „daß die orangefarbigen Tropfen, trotz ihres teilweise an Oel oder Fett erinnernden Verhaltens“, Gebilde darstellen, „welche bei der Verdauungstätigkeit eine Rolle spielen“, während er die festen „Körnchen“ für Produkte einer exkretorischen Tätigkeit derselben Zellen zu halten geneigt ist. Leider hat EISIG nicht den Versuch gemacht, etwas tiefer in die chemische Natur jener Einschlüsse resp. des flüssigen Darmsekretes einzudringen, und es lag ihm als Zoologen ja wohl auch fern, eine etwaige enzymatische Wirkung des letzteren oder von Wurmextrakten festzustellen, Aufgaben, die sich, wie mir scheint, ohne große Mühe werden lösen lassen. Auf alle Fälle darf man, glaube ich, schon jetzt behaupten, daß den Capitelliden ein extracellularer Verdauungsmodus zukommt, und daß die Zellen des Magendarmes es sind, welche die hierzu erforderlichen Sekrete in Form kugeliger, farbiger Einschlüsse produzieren, die in einer noch unbekannten Weise in Lösung gebracht werden. Wir werden später noch zahlreiche Beispiele kennen lernen, wo sich ähnliche farbige Einschlüsse in Zellen finden, die ein Verdauungssekret liefern (Molluskenleber, Crustaceenleber), so daß es sich hier also keineswegs um einen einzelstehenden Fall handelt. Ein Wort muß noch über EISIGS Auffassung der, wie gezeigt wurde, bei den meisten Capitelliden-Formen zeitweise in das Cölom vorgestreckten Fortsätze der Darmzellen gesagt werden, deren Lagerung auf den ersten Blick dazu verleiten könnte, sie für etwas den Chloragogenzellen Entsprechendes zu halten. EISIG glaubt, daß diesen Divertikeln der Darmzellen die Aufgabe obliegt, „den im Magendarmepithel gebildeten Chylus (soll heißen Verdauungsprodukte B.) der Periviseeralhöhle resp. der diese Höhle erfüllenden Hämolymphe zuzuführen“. Daher auch der von ihm gewählte Name „lymphatische Zelldivertikel“. Er bringt die Ausbildung einer so merkwürdigen Fähigkeit der Darmepithelzellen mit dem Mangel der Blutgefäße bei der Familie der Capitelliden in Zusammenhang, indem er die wohl zutreffende Annahme macht, daß bei den Anneliden wie bei den höheren Tieren die Verdauungsprodukte der Hauptsache nach von den Gefäßen aufgenommen werden und mit dem Blute abströmen; „ist ja doch bei den meisten mit Gefäßen ausgerüsteten Familien gerade der Darmkanal in besonders reichlicher

Weise mit solchen versorgt und schwimmt er ja bei den mit einem Darmsinus versehenen Formen geradezu im Blute."

Den ventralen Nebendarm der Capitelliden (der übrigens auch einigen Euniciden zukommt) betrachtet Eisig als „ein im Dienste der Respiration stehendes Organ, dazu bestimmt, das Atemwasser mit Umgehung des verdauenden und resorbierenden Magendarmes aus dem Hinterdarm direkt in den Oesophagus zu schaffen. Es ist bekannt, daß bei vielen Anneliden der Hauptteil der respiratorischen Tätigkeit dem Darm zufällt. Durch die Mund- oder Afteröffnung wird nämlich abwechselnd Wasser aufgenommen und wieder entleert und so dem im Bereiche des Darmes zirkulierenden Blute Sauerstoff zugeführt. Bei manchen der Kiemen entbehrenden Formen kommt es dann zu einer förmlichen Ansammlung von Gas im Darme. Bei der ganz auf Haut- und Darmatmung angewiesenen *Capitella* findet sich außer der Hinterdarmrinne auch noch eine in den Nebendarm führende Vorderdarmrinne, so daß hier die Trennung in einen verdauenden (resorbierenden) und einen der Atmung dienenden Darmabschnitt sich auch auf den die Nahrung aufnehmenden und zu Speiseballen formenden Traktusabschnitt erstreckt.

Zu den höchststehenden Würmern gehören die

D. Polychäten,

ausschließlich Meeresbewohner, welche zum Teil in selbstgebauten Wohnröhren leben (Sedentaria), teils freischwimmend oder kriechend sich bewegen (Errantia, Raubanneliden) und zumeist durch den Besitz eines Pharyngealapparates ausgezeichnet sind, der besonders bei den äußerst räuberischen Raubanneliden durch eine sehr komplizierte Kieferbewaffnung ausgezeichnet erscheint und sich durch zahlreiche Segmente hindurch erstrecken kann.

a) Anatomisches.

In den meisten Fällen besteht derselbe nach A. Lang aus zwei Teilen. „Der vordere Teil, in den der Mund führt, ist ein weichhäutiges Rohr, das innen häufig mit Papillen ausgestattet ist. Der hintere Teil ist durch die starke Entwicklung seiner Muskelschicht dickwandig und stellt den eigentlichen Pharynx (Rüssel) dar. Sein vorderes Ende trägt nach innen vorspringende Papillen oder einen kegelförmigen Fortsatz, oder außerdem noch (Errantia) 2 harte, chitinige Kiefer. Dieser Pharynx kann so vorgeschoben werden, daß sein vorderes bewaffnetes Ende frei nach außen vortritt und er nunmehr an seiner ganzen Oberfläche von dem vorderen, weichhäutigen Teile des Pharyngealapparates umgeben ist, dessen Papillen nach außen zu liegen kommen. Der vordere weichhäutige Teil wird also nach außen wie ein Handschuhfinger ausgestülpt, der eigentliche Pharynx folgt ihm durch Verschiebung nach. Die Ausstülpung erfolgt entweder durch einen Druck der perienterischen Flüssigkeit infolge einer Kontraktion des Hautmuskelschlauches oder durch die Kontraktion besonderer Protraktoren des Pharynx. Die Rückstülpung erfolgt durch besondere Retraktoren". (Fig. 138.)

Als Beispiel für die ganze Gruppe müssen die Aphroditen dienen, da wir in bezug auf die Physiologie des Verdauungsapparates nur über diese einigermaßen orientiert sind.

Der Rüssel führt bei *Aphrodite aculeata* in einen stark cuticularisierten dicken Oesophagus, der von manchen Autoren (DARBOUX) wohl auch als Magen (ventricule) bezeichnet wird und vor allem der mechanischen Zerkleinerung der Nahrungs-

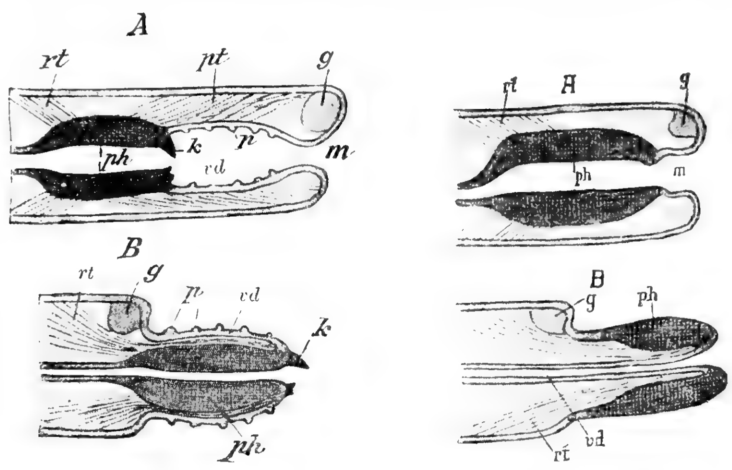


Fig. 138. Schematische Darstellung des Pharyngealapparates von Raubanneliden. *g* Gehirn, *ph* Pharynx, *k* Kiefer, *m* Mund, *rt* Retraktoren, *p* Protraktoren, *vd* vorderer weichhäutiger Teil des Pharyngealapparates, *p* Papillen desselben. A Pharyngealapparat im zurückgezogenen, B im ausgestülpten Zustande nach LANG).

körper dient[1]). Ein kurzes S-förmiges Zwischenstück vermittelt den Zusammenhang mit dem wichtigsten und umfangreichsten Abschnitt des Verdauungstraktes, dem Hauptdarm (Mitteldarm). Derselbe beginnt ziemlich breit, läuft durch den ganzen



Fig. 139. *Aphrodite aculeata.* Darmkanal mit den Divertikeln. *ph* der muskulöse Vorderdarm (Pharynx) (nach GEGENBAUER).

Fig. 140. *Aphrodite aculeata.* Ein Coecum (mit Carmin gefüllt im Original rot) (nach JORDAN).

1) DARBOUX (26—28) fand im „Magen" außer einer großen Menge von Diatomeen Reste verschiedener Crustaceen (besonders Amphipoden und Isopoden), Annelliden, Hydrozoen und Spongien. Seltener fanden sich kleine Gastropoden und Teile von Pteropoden, sowie auch Kalkteile von Holothurien.

Körper des Tieres nach hinten spitz zu, um in den kurzen, engen Enddarm überzugehen (Fig. 139). An den Darm setzen sich in segmentaler Anordnung 18 Paar seitlicher Blindschläuche an, die sich nach der Rückenseite umbiegen und, nachdem sie sich mehr oder weniger verzweigt haben, mit blasenartigen Erweiterungen endigen (Fig. 140).

In histologischer Hinsicht fällt der große Unterschied zwischen dem Epithel des geraden Hauptdarmes und seiner Aussackungen (Coeca) auf. Die Elemente des ersteren erscheinen bei enormer Länge sehr dünn; außerdem ist der ganze Zellkörper mit einer ungewöhnlich starken Membran bekleidet. Auf medianen Längsschnitten des Darmes sieht man, daß die Zellen auf zirkulär verlaufenden Wällen stehen. In der Mitte eines solchen Walles (Fig. 141) sieht man fast nur die Linien der Membranen und man würde vergessen, daß man Zellen vor sich hat, wären nicht die länglichen, sehr schmalen Kerne erkennbar. Da nach dem freien Ende die Zellen breiter werden, so erscheint der ganze Rand des Walles etwas weniger dicht von Linien durchzogen. Dem entspricht auch das Bild von Querschnitten (Flachschnitte durch das Epithel). Man sieht an solchen nach Jordan (66), wenn sie durch die Mitte der Wälle gehen, „winzige", treffen sie mehr die Kuppe, größere Ringe, „beide mit starken Membranen". Am freien, etwas keulenförmig verdickten Ende der Zellen läßt sich eine kappenförmige Cuticula nachweisen, welche mit der Membran, häufig unter Zwickelbildung, zusammenhängt. Jordan ist geneigt, diesen Zellen eine irgend erhebliche Bedeutung für den chemischen Verdauungsprozeß abzusprechen, und sieht die Bedeutung ihrer eigentümlichen Struktur hauptsächlich in dem Schutz gegen Verletzung von seiten der mit Hartgebilden durchsetzten Nahrung. Doch muß bemerkt werden, daß einzelne Zellen im Kopfteil winzige Kügelchen enthalten, die sich mit Hämatoxylin und Säurefuchsin stark färben und vielleicht als einzellige Schleimdrüsen aufzufassen sind.

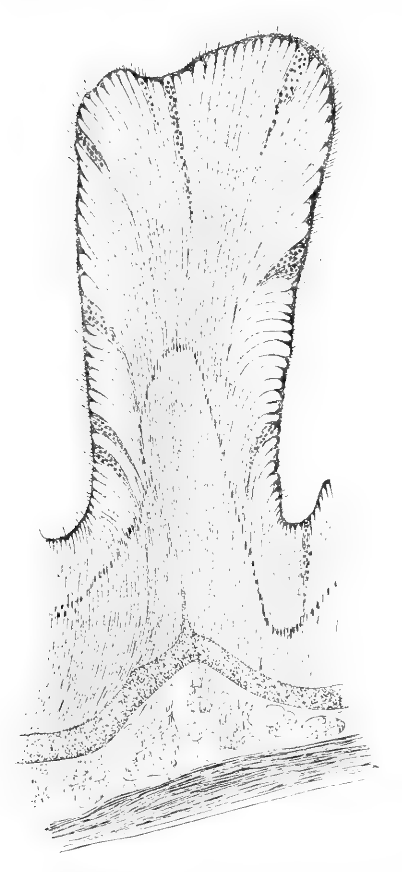


Fig. 141. *Aphrodite aculcata.* Medianer Horizontalabschnitt durch den Darm mit einem Epithelwall (nach Jordan).

Einen völlig anderen Bau weist das Epithel der Divertikel auf. An schwach vergrößerten Längsschnitten durch ganze Schläuche erkennt man, daß „fast überall da, wo der Schlauch blasenförmige Auftreibungen zeigt, das Epithel außerordentlich niedrig ist; nur in einzelnen Protuberanzen und überall da, wo der Schlauch ein enges Kaliber aufweist, sind die Zellen hoch und zeigen Keulenform". (Jordan, 66.) Demgemäß herrscht in den meist engen dorsalen Verzweigungen der hohe Zellentypus vor. Jordan läßt es dahingestellt, ob die niedrigen Zellen nur infolge der Dehnung der Wand in den weiten Abschnitten aus den keulenförmigen Zellen hervorgehen. Setti (128) beschreibt im wesentlichen zwei Zellarten,

Drüsenzellen, die an der Basis breiter sind, als am freien Ende, und fein granulierte Keulenzellen, deren Funktion nicht diskutiert wird. Als dritte Form gibt er „cellule di rimpiazzo" an, die kürzer als die anderen, das Schlauchlumen nicht erreichen. HASWELL (58) hatte seinerzeit behauptet, daß das Epithel der ventral gelegenen Coeca gleiche Beschaffenheit zeige, wie jenes des Hauptdarmes, während die dorsalen Verzweigungen drüsigen Charakter tragen, eine Anschauung, der später DARBOUX entgegentrat, dem sich auch JORDAN anschließt. „Im Prinzip unterscheiden sich beide Teile der Darmanhänge nicht, alle zelligen Elemente finden sich in beiden." DARBOUX (26—28) unterscheidet drei Arten von solchen: 1) Exkretionszellen, welche nach dem freien Ende hin stark vakuolisiert sind; die Vakuolen enthalten innerhalb einer farblosen Flüssigkeit gelbliche Konkretionen. Stets ist eine stärker entwickelte Vakuole mit enormer Anhäufung von Konkrementen vorhanden. 2) Sekretionszellen, bei welchen an Stelle der Vakuolen Tropfen treten, die im frischen Zustande hyalin erscheinen, an konservierten Präparaten aber Farbstoffe speichern (Eosin), und endlich 3) undifferenzierte kleine Zellen, aus einem dichten, nicht vakuolisierten Plasma bestehend, die als Jugendformen der beiden vorigen angesprochen werden. Fast niemals finden sich Exkretions- und Sekretionszellen an ein und derselben Stelle zusammen; in den dorsalen Ramifikationen sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle in den einzelnen blinden Aesten entweder nur die einen oder auch die anderen anzutreffen, doch sollen im ganzen die Exkretionszellen überwiegen. Dieser Behauptung DARBOUXs tritt JORDAN entgegen, der in seinen Präparaten zahlreiche Stellen fand, wo beiderlei Zellarten zusammen vorkommen, auch weicht er in der Beschreibung des histologischen Charakters in einigen Punkten ab. Nach JORDAN finden sich in den Darmdivertikeln zunächst keulenförmige Elemente (den Sekretionszellen DARBOUXs entsprechend), die nicht sowohl einzelne Tropfen, sondern traubenartig dicht aneinandergedrängte Tropfenhaufen enthalten, während der allerdings oftmals bescheidene Rest Plasma vakuolisiert erscheint. Auch handelt es sich nach JORDAN bei jenen Einschlüssen nicht um flüssige Tropfen, sondern um homogene kompakte Körper, die sich mit den meisten Farbstoffen stark färben und alkali- sowie säurebeständig sind.

Die „Exkretionszellen" DARBOUXs betrachtet JORDAN nur als völlig ausgereifte „Keulenzellen", die mit irgendwelcher Exkretion nichts zu tun haben. Er beschreibt sie als „große, helle, reich vakuolisierte Zellen, die im keulenförmigen, über die Front der anderen Zellen hervorragenden Kopfe einen Kranz von großen Vakuolen zeigen, in dessen Mitte gewöhnlich eine weitere Vakuole sich befindet, die sich in der Mehrzahl der Fälle an Größe von den anderen nicht unterscheidet. Bei ganz reifen Zellen trifft man in der Regel an der Spitze eine ganz große Vakuole. „Abgeschnürte, im Lumen der Coeca treibende Blasen weisen den gleichen Habitus auf, wie die keulenförmigen Auftreibungen der Zellen." (JORDAN.) Die Vakuolen der „Exkretionszellen" wären demnach nichts anderes als die umgewandelten „Tropfen" (Kugeln, JORDAN) der „Sekretionszellen", und JORDAN will alle Uebergänge zwischen beiden Formen an seinen Schnitten gesehen haben. Es würde sich also der Auffassung dieses Beobachters zufolge, abgesehen von den sogenannten „Resorptionszellen", in Wirklichkeit nur um eine Zellenart in den Divertikeln handeln, um Drüsen- oder Fermentzellen, welche immer in verschiedenen Entwicklungsstadien vorhanden sind und die Aufgabe haben, einen enzymhaltigen, im Hauptdarm zur Wirkung kommenden Verdauungssaft zu liefern.

b) Physiologisches.

Bei *Lagis Koreni* und *Arenicola* hat BRASIL (11—13) neuerdings den Sekretionsvorgang im Darm genauer untersucht. Seinen Beobachtungen zufolge sollen die Kerne der betreffenden, größtenteils

flimmernden Zellen an der Bildung der „Zymogengranula“, welche sich in ihnen finden, direkt beteiligt sein (Fig. 142a und b).

Aus der gegebenen Darstellung geht schon hervor, daß gegenüber allen bisher besprochenen Beispielen von Würmern der verschiedenen Klassen *Aphrodite* insofern eine Sonderstellung einnimmt, als hier nicht alle Teile des der eigentlichen Verdauung und Resorption dienenden „Magendarmes“ als funktionell gleichwertig gelten können, sondern daß ganz entsprechend dem verschiedenen Bau der auskleidenden Epithelzellen eine Teilung der Arbeit zwischen dem Hauptdarm und seinen seitlichen Aussackungen (Coeca) stattgefunden hat, in dem Sinne, daß die Sekretion des Verdauungssaftes ausschließlich von den letzteren besorgt wird, daß aber der Ort, wo jener zur Wirkung kommt, hauptsächlich die Höhlung des geraden Hauptdarmes ist. Die Divertikel dienen nicht mehr allein der Oberflächenvergrößerung der verdauenden und resorbierenden Fläche, wie bei den Turbellarien, Trematoden und Hirudineen, sondern es sind spezialisierte Organe geworden, welche nicht nur im morphologischen, sondern auch im physiologischen Sinne selbständig geworden sind. Einer weiteren Fortentwicklung dieses Prinzipes werden wir später bei den Crustaceen, Arachniden und Mollusken begegnen.

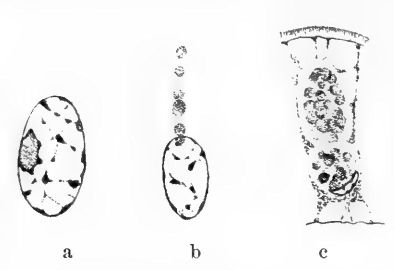


Fig. 142. *Arenicola marina.* Kerne aus Epithelzellen des Mitteldarmes (coecum). a Vorbereitungsstadium der Sekretion. b Ausstoßung von (Sekret-)Körnchen. c Zelle des Mitteldarmepithels mit Körnchen (Sekret), die aus dem Kern hervorgegangen sind (nach Brasil).

Hier handelt es sich zunächst noch um die Frage, ob und wie die im Hauptdarm verdauten und für die Resorption vorbereiteten Stoffe in jene Anhänge gelangen. Für die Aufklärung gerade dieser Verhältnisse hat sich Jordan (66) ein großes Verdienst erworben, indem er den Mechanismus klarlegte, welcher diese wichtigen Vorgänge beherrscht und reguliert.

In den Kreisen der Zoologen hat man seit lange, ich möchte sagen, instinktiv, gefühlt, daß sich die Divertikel des Aphroditen-Darmes in bezug auf ihre Funktion anders verhalten, als die morphologisch ähnlichen Aussackungen bei anderen Würmern, und es findet diese Ansicht Ausdruck in der Bezeichnung als „Leberschläuche“, womit deren Natur als Exkretionsorgane charakterisiert wird. In seiner Monographie der Capitelliden weist Eisig (32) auf die „mannigfache, auch im anatomischen Verhalten sich kundgebende Uebereinstimmung hin, welche zwischen den langen kanalförmigen, stets von Speisen frei bleibenden Darmdivertikeln von *Aphrodite aculeata* einer- und den Malpighischen Gefäßen andererseits herrscht“. Auch Darboux (26—28) kommt auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen zu dem gleichen Ergebnis. Er macht geltend, daß ein Eindringen von Nahrungsbestandteilen in die Coeca schon dadurch ausgeschlossen erscheint, weil sich in den

Fäkalien immer Partikel finden, besonders „un grand nombre de fragments de crustacés“, die ihrer Größe wegen in die Schläuche unmöglich eindringen können, auch konnte er niemals Nahrungsbestandteile in den Schläuchen nachweisen. Ebensowenig gelang es ihm, Karminpulver, welches den Tieren in den Darm injiziert wurde, in den Anhängen nachzuweisen. Auch KRUKENBERG fand bei allen von ihm untersuchten Aphroditen und Hermionen in den Coecalanhängen niemals feste Teile aus dem Darminhalt. Er gibt an, daß die Divertikel stets bei gefülltem und leerem Darm mit dem dunkelgrünen Verdauungssafte gefüllt sind. „Wäre es der Chymus, welcher sich in den Leberblasen (d. h. Auftreibungen der Coeca) angesammelt hatte, wie TH. WILLIAMS (142) glaubt, so müßten sich notwendig Unterschiede in der Färbung dieses Inhaltes, der aufgenommenen Nahrung entsprechend, geltend machen. Das ist aber nicht der Fall.“ Auch hält es KRUKENBERG für unverständlich, „wie die konstante und meist pralle Spannung der Leberblasen bei *Aphrodite* einen Eintritt des Speisebreies in die Lebergänge ermöglichen sollte, und außerdem scheint noch ein Sphinkter die intestinale Mündung periodisch zu verschließen, worauf schon MILNE EDWARDS hinwies“.

Doch blieben diese Angaben nicht unwidersprochen. So gibt SETTI (128) an, daß kleinste Nahrungspartikel sich auch in den Appendices, namentlich in deren blasigen Auftreibungen vorfinden; „e per quanto trasformate et diffuse in un liquido particolare sono però reconoscibili senza difficoltà; i succhi ghiandolari vi agiscono dunque qui pure e forse più attivamente che altrove. Ma dove si effettuano e come, gli ultimi processi della funzione digestiva? Qui veramente s'incontrano le difficoltà insormontabili col semplice appoggio dei dati anatomici perchè vengono a complicare le questioni varie circonstanze notevoli, che sono precisamente caratteristiche dell'organismo, di cui ci occupiamo.“

Ueber jeden Zweifel ist die Tatsache des Eindringens feiner körperlicher Teilchen in den Hohlraum der Coeca von *Aphrodite aculeata* von JORDAN (66) festgestellt worden. Er injizierte eine Aufschwemmung von Karminpulver durch den Mund bei mäßigem Druck. Nach 24 Stunden erscheinen viele der Divertikel vollständig rot, doch befindet sich die Hauptmasse des Karmins im Darm zu einem wurstförmigen, schleimumgebenen Ballen zusammengepreßt. Schnitte durch ein rot gefärbtes, in Sublimat konserviertes Coecum zeigen das Lumen vollständig erfüllt mit Karminteilchen; auch die dorsalen Ramifikationen sind nicht frei von dem Farbstoff, obwohl die Hauptmasse in den plumpen Verdickungen des ventralen Teiles sich befindet. Nun könnte man denken, daß die Injektion unter Druck die Ursache des Eindringens von Karmin in die Coeca war, doch konnte JORDAN diesen Einwand dadurch ausschließen, daß er die Injektion an vorher geöffneten Tieren vornahm; wurde der Druck im Darm zu hoch, so spritzte der Wurm die injizierte Flüssigkeit aus dem Anus in kräftigem Strahle wieder aus, die Divertikel aber blieben leer. Es dürfte daher das normale Eindringen feinster Nahrungsdivertikel in die seitlichen Aussackungen des Hauptdarmes bei *Aphrodite* wohl als ziemlich sicher gelten.

Die Tatsache, daß sich bei der Injektion einer verhältnismäßig dünnen Aufschwemmung von Karmin oder Schlemmkreide die festen Partikel nach längerer Zeit (24 Stunden) zu einer auffallend festen

Wurst zusammengepreßt im Hauptdarm vorfinden, scheint dafür zu sprechen, daß hier die gelösten sowie auch die festen, feinstverteilten Nahrungsstoffe von den Rückständen abgepreßt werden und in die Divertikel, als die allein resorbierenden Organe, gelangen; dies darf als eine sehr zweckmäßige Einrichtung gelten, wenn man berücksichtigt, daß *Aphrodite* im Sande lebt, „der sich wohl stets der Nahrung beimengen wird", und daß Crustaceen mitsamt deren Panzer verzehrt werden (vgl. Darboux, 27, p. 222, Abs. 1).

„Die im Oesophagus (wohl richtiger als Muskelmagen zu bezeichnen) mechanisch zerkleinerte Nahrung gelangt in den Hauptdarm, woselbst sie der Einwirkung des (von den Divertikeln gelieferten) Verdauungssaftes ausgesetzt wird. Es scheint, daß erst nach einer Reihe von Stunden, wenn die löslichen Körper ihre hydrolytische Spaltung erlitten haben, der Darm sich — bei verschlossenem Anus — heftig zu kontrahieren beginnt, so daß die Nahrung, soweit sie dies vermag, den einzigen Ausweg sucht, der ihr offen steht: die Mündungen der Coeca." Die Hauptfunktion des geraden Darmrohres mit seinem stark cuticularisierten Epithel wäre also nach Jordans Auffassung die einer Presse, die nur solche Nahrung in die Schläuche mit ihrem zarten resorbierenden Epithel gelangen läßt, welche diesem letzteren mechanisch nicht zu schaden vermag. „Dementsprechend ist der Hauptdarm selbst den Schädlingen (Sandkörner, Panzerteile) voll und ganz ausgesetzt, würde also, wie Jordan meint, stets verletzt werden, hätte er die resorptive Funktion und damit die Notwendigkeit beibehalten, eine zarte Oberfläche zu besitzen." Ich glaube nicht, daß man dieser Argumentation sich so ohne weiteres anschließen kann, denn es sind viele Beispiele bekannt (*Lumbricus*, *Arenicola* und andere), wo das sezernierende und resorbierende Epithel in fortdauernder Berührung mit scharfkantigen, festen Teilen (Erde, Sand) steht und dennoch seiner Funktion genügt. Der in allen solchen Fällen (auch bei *Aphrodite*) reichlich abgesonderte Schleim dürfte, wie ja auch bei Wirbeltieren, an sich ausreichenden Schutz gewähren. Es wird aber dadurch in keiner Weise die Tatsache einer Teilung der Arbeit zwischen Hauptdarm und Divertikeln, die auch histologisch durchaus gerechtfertigt ist, tangiert, und bleibt jetzt nur noch der „Filterapparat" zu besprechen, welchen Jordan beschreibt und durch den die Coeca gegen das Eindringen aller größeren körperlichen Elemente geschützt werden.

Die Divertikel entspringen aus dem Hauptdarm mit einem trichterförmigen Ansatz, der durch einen kurzen Halz in eine ziemlich große Ampulle führt (Fig. 140), die den zu besprechenden merkwürdigen Apparat einschließt. Schon Melard (103) hat angegeben, daß am Ursprung jedes Coecums zwei knorpelartige („pseudocartilagineux") Verdickungen existieren, welche durch Muskelfasern miteinander verbunden sind, durch deren Kontraktion die Mündung verschlossen würde. Nach Darboux handelt es sich dabei lediglich um Epithelverdickungen, die aus sehr kleinen Zellen gebildet seien. Jordan findet das Epithel in den erwähnten Ampullen der Coeca so stark verdickt, daß es den Hohlraum fast vollständig ausfüllt, und zwar in Form zweier dicker herzförmiger Platten, die zwischen sich einen Spalt freilassen (Fig. 143 A). Verbunden sind die Platten durch einen Teil des Schlauches, an dem das Epithel keinerlei Verdickung erfahren hat.

Die einander zugekehrten Flächen der Platten sind nun nicht eben, sondern löffelartig ausgehöhlt, so daß die ziemlich scharfen Ränder der beiden Löffel auf-

einander passen; während also zwischen beiden Platten ziemlich viel Raum sich befindet, zu dem der Zugang aus dem Darm ein ungehinderter ist, lassen die erwähnten Ränder oder Kanten nur eine ganz schmale Passage offen, die noch der-

Fig. 143. A. *Aphrodite aculeata.* Längsschnitt durch eine Ampulle mit dem Filterapparat (nach JORDAN). B. Querschnitt durch den Filterapparat (nach JORDAN).

gestalt mit Haaren besetzt ist, daß wirklich nur die feinstverteilten Substanzen aus dem „Filterraum“ in den Schlauch treten können.

In höchst eigentümlicher Weise erscheinen die Mitteldarmzellen umgebildet, welche den Filterapparat aufbauen. Schon an ihren freien, mit cilienähnlichen Fortsätzen der Cuticula ausgestatteten Enden fallen an dünnen Schnitten stark gefärbte gleichschenklige Dreiecke auf (Fig. 144, die ein Stück von Fig. 143 A stärker ver-



Fig. 144. *Aphrodite aculeata.* Gewebe des Filterapparates (Teil der Fig. 143 A stärker vergrößert) (nach JORDAN).

größert darstellt), deren Spitze nach der Basis der Zellen gerichtet ist. JORDAN zeigt, daß es sich dabei um nichts anderes, als um eine Art von lokalen Verdickungsschichten (Zwickel) der Zellmembranen handelt. An der Basis berühren sich die Dreiecke und bilden so eine Art cuticularer Verschlußplatte, auf welcher erst die

Cuticula mit den Haaren aufsitzt. Das Aussehen der Zellkörper läßt zunächst zweifeln, ob man es wirklich mit längsgetroffenen Zylinderzellen und nicht vielmehr mit Querschnitten zu tun hat. Das ganze Bild erinnert an ein Pflanzenparenchym oder an Chordagewebe. Die genauere Untersuchung lehrt nun, daß es sich dennoch um lange, im optischen Längsschnitt sichtbare Zellen handelt, deren Wände aber wellig geschlängelte Konturen zeigen. Die Trabekel, die man sieht, sind die Scheitel bezw. die Schnittlinien der Wellen. Die Zellen stellen in Wirklichkeit keine einfachen Zylinder dar, sondern der Länge nach aneinandergereihte blasenförmige Erweiterungen, und bilden so „ein kompliziertes Gerüst von starken cuticularen — säure- und alkalifesten — Membranen, das bei ausgesprochener Plasmaarmut sehr geeignet scheint, die Funktionen eines Hartgebildes zu erfüllen. (JORDAN.)

„In den sogenannten verzweigten Coecalanhängen wird nicht verdaut, in ihnen erfolgt keine Resorption von Verdauungsprodukten, sondern diese ‚Leberblasen‘ dienen lediglich der Sekretion, der Aufbewahrung und Ableitung des Sekretes. Sie sind nicht analog den Blindsäcken am Darmkanal der Hirudineen, vielleicht aber der sogenannten grünen Drüse der Siphonostomen.“

In dieser apodiktischen Weise äußerte sich seinerzeit KRUKENBERG über die physiologische Funktion der Blinddärme von *Aphrodite* und liefert damit abermals ein Beispiel seines vorschnellen Urteils und der ganz oberflächlichen Art seiner Untersuchungsmethode. Es sind daher auch die folgenden Angaben mit der nötigen Reserve aufzunehmen.

KRUKENBERG sammelte von zahlreichen Exemplaren von *Aphrodite aculeata* in Triest über 150 g des flüssigen Inhaltes der Darmdivertikel („Galle“, wie er den Saft nennt). Die Tiere wurden an der Bauchseite geöffnet, der Darm freigelegt, die Divertikel durch eine Pinzette fest verschlossen und darmwärts von dieser Stelle abgeschnitten und in ein Gefäß entleert. Das spezifische Gewicht der stark alkalischen Flüssigkeit betrug 1,055. Sie wurde auf dem Wasserbade eingeengt und mit viel Alkohol absol. versetzt. Der Geschmack war stark bitter. KRUKENBERG (80) vermutet, „daß eine der Glykocholsäure ähnliche Substanz in der *Aphrodite*-‚Galle‘ vorkommt“, hält aber doch die Anwesenheit von Gallensäuren nicht für sichergestellt.

Bezüglich der Wirkung des in den Divertikeln von *Hermione hystrix* und *Aphrodite aculeata* enthaltenen alkalisch reagierenden Verdauungssaftes gibt KRUKENBERG an, daß er in thymolisierter alkalischer (2-proz. Soda) und neutraler wässeriger Flüssigkeit rohes und gekochtes Fibrin im Laufe von $^1/_2$—2 Stunden verdaut. „Es finden sich unter den Verdauungsprodukten Peptone, und sehr reichlich bilden sich durch Neutralisation fällbare Eiweißkörper. Ein Liter steifer Fibringallerte (! B.) wurde in wenigen Stunden verdaut, ohne daß unter den Verdauungsprodukten Tyrosin und Leucin nachweisbar waren (? B.), und auch die Bromwasserreaktion gelang mit der verdauten Masse nie“ (? B.). KRUKENBERG glaubt daher, daß es sich um ein tryptisches Enzym besonderer Art handelt, welches er auch bei anderen Polychäten (*Arenicola*) sowie bei Oligochäten (*Lumbricus*) nachgewiesen haben will und als „Isotrypsin“ zu bezeichnen vorschlug, und dem er auch eine schwach verdauende Wirkung auf rohes Fibrin in 0,5-proz. Weinsäure, 0,5- und 1-proz. Milchsäure sowie in 0,5-proz. Essigsäure zuschreibt. „Wurde der Verdauungssaft aus den Leberblasen durch Auswaschen sorgfältig entfernt, so ließen sich aus diesen durch Extraktion mit Glyzerin oder 2-proz. Sodalösung tryptisch wirksame Flüssigkeiten gewinnen, jedoch von viel geringerer Wirksamkeit, als sie das natürliche Sekret besaß.“ „Wurde der Verdauungssaft auf einen Gehalt von 0,1-proz. HCl oder 4-proz. Essigsäure gebracht, so wirkte er während mehrerer Tage nicht fibrinverdauend“, woraus KRUKENBERG auf die Abwesenheit eines peptischen Enzyms schließt. Auch

an einem diastatischen Enzym soll der Verdauungssaft reich sein. Aus dem Darmkontenten erhielt KRUKENBERG durch Extraktion mit Wasser „neben Diastase dasselbe tryptische Enzym, welches in den Leberblasen aufgefunden wurde, während Pepsin auch in diesen Auszügen fehlte. Aus dem gereinigten Darmrohre und insbesondere aus dem ösophagealen Abschnitt desselben ließen sich bei *Aphrodite aculeata* durch Behandlung mit Glyzerin, 0,2-proz. HCl, 2-proz. Sodalösung oder Wasser keine diastatisch, tryptisch oder peptisch wirkenden Auszüge gewinnen."

Aus allen diesen Angaben KRUKENBERGS ergibt sich wohl nur so viel mit einiger Sicherheit, daß im Sekret der Darmdivertikel eine in seinen Wirkungen dem Trypsin ähnliche Protease sowie ein amylolytisches Enzym enthalten sind, was auch von DARBOUX bestätigt wurde.

Bei *Lagis Koreni* untersuchte neuerdings BRASIL (13) die verdauende Wirkung der einzelnen Darmabschnitte, indem er dieselben isoliert in starken Alkohol brachte, trocknete, zerrieb und mit Wasser extrahierte. Die gelblich gefärbten Extrakte wurden dann in üblicher Weise geprüft. Nach Zusatz von Reisstärke ließ sich in den Auszügen der vorderen Darmhälfte stets Zucker nachweisen, woraus auf das Vorhandensein einer Amylase zu schließen ist. Die Granula in den Zellen der hinteren Hälfte des Mitteldarmes glaubt BRASIL als Vorstufe (Zymogen) eines tryptischen Fermentes ansprechen zu dürfen, indem es ihm sowohl bei *Lagis* wie bei *Arenicola* gelang, mit den Extrakten die Tryptophanreaktion zu erzielen. Nähere Angaben fehlen leider. Die Anwesenheit einer Lipase ließ sich nur wahrscheinlich machen. Die in den Zellen oft massenhaft vorhandenen Fetttropfen sind zweifelsohne als Reservematerial zu bezeichnen, dagegen scheint Glykogen durchaus zu fehlen.

Was nun schließlich die angebliche exkretorische Funktion der Darmdivertikel von *Aphrodite* betrifft, so soll eine solche um so weniger geleugnet werden, als es auch anderweitig bekannt ist, daß unzweifelhaft sezernierende Zellen imstande sind, körperfremde Stoffe auszuscheiden. DARBOUX sah nach Injektion gewisser Farbstoffe (Indigkarmin, Säurefuchsin, Bismarckbraun, Safranin, Methylgrün) in die Leibeshöhle gefärbte Vakuolen in den „Exkretionszellen" auftreten, während dies bei Anwendung anderer (Lackmus, Karmin) nicht der Fall war. Auch will er Harnsäure (Urate), ja sogar Harnstoff in den Vakuolen jener Zellen nachgewiesen haben. Es scheint mir aber ganz unberechtigt, aus dem Umstande, daß gewisse Zellen exkretorische Funktion haben, zu schließen, daß ihnen eine solche ausschließlich zukommt. Vielmehr kennen wir, wie aus dem Folgenden sich noch ergeben wird, eine Menge von Fällen, wo Exkretion, Sekretion und Resorption in einer und derselben Zelle vereinigt sind, und es gilt dies namentlich von den Zellen jener Organe, welche bei wirbellosen Tieren gewöhnlich als „Leber" bezeichnet werden, zu welchen auch die Darmdivertikel von *Aphrodite* gehören.

E. Echiuren (Gephyreen).

Sehr bemerkenswerten Verhältnissen begegnet man bei den Echiuren (Gephyreen), Borstenwürmern mit einem schlauchförmigen, ganz ungegliederten oder nur undeutlich gegliederten Körper, an dessen Kopfende sich häufig ein rüsselförmiger Anhang findet, dessen entweder schaufelförmiges (*Echiurus, Thalassema*) oder in zwei Schenkel ausgebreitetes Ende (*Bonellia*) einerseits der Fortbewegung und der Herstellung der Wohnungen (Sandröhren von *Echiurus*), andererseits aber

auch dazu dient, die Nahrung schöpfend aufzunehmen und sie in den an seiner Basis beginnenden geschlossenen Verdauungskanal zu führen. Diesem Zweck des Fressens dient hauptsächlich das bei den lebenden Echiuren häufig zu beobachtende Einrollen des Rüssels und andererseits das weite Hervorstrecken desselben, während das Tier selbst in seinem Schlupfwinkel zurückbleibt. (Greeff, 53.) Die aufgenommene Nahrung, meist aus Sand und Schlamm bestehend, zeigt bestimmte äußere Formen; es sind auf beiden Seiten abgerundete Sandzylinderchen, wie es scheint eine Bissenbildung beim Durchtritt durch die Rüsselbasis und den Anfang des Schlundes (Greeff). Der Darm ist bei allen Echiuren von beträchtlicher Länge und beschreibt innerhalb der Körperhöhle zahlreiche und weite Windungen. Die ganze Innenfläche ist wie die des Rüssels bewimpert. In der unter dem flimmernden Zylinderepithel gelegenen Bindegewebsschicht liegen — und dies ist ein für diese Würmer besonders charakteristisches Strukturverhältnis — mehrzellige Drüsen von bräunlicher oder gelblicher Farbe, deren Ausführungsgang in das Lumen des Darmes mündet. Der längste Abschnitt des Darmes (Mittel- oder Hauptdarm) ist im Leben mit einer bräunlich oder gelblich gefärbten Flüssigkeit prall gefüllt, „welche eine große Menge von unregelmäßig geformten, meist braunrötliche Pigmentkörner einschließenden Zellen enthält, die deutlich amöboide Bewegungen erkennen lassen. Diese Formelemente sind sehr ähnlich denjenigen, wie sie sich auch in der Leibeshöhlenflüssigkeit finden". Auch in der drüsenhaltigen subepithelialen Gewebsschicht fand Greeff „auffallend reichlich zellige Elemente", desgleichen zeigen auch die „Blutkörperchen" die gleiche Beschaffenheit wie jene frei im Darm vorkommenden Zellen, so daß es sehr naheliegt, anzunehmen, daß die letzteren der Resorption von Nährstoffen dienen, mit denen sie sich im Darm beladen, um sie zurückwandernd an die Gewebe abzugeben. Gestützt auf die braune Farbe der Einschlüsse, hat Brandes seinerzeit die Vermutung ausgesprochen, daß es sich dabei um braune, aus dem verschluckten Meeressand aufgenommene Algenzellen handelt, denen er, wenn sie in die Gewebe gelangen, eine ähnliche Rolle zuschrieb wie den Zooxanthellen oder Zoochlorellen. Doch fehlt zunächst jeder Grund für eine solche Behauptung, die außerdem von vornherein als äußerst unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. Für die Deutung gewisser später zu erwähnender Befunde am Darm von Echinodermen sind diese Beobachtungen von Greeff an Echiuren von größtem Interesse. Es scheint mir kaum fraglich, daß amöboide Wanderzellen noch in vielen anderen Fällen bei der Darmresorption beteiligt sind, wie es ja auch für Wirbeltiere oft behauptet wurde, doch mangelt es leider noch sehr an genaueren Untersuchungen, und dürften gerade wirbellose Tiere besonders geeignetes Material liefern.

V. Die Rotatorien (Rädertiere).

Die Rotatorien lassen sich wohl am besten an den so außerordentlich vielgestaltigen Stamm der Würmer angliedern. Ueber die Ernährungsverhältnisse derselben ist leider so gut wie nichts bekannt. Ihrem Bau nach zeigen sie freilich wenig Aehnlichkeit mit irgendwelchen anderen vollentwickelten Würmern und lassen sich am ehesten mit den Larven vom *Trochophora*-Typus vergleichen. „Das Kopfende verbreitert sich nach vorn zur Radscheibe, einem Apparat von sehr wechselndem Aussehen, dessen Rand mit sehr kräftigen Wimpern bedeckt ist. Die lebhafte Strudelung derselben dient sowohl zum Schwimmen, wie auch zur Zuleitung der Nahrung nach dem ventral an den Wimperreif anschließenden Mund. Der Darm besteht aus dem Kaumagen (Pharynx), Drüsenmagen und Enddarm und ist mit Aus-

nahme des ersteren von Wimpern ausgekleidet. Der Kaumagen trägt zwei mit Kauleisten bedeckte Chitinplatten, die beim lebenden Tier zum Zerkleinern der Nahrung beständig gegeneinander klappen. Auf Einzelheiten seines Baues kann hier nicht eingegangen werden, und muß hauptsächlich auf die Darstellung von PLATE (115a) verwiesen werden. Zwischen Kaumagen und Drüsenmagen stellt ein kurzes, zylindrisches Rohr (Oesophagus) die Verbindung her. Der Drüsenmagen stellt einen länglichen, weiten Sack dar, dessen Wände mit Drüsen reich ausgestattet sind." „Wenn die Tiere gut genährt sind, sieht man darin große hervortretende Zellen oder vielmehr rundliche, mit Körnern, Tröpfchen und oft auch mit sehr lichtbrechenden Kernen täuschend gleichenden Fetttröpfchen erfüllte Säckchen. Gewöhnlich sind alle diese Vakuolen mit diesen gelblich oder bräunlich gefärbten Körpern angefüllt, aber bisweilen sieht man auch (bei *Brachionus*) mit einer hellen Flüssigkeit erfüllte Blasen. Bei Individuen, welche einige Zeit gefastet haben, weist der Magen kaum solche Erweiterungen auf, und man kann dann im Innern die Wimperbewegung wahrnehmen. An den Beginn dieses Magens sind (bei *Brachionus*) zwei seitliche Drüsen (Magendrüsen) angeheftet . . . Der außerordentlich kontraktile Darm (Enddarm) wechselt sehr in seinem Aussehen. Fast unkenntlich, wenn er mit in Verdauung begriffenen Stoffen angefüllt ist, sieht er im leeren Zustande wie eine große aufgeblasene Birne oder wie ein gefalteter Dickdarm aus." (VOGT und YUNG, 135.)

Für *Hydatina senta* bildet nach MAUPAS und NUSSBAUM (zit. nach 77 a) *Euglena viridis* eine sehr geeignete Nahrung. Für die Ernährung der viel kleineren *Anuraea* fand KRÄTZSCHMAR (77 a) *Kirchneriella lunaris*, eine kleine, halbmondförmige Alge, sehr geeignet.

VI. Die Verdauungsvorgänge bei den Würmern.

(Zusammenfassung.)

Nirgends stößt der Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der Verdauungserscheinungen bei irgendeiner der größeren systematischen Tiergruppen auf größere Schwierigkeiten als bei den Wirbellosen, und es ist dies sehr wohl begreiflich, wenn man berücksichtigt, daß es sich sonst nirgends um eine auch nur annähernd vergleichbare Verschiedenheit der Lebensbedingungen handelt. Tritt dies schon bei den niedersten einzelligen Tierformen oft in der auffälligsten Weise hervor, so macht sich die gleiche Tatsache doch noch in ungleich höherem Maße bei den Metazoen geltend, namentlich wenn die Glieder einer größeren Gruppe so außerordentliche Verschiedenheiten in bezug auf ihre Ernährungsbedingungen aufweisen wie die Würmer. Dazu kommt noch, daß wir zurzeit überhaupt nur bei einigen wenigen Formen etwas genauer über die Ernährung und Verdauung unterrichtet sind und eine Verallgemeinerung bei der erwähnten Sachlage kaum oder doch nur mit großen Einschränkungen und höchstens für die nächstverwandten Arten zulässig erscheint.

Den einfachsten Verhältnissen, welche unmittelbar den Anschluß an die Cnidarier vermitteln, begegnen wir bei den Plathelminthen (Turbellarien), und von diesen wieder bei den acölen Turbellarien, deren Nahrungsaufnahme und Verdauung in manchen Fällen sogar an die Protisten (Infusorien) erinnert. Das Schlund-

rohr mündet hier nicht in eine besondere verdauende Höhle (Darm), sondern unmittelbar in ein „verdauendes Parenchym", welches im einfachsten Falle eine von Kernen durchsetzte Plasmamasse (ein Syncytium ähnlich dem Plasmodium eines Myxomyceten) darstellt und bisweilen sogar als eine Art von Pseudopodium aus dem Munde hervortritt, um Nahrung aufzunehmen (Sabussow, 120a), während es sich bei anderen Formen mehr um ein plasmatisches Netz- oder Gerüstwerk handelt, welches von zahlreichen, wohl charakterisierten Zellen durchsetzt wird, die als typische amöboïde „Freßzellen" (Phagocyten) fungieren und an der intracellularen Verdauung lebhaft beteiligt sind. Die übrigen Turbellarien (Rhabdocölen, Dendrocölen) besitzen sämtlich einen gut entwickelten, entweder einfachen oder verzweigten Darm, dessen Epithel, ähnlich wie bei den Cnidariern, aus zweierlei Zellformen besteht, Drüsenzellen und bewimperte, amöboïd bewegliche Zellen, von welchen es in mehreren Fällen sicher festgestellt ist, daß sie feste Nahrungspartikel in ihr Inneres aufnehmen und intracellular verdauen. Bei der Art der Fraßobjekte der meisten Turbellarien (sie verzehren verhältnismäßig große Tiere, wie Schnecken, Würmer, Insektenlarven u. a. m.) kann es nicht bezweifelt werden, daß, ganz wie bei den Cnidariern, neben der intracellularen Verdauung auch extracellulare Verdauungsvorgänge eine wesentliche Rolle spielen, indem durch sie, wie dort, eine Art von Vorverdauung eingeleitet wird, welche die Nahrungskörper erst in eine für die Aufnahme durch Zellen geeignete Form überführt, d. h. sie in einen Brei feiner Partikel verwandelt. In vielen Fällen (Landplanarien und manche Polycladen) scheint diese extracellulare Vorverdauung sich nicht sowohl im eigentlichen Darm, als vielmehr in dem vorstülpbaren Pharynx abzuspielen, wobei möglicherweise das Sekret der in der Umgebung gelegenen sogenannten „Speicheldrüsen" eine Rolle spielt. Auch bei einzelnen parasitisch lebenden Trematoden (*Distomum hepaticum*) scheint sich die Verdauung der Hauptsache nach intracellular im Epithel des reich verzweigten Gabeldarmes abzuspielen. Wie bei den Cnidariern, fungiert auch bei den Turbellarien (und Trematoden) das Verdauungssystem mangels eines Blutgefäßsystems (und einer Leibeshöhle) zugleich als Gastrovaskularapparat, in welchem durch Flimmerbewegung und Kontraktion der Leibeswand die Ernährungsflüssigkeit herumbewegt und verteilt wird.

Wie die Turbellarien hinsichtlich ihrer Ernährung und Verdauung durchaus an die Cnidarier sich anschließen und in manchen Fällen fast völlig übereinstimmende Verhältnisse erkennen lassen, so treten die nahen physiologischen Beziehungen zwischen beiden Tiergruppen auch darin hervor, daß bei den acölen Turbellarien auch symbiotisch lebende Algen (Zoochlorellen und Zooxanthellen) in einigen Fällen konstatiert sind, die um so größeres Interesse bieten, als hier das symbiotische Verhältnis viel weiter gediehen und deutlicher entwickelt erscheint als in allen anderen sonst bekannten Beispielen dieser Art. Es darf als sicher erwiesen gelten, daß die grüne *Convoluta Roscoffensis* sich tatsächlich nur von ihren Zoochlorellen ernährt und keinerlei andere Nahrung aufnimmt, was weder bei Protisten noch bei Cnidariern sicher erwiesen ist.

Außerordentlich verbreitet ist bei den Würmern der Parasitismus, womit in der Regel eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion

des Verdauungsapparates Hand in Hand geht. Vollständig ist er bei Cestoden (Bandwürmern) geschwunden, und erfolgt demgemäß die Ernährung hier nur durch Aufsaugung der den Körper dieser Endoparasiten umspülenden Säfte des Wirtstieres. Fast durchwegs parasitisch leben auch die Nemathelminthen, eine äußerst artenreiche, aber leider physiologisch noch wenig untersuchte Gruppe fadenförmiger, teils mikroskopisch kleiner, teils bis meterlanger Würmer, die ein ganzes Heer äußerst gefährlicher Parasiten bei Pflanzen und Tieren stellen. Hier fehlt bei den Acanthocephalen Mund und Darm vollständig wie bei den Cestoden. Auch bei den geschlechtsreifen Gordiiden ist der Mund durch Ueberwucherung der Cuticula geschlossen. Ein After fehlt bei verschiedenen Nematoden, so bei den Mermithidae, bei *Ichthyonema*, bei *Filaria medinensis*. Bei der hermaphroditischen Generation von *Allantonema mirabile* ist der Darm ganz verkümmert. Eine mehr oder weniger weitgehende Verkümmerung desselben läßt sich auch bei anderen Nematoden nachweisen (*Attractonema, Sphaerularia*). In anderen Fällen finden wir aber trotz rein parasitischer Lebensweise nicht nur einen mehr oder weniger komplizierten Apparat für Aufnahme von Nahrung, sondern auch einen wohlentwickelten Magendarm. Gleichwohl erscheint es nicht ausgeschlossen, daß auch in diesen Fällen (z. B. bei Ascariden) die Ernährung hauptsächlich durch Vermittlung der Haut erfolgt. Die eigentümlich gebauten epitheloïden Elemente des Hautmuskelschlauches (Längsmuskeln) der meisten Nematoden sind vielleicht bei der Assimilation und namentlich auch der Speicherung von Nährstoffen ganz wesentlich beteiligt.

Im allgemein lassen sich am Darm der Würmer rein morphologisch drei Abschnitte unterscheiden: 1) der Vorderdarm, der insbesondere bei der Nahrungsaufnahme eine wichtige Rolle spielt und mit den mannigfachsten Einrichtungen znm Erfassen, Zergliedern und Weiterbefördern der Nahrung (Pharynx, Kiefer, Zähne, Stilette) ausgestattet ist; 2) der Mitteldarm (Magendarm) als eigentlich verdauender Hauptabschnitt des Darmes und 3) der meist sehr kurze ektodermale Enddarm (Mastdarm), bestimmt, die unverdaulichen Nahrungsreste nach außen zu befördern. Bezüglich der außerordentlich mannigfaltigen Bauverhältnisse des Vorderdarmes muß auf die speziellen Abschnitte verwiesen werden. Der Mitteldarm verläuft in der großen Mehrzahl der Fälle als ein gerades Rohr durch den Körper, welches auch bei den höheren Würmern (Nemertinen, Hirudineen, Aphroditeen) oft ähnlich wie bei vielen Plathelminthen mit seitlichen Aussackungen versehen ist, die teils dem Zweck dienen, die Kapazität des Organes zu vergrößern (Hirudineen), teils als speziell der Sekretion von Verdauungssäften und der Resorption dienende Anhänge entwickelt sind (Aphroditeen), vergleichbar der „Leber“ der Crustaceen und Mollusken. Oft zeigt der Magendarm nur an den Grenzen der aufeinander folgenden Segmente Einschnürungen (manche Oligochäten). Bei den Lumbriciden wird die resorbierende Oberfläche des Magendarmes dadurch vergrößert, daß seine dorsale Wandung sich der Länge nach in das Lumen des Darmes einstülpt und so ein in der dorsalen Mittellinie des Darmes gegen die Leibeshöhle zu gespaltenes Rohr, die Typhlosolis, bildet.

Die Wandungen des Darmes bestehen fast überall aus zwei

Schichten, einer äußeren Muskelschicht (fehlt bei Nematoden) und einer inneren Epithelbekleidung, deren Elemente in den einzelnen Fällen ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten können. Meist handelt es sich um mehr oder weniger hohe Zylinderzellen, deren freies Ende entweder einen Stäbchensaum trägt (*Ascaris, Lumbricus*) oder auch oft mit Cilien besetzt erscheint. Die Fähigkeit amöboïder Bewegung, die für die Plathelminthen (Turbellarien, Trematoden) so charakteristisch ist, fehlt meist bei den höher organisierten Würmern. Bei *Lumbricus* sind retraktile cilien- oder stäbchenförmige Fortsätze der Darmzellen beschrieben worden, doch ist es unsicher, ob sie bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen; auch bei den Capitelliden scheint das Darmepithel aus formwechselnden Zellen zu bestehen, wenigstens beschreibt Eisig lange, keulenförmige Fortsätze, welche zu Zeiten durch die Muscularis in die Leibeshöhle vorgestreckt werden.

Sehr häufig findet man zwei Arten von Zellen im Mitteldarm, typische, mit Sekretkörnchen erfüllte Drüsenzellen und wohl hauptsächlich der Resorption dienende Nährzellen, in einer Verteilung, wie sie in ähnlicher Weise auch schon bei den Cnidariern bekannt ist. Sehr mannigfaltig und ihrer Bedeutung noch vielfach unklar sind verschiedene geformte Einschlüsse in den Zellen. Farblose oder farbige Tropfen, Vakuolen von sehr wechselnder Größe, die oft wieder feste kugelförmige Gebilde oder andersartige Konkremente umschließen, Fetttröpfchen, gelegentlich wohl auch kristallinische Bildungen sowie Pigmentkörnchen finden sich in den Zellen (mit Ausnahme der Drüsenzellen) mehr oder weniger reichlich. Zweifellos handelt es sich zum Teil um gespeichertes Assimilationsmaterial, welches aus dem Darminhalt aufgenommen wurde. Anderenteils, und dies gilt z. B. sicher von den farbigen Kugeln bei den Capitelliden, stellen die Einschlüsse Sekrete dar, bestimmt, in den Darm ausgeschieden zu werden, um hier der extracellularen Verdauung zu dienen. Endlich handelt es sich teilweise auch um Exkrete, so daß demnach die Darmzellen sehr verschiedenen Funktionen dienen.

Da äußere Anhangsdrüsen im allgemeinen fehlen und, wo sie entwickelt sind, ihr Sekret in der Regel in den Vorderdarm oder in die Mundhöhle entleeren, so muß angenommen werden, daß in allen den Fällen, wo die Verdauung extracellular erfolgt, Epithelzellen des Mitteldarmes als einzellige Drüsen fungieren, sei es nun, daß solche besonders differenziert sind oder nicht. Handelt es sich (wie bei den Turbellarien und Nemertinen) um die Bewältigung so großer Nahrungskörper, daß sie ohne vorgängige Zerkleinerung nicht in den eigentlich resorbierenden Teil des Darmtraktes gelangen können, so findet oft, ähnlich wie bei manchen Cnidariern, eine Art Vorverdauung statt, die sich meist im Vorderdarm (Pharynx) vollzieht und bei der dann entweder das Sekret einzelliger Drüsen, die dort im Epithel entwickelt sind (Nemertinen) oder wohl auch in der Umgebung liegen (Speicheldrüsen der Turbellarien), beteiligt erscheint. Durch eine sehr eigenartige Wirkung zeichnet sich das Sekret der Speicheldrüsen der von Wirbeltierblut lebenden ektoparasitischen Egel (Hirudineen) aus, indem es eine sehr stark gerinnungshemmende Wirkung entfaltet, wodurch natürlich die Aufnahme von Blut wesentlich erleichtert wird.

Wo der Mitteldarm sich seitlich verzweigt, macht sich oft ein

sehr auffallender Unterschied der Struktur der Zellen im Bereiche des geraden Hauptdarmes und der seitlichen Divertikel (Darmäste) bemerkbar, eine Differenz, die an sich schon auf eine entsprechende Verschiedenheit der Funktion hinweist. LANG hat diese Tatsache schon bei gewissen Polycladen hervorgehoben, doch erreicht die Differenzierung den höchsten Grad der Entwicklung erst bei den Aphroditeen, wo die Darmanhänge gewissermaßen zu besonderen Organen geworden sind, die nunmehr allein der Sekretion von Verdauungssaft, der Resorption und teilweise wohl auch der Exkretion dienen, während dem geraden Hauptdarm nur noch mechanische Leistungen obliegen.

Außerordentlich lückenhaft und unvollkommen sind unsere Kenntnisse über den Chemismus der Wurmverdauung. Bezüglich der Reaktionsverhältnisse liegen ein paar Angaben vor, aus denen sich ergibt, daß bei einigen freilebenden Nordsee-Nematoden der ganze Mitteldarm sauer (auf Lackmus) reagiert. Das gleiche gilt vom Darm einiger Hirudineen. Dagegen reagiert das Sekret der Darmdivertikel von *Aphrodite* stark alkalisch. Im allgemeinen wird man kaum fehlgehen, wenn man den unzweifelhaft vorhandenen proteolytischen Enzymen der Würmer tryptischen Charakter zuschreibt. Auch diastatische Enzyme sind in einigen Fällen nachgewiesen.

Ganz unklar, ja man kann wohl sagen noch immer völlig rätselhaft ist die funktionelle Bedeutung gewisser, zum Verdauungstraktus (und zugleich zu den Blutgefäßen) in naher Beziehung stehenden Zellen, welche sich als bothryoïdales Gewebe bei den Hirudineen, als sogenannte „Chloragogenzellen" bei Oligochäten entwickelt finden und speziell bei den letzteren den Darm dicht umhüllen. Daß ihnen eine exkretorische Funktion zukommt, erscheint wohl sicher, daß sie aber auch bei der Assimilation der resorbierten Nährstoffe eine wichtige Rolle spielen, darf vielleicht als wahrscheinlich gelten.

Literatur.

Vermes.

1. ***Abderhalden, E.,*** *und* ***Heise, R.,*** *Ueber das Vorkommen peptolytischer Fermente bei Wirbellosen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 62 (1909), p. 136.*
2. ***Apathy,*** *Die Halsdrüsen von Hirudo med. Biol. Ctbl., Bd. 18 (1898).*
3. — *Die Beschaffenheit und Funktion der Halsdrüsen von Hirudo. Rev. d. Ertesitö, Sitz. d. med.-naturwiss. Sektion d. Siebenbürg. Museums, I. med. Abt., Bd. 19 (1897), 22. Jahrg.*

3a. ***Bardeen, C. R.,*** *a) On the Physiology of the Planaria maculata. Amer. Journ. Physiol., Vol. 5 (1901), p. 1; b) The fonction of the brain in Planaria maculata. Amer. Journ. Physiol., Vol. 5, p. 175.*

4. ***Bertelli, D.,*** *Sulle glandole salivari nella Hirudo med. Arch. ital. de Biol., Vol. 1 u. 2.*
5. — *Ricerche anatomico sulle glandule perifaringee della Hirudo. Monit. Zool. Ital., Vol. 7 (1896).*
6. ***Böhmig, L.,*** *Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51 (1890).*
7. ***Bosc*** *und* ***Delezennes,*** *Imputrescibilité du sang rendu incoagulable par l'extrait de sangsue. Compt. rend. Paris, T. 123 (1896).*
8. ***Bourne,*** *Contributions of the anatomy of the Hirudinea. Journ. of microsc. Sc., N. S. Bd. 24 (1884).*
9. ***Brandes, G.,*** *Gibt es im Tierreich assimilierende Gewebe? Naturwiss. Wochenschr., 1902, p. 258.*
10. ***Brandt*** *und* ***Ratzeburg,*** *Med. Zoologie etc., Bd. 2, Berlin 1833.*

11. **Brasil, L.,** *Apparail digestive des Polychaetes. Arch. de Zool. expér. (4), T. 2 (1904).*
12. — *Origine et rôle de la secrétion des coecums oesophagiens de l'Arenicola. Arch. de Zool. expér. (4), T. 1 (1903), Notes et Revue, No. 1.*
13. — *Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides polychaetes. Arch. de Zool. expér. (4), T. 2 (1904), p. 91.*
14. **Braun, A.,** *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Vermes, Ia, 1887, p. 677 ff.*
15. **Bunge, E.,** *Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 8 (1883), p. 48.*
16. — *Ueber das O-Bedürfnis der Schlammbewohner. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 12 (1888), p. 565.*
17. — *Weitere Untersuchungen über die Atmung der Würmer. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 14 (1890), p. 318.*
18. **Bürger, T.,** *Die Nemertinen. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 22. Monogr., 1895.*
19. **Carlet, G.,** *Sur le mecanismes de la succion et de la deglutition chez la sangsue. Compt. rend. Paris, T. 96 (1883), p. 1244, 1439.*
20. **Claparède, F.,** *Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 19 (1869).*
21. **Combault, A.,** *Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation des Lombriciens. I et II. Journ. de l'Anat. de la Physiol., T. 45 (1909), No. 4 et 5, p. 474.*
22. **Croockewit, J. M.,** *Notes of the structure of the jaws and salivary glands of Hirudo med., Utrecht 1894.*
23. — *Ueber den Kiefer der Hirudineen. Zool. Anz., 16. Jahrg., p. 427.*
24. **Cuénot, L.,** *Etudes physiologiques sur les Oligochaetes. Arch. de Biol., T. 15 (1898).*
25. — *Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. de Zool. expér., (2), T. 19 (1891).*
26. **Darboux, Gaston,** *Sur le rôle physiologique des coecums intestinaux des Aphroditiens. Bull. Soc. Etudes Sc. nat. Nimes, T. 27 (1899), p. 53.*
27. — *Recherches sur les Aphroditiens. Bull. scient. France Belgique, T. 33 (1900), p. 1—274.*
28. — *Recherches sur les Aphroditiens. Thèse de la Facultée de Sc. de Paris, 1900.*
29. **Darwin, Ch.,** *The formation of vegetable mould through the action of worms, London 1881. Uebers. von Carus, Stuttgart 1882.*
30. **Dickinson, W. L.,** *Note on the "Leech extract" and its action on blood. Journ. of Physiol., Vol. 10 and 11.*
31. **Edwards Milne,** *Leçons sur la physiol. et l'anat. comparée, T. 5.*
32. **Eisig,** *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 16. Monogr., Berlin 1887.*
33. **Fabini** et **Benedetti,** *Sur le sang sucé par les sangsues. Arch. Ital. de Biol., T. 15 (1891).*
34. **Fredericq, L.,** *Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques invertebrés. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique (sér. 2), T. 46 (1878), p. 213, et Arch. de Zool. expér., T. 7 (1878), p. 391.*
35. **Fühner, H.,** *Notizen zur Biologie von Convoluta Roscoffensis. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906), p. 24.*
36. **Fuhrmann, O.,** *Die Turbellarien der Umgebung von Basel. Rev. de Zool. suisse, T. 2 (1894).*
37. **Gamble, F. W.,** *The habits and structure of Arenicola marina. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 41 (1898).*
38. **Geddes, P.,** *Observations on the physiology and histology of Convoluta Schultzii. Proceed. of the Roy. Soc. London, 1879, No. 194.*
39. — *Sur la fonction de la chlorophylle avec les Planaires vertes. Compt. rend. Paris, T. 87 (1878), p. 1005.*
40. — *Observations sur la fluide periviscerale des Oursius. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1879/80).*
41. — *Sur la Chlorophylle animale et sur la physiologie des Planaires vertes. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1879/80).*
42. **v. Gehuchten,** *Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. La Cellule, T. 9 (1892).*
43. **Gilbert, E.,** *Stickstoffgehalt der Regenwurmexkremente. Sitz. d. Roy. Horticult. Soc. London 10. Jan. 1882, Ref. in Kosmos, Bd. 11 (1882), p. 49.*

44. **Goldschmidt, R.**, *Histologische Untersuchungen an Nematoden. II. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Bd. 21 (1904), Anat.*
45. **Graf, A.**, *Hirudineenstudien. Nova Acta: Leop. Carol., Bd. 72 (1899), No. 2.*
46. **v. Graff, L.**, *Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarienstudien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), Suppl., p. 462.*
47. — *Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreiche. Zool. Anz., 1884, p. 525.*
48. — *Die Organisation der Turbellaria acoela, Leipzig (Engelmann) 1891.*
49. — *Monographie der Turbellarien. I. (Rhabdocoelidea), Leipzig 1882.*
50. — *Monographie der Turbellarien, II. (Tricladea), Leipzig 1899.*
51. — *Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschrift, Graz 1903.*
52. — *Geonemertes chalicophora, eine neue Landnemertine. Morph. Jahrb., Bd. 5 (1879).*
53. **Greef, R.**, *Die Echiuren. Nova Acta Leop. Carol., Bd. 41, Halle 1879.*
54. **Greenwood, M.**, *On retractile cilia in the intestine of Lumbriens. Journ. of Physiol., Vol. 13 (1892), p. 239.*
55. **Haberlandt, G.**, *Ueber den Bau und die Organisation der Chlorophyllzellen von Convoluta Roscoffensis; als Anhang zu L. v. Graffs Organisation der Turbellaria acoela, Leipzig 1891.*
56. **Hanel, Elise**, *Ein Beitrag zur Psychologie der Regenwürmer. Verworns Arch. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904), p. 244.*
57. **Harrington, A.**, *Calciferous glands of earth worms. Journ. of Morph., Vol. 5 (1899), Suppl., p. 105.*
58. **Haswell, W. A.**, *A Monograph of the Australian Aphroditea. Proceed. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. 7, p. 250.*
59. **Haykraft, J. B.**, *Ueber die Einwirkung eines Sekretes des offizinellen Blutegels auf die Gerinnbarkeit des Blutes. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., Bd. 18 (1884).*
60. **Hedon, J.**, *Dictionnaire de Physiologie par Richet. Article „Digestion", Bd. 4 (1900), p. 923.*
61. **Henking, H.**, *Darstellung des Darmkanales von Hirudo. Festschrift für Leuckart, Leipzig 1892.*
62. **Hensen, V.**, *Die Tätigkeit des Regenwurmes für die Fruchtbarkeit des Bodens. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 28 (1877).*
63. **Hofmeister, W.**, *Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer, Braunschweig 1845.*
64. **Jägerskjöld, E.**, *Ueber die büschelförmigen Organe der Ascaris-Arten. Ctbl. f. Bakt., Bd. 24 (1898).*
65. **Jander, R.**, *Die Epithelverhältnisse des Tricladen-Pharynx. Zool. Jahrb., Abt. Morph., Bd. 10 (1897).*
66. **Jordan, H.**, *Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei Aphrodite aculenta. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 78 (1904), p. 165.*
67. **Joseph, G.**, *Ueber die dunkelgrünen Pigmentnetze im Körper des Blutegels. Zool. Anz., 1883, No. 141.*
68. **Keeble, F.**, *and* **Gamble, F. W.**, *On the isolation of the infecting organisms (Zoochlorella) of Convoluta Roscoffensis. Proceed. of Roy. Soc. London, Serie B, Vol. 77 (1906), No. 514, p. 66.*
69. — — *The Bionomies of Convoluta Roscoffensis. Proceed. of Roy. Soc. London, Vol. 72 (1903), p. 93, and Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 47 (1903).*
70. **v. Kennel, J.**, *Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodesmus terrestris und Geodesmus bilineatus. Arb. a. d. zool. zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 5 (1879).*
71. — *Beiträge zur Kenntnis der Nemertinen. Arb. a. d. zool. zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 4 (1878).*
72. **Keysselitz, G.**, *Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma Borelli. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 7 (1906).*
73. **Kobert, R.**, *Ueber die Enzyme wirbelloser Tiere. Pflügers Arch., Bd. 99 (1903), p. 174.*
74. **Kowalewsky, Al.**, *Etudes biologiques sur les Clepsines. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg (sér. 8), T. 5 (1897).*
75. — *Etudes biologiques sur quelques Hirudinées. Compt. rend. de l'Acad. Paris, T. 122 (1896).*
76. — *Etudes biologiques de l'Haementeria costata. Mém. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg (sér. 8), T. 11 (1901).*
77. — *Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1889).*
77a. **Krätzschmar, H.**, *Ueber den Polymorphismus von Anuraea aculeata. Intern. Revue der ges. Hydrobiologie Bd. 1 (1908), p. 641 (Klinkhardt, Leipzig).*

78. **Krukenberg, F. W.**, *Weitere Studien über den Verdauungsvorgang bei Wirbellosen. Vergl. physiol. Studien, 1. Reihe, 1. Abt., 1881, p. 60—61.*
79. — *Nachträge zu meinen vergleichend physiologischen Studien über den Verdauungsvorgang. Vergl. physiol. Studien, 1. Reihe, 5. Abt., 1881, p. 58—71.*
80. — *Untersuchung bitterschmeckender Evertebratenlebern resp. deren Sekrete auf Gallensäuren. Vergl. physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abt., 1882, p. 175.*
81. — *Vergleichend physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Untersuch. a. d. physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 37, u. Bd. 1, p. 337.*
82. — *Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Untersuch. a. d. physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 338.*
83. — *Notizen zur Literatur über die vergleichende Physiologie der Nutritionsprozesse. Untersuch. a. d. physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 418—423.*
84. — *Vergl. physiol. Vorträge, 1886, p. 56, 65.*
85. **Kükenthal, W.**, *Ueber die lymphoïden Zellen der Anneliden. Jenaische Ztschr., Bd. 18 (1884).*
86. — *Beobachtungen am Regenwurm. Biol. Ctbl., Bd. 8 (1888), p. 80.*
87. **Kuntzmann, J. H.**, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Blutegel, Berlin 1817.*
88. **Lang, A.**, *Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Tiere, Jena (G. Fischer), 1. Aufl.*
89. — *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, 11. Monogr., 1884.*
90. **Lankester-Ray**, *Observations on the microscopical Anatomy of the medicinal leech. Zool. Anz., Jahrg. 49 (1880).*
91. — *Chlorophyll in Turbellarian worms. Quart. Journ. of Microsc. Sc., N. S. Vol. 19 (1879).*
91a. — *On the green pigment of the intestinal wall of the Anellid Chaetopterus. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 40, Part. 8 (1897).*
92. **Lehnert, G. H.**, *Beobachtungen an Landplanarien. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 57 (1891).*
93. **Lesser, E. J.**, *Chemische Prozesse bei Regenwürmern. II. Anoxybiotische Prozesse. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 282.*
94. — *und* **Taschenberg, E. W.**, *Ueber Fermente des Regenwurmes. Ztschr. f. Biol., Bd. 50 (1908), p. 446.*
95. **Leuckart, R.**, *Die menschlichen Parasiten, Bd. 2 (1876).*
96. — *Ueber die Speicheldrüsen der Hirudineen. Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., 1892.*
97. **Leydig, F.**, *Anatomie von Piscicola geometrica etc. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 1 (1849).*
98. **v. Linstow**, *Das Genus Mermis. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 53 (1899).*
99. **Lönnberg, O.**, *Einige Experimente, Cestoden künstlich lebend zu erhalten. Ctbl. f. Bakt. (1), Bd. 11 (1892), p. 89.*
100. **Looss, A.**, *The Anatomy and Life-History of Ankylostoma duodenale. Monograph. Records of the Egyption Government School of Medicine, Vol. 3, Cairo 1905.*
101. **Marchesini, R.**, *Organi digerenti e digestione delle Sanguisughe. Lo Spallanzani, Vol. 17.*
101a. **Mc Intosh**, *A monograph of the British Annelids, Part I. Proceed. of Roy. Soc. London, 1873/74.*
102. **Meissner, G.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5 (1854).*
103. **Melard, A. E.**, *Note sur le mode de fermeture des coecums glandulaires des Aphrodits. Bull. Soc. philomat. (sér. 10), T. 3 (1891).*
104. **Metschnikoff**, *Ueber die Verdauungsorgane einiger Süßwasserturbellarien. Zool. Anz., 1878, p. 389.*
105. **Minot, C. S.**, *Studien an Turbellarien. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 3 (1877).*
106. **Morren, C.**, *Descriptio structurae anat. et expositio Hist. nat., Lumbrici 1826.*
107. **Nassonow, N.**, *Sur les organes phagocytaires chez les Ascarides. Arch. de Parasitol., 1898, No. 1.*
108. — *Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. II. Ascaris megalocephala. Arb. a. d. zool. Kabinett d. Univ. Warschau, 1897. (Russ.)*
109. — *Sur les organes phagocytaires chez le Strongylus armatus. Zool. Anz., 1898.*
110. — *Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 55 (1900).*

111. **Oka Asagiro,** *Beiträge zur Anatomie von Clepsine. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 58 (1894).*
112. **Pallas, E.,** *Observations sur les changements du sang dans le tube digestif des sangsues. Rec. mém. méd. chir. et pharm. milit. Paris, T. 19 (1826).*
113. **Pallas, P. S.,** *Miscellanea zool., 1766, Hagae comitum.*
114. **Pauly, M.,** *Der Regenwurm; neue Beobachtungen und Entdeckungen. Der illustr. Tierfreund, Graz 1896.*
114a. **Pearl, E.,** *The mouvements and reactions of freshwater Planarians. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 46 (1903).*
115. **Perrier, E.,** *Organisation des Lombriciens terrestres. Arch. de Zool. expér., T. 3.*
115a. **Plate, L.,** *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 19, N. F. 12 (1886), p. 59.*
116. **du Plessis, G.,** *Organisation et genre de vie de l'Emea lacustris. Rev. suisse, T. 1 (1893).*
117. **Pütter, E.,** *Stoffwechsel des Blutegels. Ztschr. f. allg. Physiol. (M. Verworn), Bd. 6 u. 7 (1907), p. 217, 1908, p. 16.*
118. **Rauther, M.,** *Ueber den Oesophagus und die Lokalisation der Nierenfunktion bei freilebenden Nematoden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 23 (1907).*
119. — *Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 23 (1906), p. 1.*
120. **Robinet, Cr.,** *Recherches physiologiques sur la secrétion des glandes de Mowen du Lumbriens. Compt. rend. de l'Acad. Paris, T. 97 (1883), p. 192.*
120a. **Sabussow, H.,** *Hoplodiscus Ussowii, eine neue Acoele aus Neapel. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 12 (1897), p. 365.*
121. **Schimkewitsch, W.,** *Ueber die exkretorische Tätigkeit des Mitteldarmes der Würmer. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), p. 838.*
122. — *Ueber besondere Zellen in der Leibeshöhle der Nematoden. Biol. Ctbl., Bd. 19 (1899), p. 407.*
123. **Schneider, Camillo,** *Lehrb. d. vergl. Histol., Jena (G. Fischer) 1903, p. 304.*
124. **Schneider, Guido,** *Beiträge zur Kenntnis der im Uferschlamm des finnischen Meerbusens freilebenden Nematoden. Acta Soc. Fauna and Flora Fennica, Vol. 27 (1906), No. 7.*
125. **Schultze, Max,** *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien, Greifswald 1851.*
126. **Selenka, E.,** *Das Gefäßsystem der Aphrodite. Niederl. Arch. Zool., Bd. 2 (1908), p. 33.*
127. **Sekera, E.,** *Einige Beiträge zur Lebensweise von Vortex helluo (viridis M. Schultze). Zool. Anz., Bd. 26 (1903).*
128. **Setti Ernesto,** *L'apparecchio digerente dell' Aphrodite aculeata. Ric. Lab. Anat. Roma, Vol. 7 (1900), p. 297.*
129. **Sommer, F.,** *Die Anatomie des Leberegels (Distomum hepaticum). Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 31 (1880).*
130. **Spiess, C.,** *Recherches morphologiques, histologiques et physiologiques sur l'appareil digestive de la Sangsue. Inaug.-Diss. Genève, 1903.*
131. **Stirling** and **Brito,** *On the digestion of blood by the common leech and on the formation of haemoglobin crystals. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 16 (1882), p. 446.*
131a. **Stöltzer, E.,** *Ueber die Nahrung der med. Blutegel. Vierteljahrsschr. f. prakt. Pharmacie von Wittstein, Bd. 6.*
132. **Stoppenbrink, F.,** *Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwasser-Tricladen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 79 (1905).*
133. **Taschenberg, L. L.,** *Weitere Beiträge zur Kenntnis ektoparasitischer mariner Trematoden. Sep.-Abdr. a. d. Festschr. d. naturwiss. Ges. zu Halle, 1879.*
134. **Vejdovsky, Fr.,** *System und Morphologie der Oligochäten, Prag 1884.*
135. **Vogt, C.,** und **Yung, E.,** *Lehrb. d. prakt. vergl. Anat., Bd. 1 (1888).*
136. **Voigt, Walther,** *Planaria gonocephala als Eindringling in das Gebiet von Pl. alpina und Polycelis cornuta. Zool. Jahrb., Abt. f. system. Geogr. u. Biol., Bd. 8 (1894).*
137. **Wedl, J.,** *Die Mundwerkzeuge der Nematoden. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 19.*
138. **Weinland,** *Ueber den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 69.*
139. — *Ueber Kohlehydratzersetzung ohne O-Aufnahme bei Ascaris, einen tierischen Gärungsprozeß. Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1902), p. 56.*
140. — *Ueber ausgepreßte Extrakte von Ascaris und ihre Wirkung. Ztschr. f. Biol., Bd. 43 (1903).*

141. **Willem** et **Minne.** *Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombrie. Livre jubilaire dedié à Ch. van Bambeke, Bruxelles 1899, p. 201—223 (vgl. Zool. Jahresber. f. 1899, Vermes, p. 55).*
142. **Williams, Th.,** *Report on the British Annelida. Rep. of the British Assoc. London, 1852.*
143. **Wollny, E.,** *Untersuchungen über die Beeinflussung der Fruchtbarkeit der Ackerkrume durch die Tätigkeit der Würmer. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. 13 (1890), p. 381; Ref. in Naturwiss. Rundschau, Bd. 6 (1891).*

Sechster Teil.

Die Ernährung der Echinodermen.

A. Anatomie.

Wenn sich auch bei den Repräsentanten dieses Tierstammes der strahlige Aufbau des Körpers äußerlich meist deutlich ausgeprägt findet, so folgt doch gerade der Verdauungsapparat diesem Schema nur selten. Am deutlichsten zeigt sich der radiäre Typus bei den Seesternen (Asteroidea) entwickelt, bei welchen der zentral gelegene Mund in einen kurzen Schlund führt, der senkrecht in die Höhe steigt und, sich rasch erweiternd, in den sehr geräumigen häutigen Magensack übergeht (Fig. 145), welcher die ganze Scheibe ausfüllt. Seine Wandung ist unregelmäßig

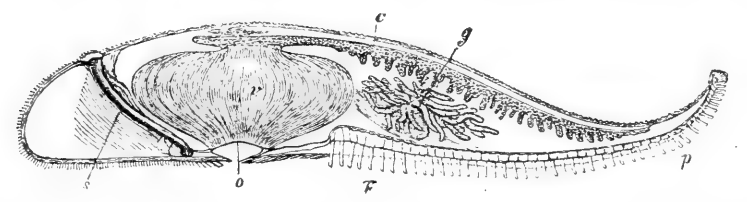


Fig. 145. Ein durch ein Ambulacrum und das entgegengesetzte Interambulacrum geführter Radialschnitt von *Solaster endeca*. *s* Steinkanal mit Madreporenplatte, daneben das Herz, *o* Mund, *v* Magen, *c* Leberschlauch, *g* Geschlechtsdrüsen, *p* Füßchen (nach R. Hertwig).

gefaltet und ausgebuchtet. Sie ist mit der Scheibenwand durch Mesenterialstränge bindegewebiger und muskulöser Natur verbunden. Während bei den Ophiuriden besondere Darmanhänge gänzlich fehlen, münden bei den Asteriden in den oberen (apikalen) Teil des Magensackes 5 Paar Armdivertikel (radiale Blindsäcke, Leberanhänge), die aus je zwei medianen, in der Längsrichtung des Armes verlaufenden Sammelschläuchen bestehen, welche alternierend nach beiden Seiten Seitenäste abgeben. In jeden Seitenschlauch münden wieder dicht gedrängte Drüsenläppchen ein (Fig. 146), so daß die sezernierende Oberfläche eine sehr große ist. Bei den Echinasteriden und Asteriniden schwillt der Sammelschlauch zu einem ansehnlichen Sack an. An der Stelle, wo der Magensack sich zu dem kurzen Enddarm verjüngt, also ganz oben im Apex der Scheibe, ist er noch einmal mit Divertikeln ausgerüstet. Diese Rectaldivertikel, deren Zahl sehr variabel ist und die wohl ausschließlich eine exkretorische Funktion haben, sind viel kleiner als die Armdivertikel des Magens, mit denen sie sonst in ihrem Bau übereinstimmen. Ein After fehlt nur bei den Astropectiniden. (A. Lang.)

Bei allen Echiniden und bei den meisten Holothurien ist der hier schlauchförmige Darm infolge seiner beträchtlichen Länge in Windungen ange-

ordnet. Der Mund liegt bei den Seeigeln (mit Ausnahme der Spatangiden) in der Mitte der oralen Fläche der Schale und erscheint mit einem äußerst kompliziert

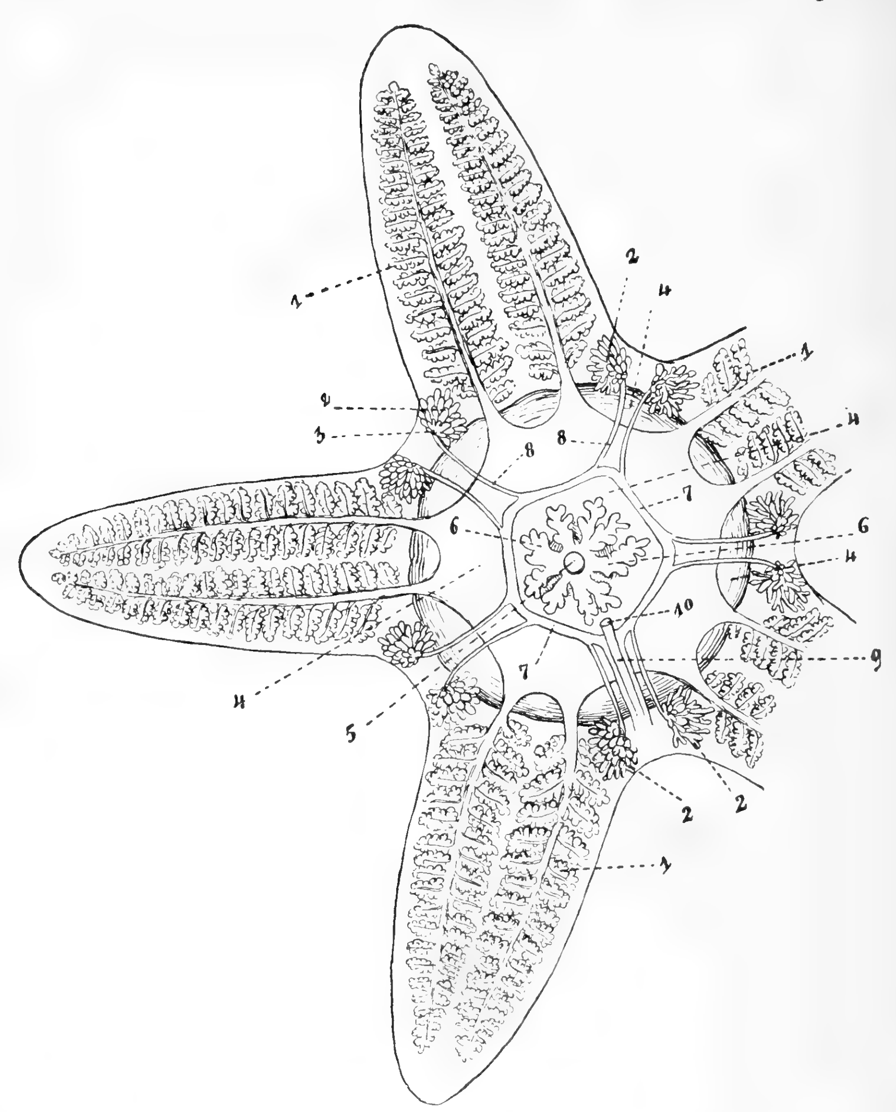
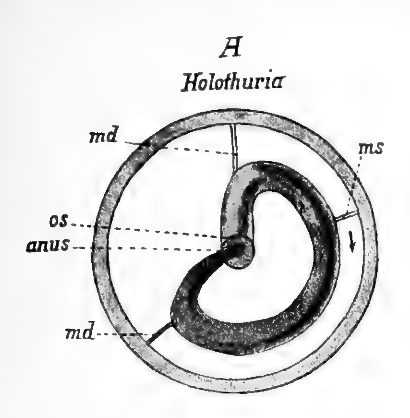


Fig. 146. Darmkanal und Geschlechtsorgane eines Seesternes, schematisch. *1* Armdivertikel des Magens, *2* Gonaden, *3* Gonadenbasis, welche der Stelle der Gonadenmündung entspricht, *4* Magensack, *5* After, *6* Rectaldivertikel, *7* apicaler Ringsinus und Ringstrang, *8* die 10 von diesen zu den Gonaden verlaufenden radiären Sinusse und Stränge, *9* Steinkanal im Achsensinus, *10* Madreporit (nach Lang).

gebauten Kauapparat (Laterne des Aristoteles) ausgestattet, bezüglich dessen Einzelheiten auf die Beschreibung von A. Lang (Lehrbuch, p. 990) verwiesen werden muß. Der verschiedene Verlauf des Darmkanales läßt sich aus den beistehenden schematischen Zeichnungen von A. Lang (Fig. 147) deutlich erkennen. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Clypeastriden, bei welchen der Darm,

nachdem er den Kauapparat durchsetzt hat, sich, von der Oralseite her betrachtet, nach rechts wendet und in der Richtung des Uhrzeigers etwas mehr als eine voll-



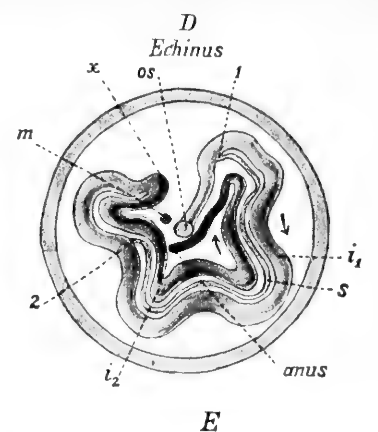


Fig. 147. Schematische Darstellung des Verlaufes des Darmkanales bei verschiedenen Echinodermen. Körper von der Oralseite betrachtet. *md, ms* Mesenterien, *m* Madreporit, *x* Beginn der rückläufigen Darmwindung, i_1 erste, i_2 zweite (rückläufige) Darmwindung, *s* Sipho, Nebendarm (nach LANG).

ständige Windung um die Hauptachse des Körpers macht, dann auf sich selbst zurückbiegt und direkt nach hinten zum After zieht.

Bei den regulären Seeigeln und den Spatangiden ist der Verlauf im ganzen ein ähnlicher, doch ist bei den letzteren infolge der abweichenden Lage des Mundes der Anfang der ersten, in der Richtung des Uhrzeigers gewundenen Darmspirale nach vorn, der After als das Ende der rückläufigen Darmspirale nach hinten gerückt. Bei fast allen Echiniden findet sich ein sogenannter Nebendarm (Sipho), der sich etwa am Anfang der ersten Darmspirale als ein enges Rohr abzweigt, um gegen das Ende derselben wieder in ihn einzumünden. Er verläuft immer an der (der Hauptachse zugekehrten) Innenseite des Hauptdarmes. Bei den Regulares folgt er in seinem Verlaufe dem Hauptdarm, bei den Clypeastriden macht er hingegen eine Abkürzung.

Auch bei den Holothurien ist der Darm schlauchförmig und verläuft nur bei einigen Synaptiden fast gerade vom Munde zum After. In allen anderen Fällen bildet er ähnlich wie bei den Seeigeln (und Crinoiden) Windungen. „Vom Munde zieht er zunächst nach hinten gegen den After (vorderer Darmschenkel), dann biegt er zum erstenmal um und verläuft wieder nach vorn (mittlerer Darmschenkel), vorn angekommen, biegt er zum zweitenmal um und verläuft wieder nach hinten bis zum After (hinterer Darmschenkel). Indem er diese Schlingen bildet, windet sich der Darm zugleich in einer Spirale um die Haupt-(Längs-)Achse des Körpers auf, was besonders schön durch die Art seiner Befestigung mittels des Mesenteriums an der Körperwand demonstriert wird. Stellt man eine Holothurie aufrecht, den Oralpol nach oben, den Apikalpol nach unten, und projiziert man die Darmwindung auf eine horizontale Ebene, die von oben her betrachtet wird, so sieht man, daß sie, wie bei den übrigen Echinodermen, mit

gewundenem Darm in der Richtung des Uhrzeigers verläuft. Gleich hinter dem Mund durchsetzt der Darm einen Kalkring, an dem er befestigt ist. Seine Kapazität ist sehr beträchtlich und beträgt bei *Holothuria tubulosa* nach Cohnheim 10—35 ccm. An der Leibeswand ist der Darm durch ein netzförmiges Mesenterium befestigt, welches auch die Darmschlingen unter sich und zum Teil mit der Wasserlunge, dem Atmungsorgan, verbindet. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß Holothurien unter dem Einfluß stärkerer von außen einwirkender Reize oft den ganzen unversehrten Darm, der dann am Schlundringe und unmittelbar vor dem After abreißt, nebst dem Mesenterium und der Lunge durch den After auswerfen.

Der Verdauungstrakt und die sonstigen Eingeweide liegen bei den Holothurien und Echiniden in einer sehr geräumigen Leibeshöhle, welche durch die Mesenterien eine gewisse Gliederung erfährt, im übrigen aber fast den ganzen Hohlraum der Schale resp. des sack- oder schlauchförmigen Körpers ausmacht und mit Flüssigkeit erfüllt ist (Cölomflüssigkeit, Leibesflüssigkeit). Cohnheim entleerte aus einem kleinen Exemplar von *Sphaerechinus granularis* mit einem Kubikinhalt von 225 ccm 175 ccm Leibeshöhleninhalt. Weniger geräumig ist die Leibeshöhle bei den Seesternen und sehr eingeschränkt in der Scheibe der Ophiuriden. In beiden Fällen ist sie fast ganz von dem großen Magensack ausgefüllt. Bei den Asteroidea setzt sich die Leibeshöhle der Scheibe als ein ansehnlicher Hohlraum in die Arme fort bis zu deren Spitze. (A. Lang.)

B. Histologie.

Eine Einteilung des Darmes der Holothurien und Echiniden in einzelne physiologisch ungleichwertige Abschnitte ist weniger in einer äußerlich sichtbaren Gliederung als vielmehr in der histologischen Struktur der Darmwand und besonders in Verschiedenheiten des Epithels ausgeprägt. Mitteilungen hierüber verdanken wir hauptsächlich Hamann (21) und Joh. Frenzel (17). Bei *Synapta digitata* (sowie auch den eigentlichen Holothurien) unterscheidet der erstere 4 Darmabschnitte, den Oesophagus (Schlund), Drüsenmagen, Dünndarm und Enddarm (Rectum).

Das Epithel des mittleren, für die Verdauung und Resorption wesentlichsten Darmteiles besteht der Hauptsache nach aus langgestreckten Zylinderzellen, deren freie Oberfläche bewimpert erscheint und die im oberen, dem Darmlumen zugekehrten Abschnitt dichtgedrängt kleine, gelblich gefärbte Kügelchen enthalten (Fig. 148).

Frenzel führt als auffallend an, daß die braunen Körner streckenweise in demselben Darm klein, blaß und spärlich sind, worauf eine Strecke mit großen, braunen Körnern folgt, wobei noch zu bemerken ist, daß sich dies auf große Strecken des Darmes bezieht und daß innerhalb jeder derselben die Zellen unter sich sämtlich gleich sind. Frenzel ist geneigt, die braunen Granula in Zellen des Seeigeldarmes als ein Sekret aufzufassen, welches ein Verdauungsferment enthält. Gleichwohl betrachtet er als eigentliche Sekret- bezw. Fermentzellen eine zweite Zellenart, die auch schon Hamann gesehen und als „Drüsenzellen" beschrieben hat. Sie sind vor allem durch ihr Bewegungsvermögen (Wanderzellen) sowie durch ihren Inhalt charakterisiert und gehören wohl sicher nicht dem Epithel als solchem an, sondern sind mesodermalen Ursprunges, obschon dies Frenzel ausdrücklich in Abrede stellt. Je nach der Farbe der Zelleinschlüsse und vielleicht auf Grund verschiedener physiologischer Zustände erscheint die Gesamtfärbung des Darmes sehr wechselnd,

„So war bei einem Individuum (von *Toxopneustes*) der Darm braunrot bis schwarz, bei einem anderen fast fleischfarbig mit eingestreuten dunkleren Stellen, bei einem verhungerten Exemplar endlich durchgängig hell-rotbräunlich“ (FRENZEL).

Bei einem *Spatangus* fand FRENZEL den Darm in ganz auffallender Weise verschiedenfarbig in verschiedenen Abschnitten (dunkelrot, ockerbraun oder grau). Das Epithel selbst war blaß und die mäßig hohen Zylinderzellen enthielten nur vereinzelte blaßbraune Krümel. Dazwischen schieben sich rote (Wander-)Zellen ein, die sich durch besondere Größe auszeichnen und intensiv gefärbte Einschlüsse enthielten.

Bei *Synapta* erscheint der Darm im frischen Zustande hellrot gefärbt, und die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß diese Färbung hauptsächlich von Wanderzellen herrührt, welche in ihrem Innern rote Körner enthalten und sich in ganz gleicher Ausbildung auch im Darm der Echiniden finden (Fig. 148). Die Farbe liegt zwischen Zinnober und Ziegelrot und kommt nur allein jenen Körnern zu, während das Plasma völlig farblos ist. Im übrigen wechselt sowohl die Größe der Zellen wie die der Körner sehr bedeutend. Ueber das chemische Verhalten der Granula hat ST. HILAIRE (23) einige wenige Angaben gemacht. Neben einem roten Pigment, welches er im Gegensatz zu FRENZEL in Alkohol unlöslich fand, sollen sie Eiweiß, Fett und

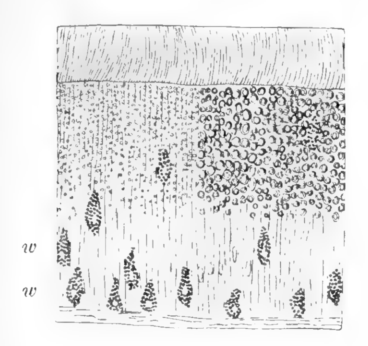


Fig. 148. *Toxopneustes lividus.* Darmepithel mit kleinen und größeren (gelbbraunen) Körnchen im Vorderteil, unten rote Wanderzellen (*w*) (nach J. FRENZEL).



Fig. 149. *Toxopneustes lividus.* Eine rote Wanderzelle aus dem Darm in verschiedenen Stadien der (amöboïden) Bewegung (die schwarzen Körner im Original rot) (nach J. FRENZEL).

Lecithin enthalten. An der Luft werden die roten Zellen braun und nach Eintritt der Fäulnis grün. Fügt man einem mit Alkohol behandelten Präparat Salzsäure zu, so bilden sich Drusen von braunen Kristallen. Beim Kriechen im Darmepithel zeigen die Zellen sehr deutliche amöboïde Formänderungen (Fig. 149). Bezüglich der Verbreitung der Wanderzellen ist zu erwähnen, daß sie bei Seeigeln in der unteren Darmschlinge fast ganz fehlen, während in der oberen „das ganze Epithel von ihnen überfüllt ist“.

Bei Seeigeln, welche mehrere Tage gehungert hatten, war die Zahl der roten Zellen eine viel geringere, aber auch in einem überlebenden Darmstück eines verhungerten Seeigels sah FRENZEL noch das Wandern der roten Zellen. Ihre Entstehung läßt er in der Epithelschicht selbst erfolgen, da er sie außerhalb derselben nicht nachweisen konnte. Diese Angabe, daß die „roten Zellen“ für den Darm charakteristisch seien, steht in auffallendem Widerspruch mit den Beobachtungen anderer Forscher.

C. St. Hilaire (23) fand im Blute (Cölomflüssigkeit) von Seeigeln (*Strongylocentrodus lividus, Sphaerechinus granularis, Arbacia aequituberculata*) neben Zellen mit langen, dünnen Pseudopodien (Phagocyten) andere mit lappigen Pseudopodien und farblosen Körnern und endlich auch solche mit roten Körnern. Ganz die gleichen Zellformen finden sich nun auch im Darmepithel und im subepithelialen Bindegewebe, und zwar liegen die farblosen Körnerzellen in der Regel an der Basis der Epithelzellen, die roten aber etwas höher. Den von Frenzel beschriebenen Austritt der Wanderzellen ins Darmlumen konnte St. Hilaire nur selten beobachten, ebensowenig aber auch ein Uebertreten in die Leibeshöhle, dagegen hält er es für sicher, daß sie aus dieser in die Darmwand einwandern, und zwar sollen sie durch Teilung aus dem Peritonealepithel hervorgehen.

Auch Cohnheim (5) gibt an, daß die Wanderzellen im Darmepithel von *Sphaerechinus granularis* völlig mit den in der Leibeshöhle schwimmenden Blutkörperchen sowie mit den Wanderzellen, die man in anderen Organen findet, übereinstimmen. „Ein Teil enthält einen intensiv gelbrot gefärbten, etwa die Hälfte der Zelle einnehmenden Körper, andere enthalten Eiweißkristalle, die List (30) genauer untersucht hat. Wenn dieser letztere Umstand darauf hindeutet, daß die fraglichen Zellen Reservestoffe speichern, eine Ansicht, die auch Cuénot (8) vertritt, so würde hiermit auch übereinstimmen, daß nach Cohnheim die großen, intensiv roten Einschlüsse, die viele von ihnen enthalten, in Aether löslich sind, so daß die Möglichkeit besteht, daß es sich „um auf dem Transport begriffenes Fett" handelt. Dem widerspricht freilich wieder die Angabe von St. Hilaire, daß eine in den Darm injizierte Fettemulsion angeblich keine Fettspeicherung in den Zellen zur Folge hat. List (l. c.) fand in frisch untersuchten Radialnerven von *Sphaerechinus* regelmäßig rote Zellen sowie gelbe oder bräunliche Pigmenthaufen, welch letztere würfelförmige oder rhombische Kristalle enthalten, die nachweislich in den Kernen amöboïder Zellen liegen. Schon Frenzel (l. c. Taf. IV, Fig. 2) erwähnt (bei *Toxopneustes*) farbige (rote) Kristalle in dem unterhalb der Epithelschicht gelegenen Gewebe der Darmwand, ein Befund, der auch von anderen Beobachtern bestätigt wurde. Es scheint, daß dieselben immer in Zellkernen eingeschlossen liegen, und zwar teils von amöboïden Wanderzellen, teils von Epithelzellen selbst. Nach St. Hilaire finden sie sich, wiewohl selten, auch im Protoplasmakörper der letzteren. Ohne genauere Kenntnis ihrer chemischen Natur ist es schwer zu entscheiden, ob man es mit Endprodukten des Stoffwechsels oder mit Assimilationsmaterial zu tun hat.

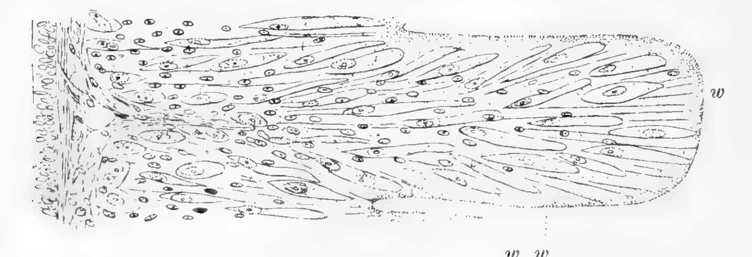


Fig. 150. *Holothuria tubulosa*. Querschnitt durch den Darm. Das Epithel bildet hohe Wülste (einer davon abgebildet). *w* Wanderzellen (nach J. Frenzel).

Bei den Holothurien erscheint der Darm dunkel gefärbt. Auch hier finden sich neben schmalen Zylinderzellen wandernde Elemente, die an manchen des Darmes außerordentlich dicht gedrängt liegen, so daß jene stark verdrängt werden (vorderer Teil des Mitteldarmes, Fig. 150). Es handelt sich dabei um Gebilde, welche ursprünglich eiförmig ihre Gestalt ständig ändern und farblose oder bräunliche Einschlüsse in Tropfenform führen. Ohne Zweifel entsprechen sie in funktioneller Hinsicht den roten Zellen der Synapten und Seeigel. Bei den Seesternen ist der histologische Aufbau des Magendarmes entsprechend der weiter vorgeschrittenen Arbeitsteilung schon ein etwas komplizierterer und bestehen jedenfalls auffallende Differenzen zwischen der Epithelbekleidung des zentralen Magensackes und der radiären Divertikel.

In dem ersteren beschreibt HAMANN neben langen, schmalen Zylinderzellen auch große „Drüsenzellen". FRENZEL fand im Magensack von *Astropecten platyacanthus* fast ganz farblose Zellen mit deutlicher Flimmerung. Die einen enthielten zahlreiche sehr kleine Fettkügelchen, die anderen (wohl den Drüsenzellen HAMANNS entsprechend und an Zahl überwiegend) erschienen den farblosen Wanderzellen im Darmepithel der Holothurien ähnlich und waren mit farblosen Kugeln dicht erfüllt, die oft zu größeren Ballen zusammenfließen.

„Die seitlichen Ausstülpungen des Darmes haben Zellen mit einem gelblichen, braungrünen Inhalt und einzelnen Fetttröpfchen. Die Anhänge erscheinen infolgedessen auch kräftiger gefärbt. Oft ist der Inhalt sogar stark terra di Siena-braun, ähnlich dem der Zylinderzellen der Seeigel, bleibt aber immer mit sehr kleinen Fetttröpfchen untermischt. Die Zellen besitzen ferner einen Stäbchensaum mit Cilien." (J. FRENZEL.) Bei einem fast verhungerten *Astropecten* fand FRENZEL die Darmanhänge in ihrem Volumen ganz auffallend reduziert, und das Epithel bestand aus sehr blassen Zellen.

Bei *Astropecten aurantiacus* enthalten die Zellen des Magendarmes nach FRENZEL „kleine, feste Knöllchen" von blaßgrüner Farbe, die oft eine schwache Schichtung erkennen lassen. Auch ebenso gefärbte Kristallstäbchen kommen vor und außerdem zahlreiche, verschieden große Fettkügelchen. Die Darmanhänge sehen in diesem Falle meist recht hell aus. Ihr Epithel besteht nur aus einer Art von Zellen, deren Inhalt jedoch nicht überall der gleiche ist. Viele enthalten nur farblose Fetttröpfchen, manche dagegen auch noch hellbraune Kugeln.

Wenn man die im vorstehenden mitgeteilten Erfahrungen überblickt, so ist nicht zu verkennen, daß in bezug auf den Bau des Darmepithels eine prinzipielle Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei anderen wirbellosen Tieren und speziell bei den meisten Würmern besteht. Als eine spezielle Eigentümlichkeit muß dagegen das zahlreiche Auftreten von wandernden, amöboïd beweglichen Zellen im Epithel angesehen werden, welche zum Teil auffallend gefärbte Einschlüsse enthalten, deren Natur nicht hinlänglich sichergestellt ist. Handelt es sich hier wirklich um mesodermale Wanderzellen von nicht-epithelialem Charakter, wie es nach den Angaben von COHNHEIM u. a. scheint, so muß es wohl als ausgeschlossen gelten, daß diese Gebilde, wie FRENZEL annimmt, „Fermentträger" in dem Sinne sind, daß sie sich im Darmlumen auflösen und ihren Inhalt freigeben. Auf der anderen Seite wird man ihnen aber auch kaum die Rolle zuschreiben können, den Transport von Ernährungsmaterial aus dem Darm zu vermitteln, wenn es richtig ist, daß sie immer von der Basis der Epithelschicht aus nach dem Lumen wandern und gelegentlich auch in dasselbe austreten. Es bleibt also ihre Bedeutung zunächst noch fraglich, und sind erneute Untersuchungen durchaus erforderlich. Auf alle Fälle scheint es, daß die mit braunen Körnchen erfüllten Epithelzellen die eigentlichen Fermentträger sind.

C. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Während die Holothurien wohl vorwiegend Pflanzenteile aufnehmen, sind umgekehrt die Seesterne typische Carnivoren, und auch für Seeigel ist es sichergestellt, daß sie unter Umständen sogar recht große Tiere bewältigen und verzehren, worauf ja schon das mächtige Gebiß hinweist. Bei der Art der Nahrungsaufnahme der Holothurien erscheint es übrigens höchst wahrscheinlich, daß sie keineswegs ausschließlich phytophag sind. Nach Pagenstecher (Allg. Zool., Bd. 2, p. 54) fressen sie hauptsächlich „den mit organischen Resten geschwängerten Sand und Schlamm des Meeresgrundes“, was übrigens in gleichem auch die Spatangiden tun. „Der Darm der Holothurien ist mit solchem vollgestopft, wie der der Regenwürmer mit Erde. Die besten Stellen suchen sie immerhin aus. Die mit Abfall bedeckten Gründe der Häfen sind mit ihnen oft wie gespickt.“ (Pagenstecher.) Castracane (Challenger Report, Diatomeae) hat im Darme von Holothurien, die aus einer Tiefe von 2000 Faden gedredgt worden waren, große Mengen von gut erhaltenen Diatomeen gefunden. Auch Cohnheim gibt an, daß frisch eingefangene Holothurien ihren gesamten Darm immer prall mit Meeressand gefüllt haben, in dem man gelegentlich Stückchen Holz, Pflanzenteile, auch kleine Muscheln findet. Sie scheinen sich also wesentlich von Seesand mit den in ihm befindlichen lebenden oder toten organischen Bestandteilen zu nähren. Doch wird angegeben (M. Schmidt, Zool. Garten, Bd. 19, 1878, p. 244), daß sie auch schwimmende kleine Tiere, Infusorien, Diatomeen, Crustaceen, mittels ihres Tentakelkranzes in sich hinein strudeln und verzehren.“ (Cohnheim, 5.) Cohnheim bestimmte den N-Gehalt des Sandes, den er aus dem vorderen Drittel von Holothurien-Därmen entleerte, und verglich ihn mit dem von frisch eingebrachten Seesand:

21 g Sand aus Holothuriendärmen enthielt 8,1 mg N
40 „ Seesand enthielt 2,6 „ „

Er bezieht diesen großen Unterschied, der kaum allein der Beimischung von Verdauungssäften zuzuschreiben sein dürfte, hauptsächlich darauf, daß die Holothurien außer dem Sande noch N-haltige organische Nahrung aufgenommen haben. Größere Tiere können nicht bewältigt werden, da keinerlei besondere Organe zur Zerkleinerung der Nahrung existieren. Bei den Aspidochiroten wirken die Fühler wie Schaufeln. Den Dendrochiroten dienen ihre zierlichen, baumförmig verästelten Fühler gleichzeitig als Köder. Kleine Tiere aller Art lassen sich auf den Pflanzen gleichenden Gebilden nieder und werden in langsamen, rhythmischen Bewegungen in den Mund eingeführt. (O. v. Fürth, 18.) O. Schmidt (Brehms Tierleben 3. Aufl., 10, p. 501) entwirft von dem Spiele des Tentakelkranzes einer *Cucumaria* nachstehende Schilderung:

„Mit Verwunderung bemerkt man, daß von den 10 Fühlern nur 8 gleich lang sind. Zwei nebeneinanderstehende sind und bleiben viel kürzer und gleichen, voll entfaltet, einem Besenstummel oder Wischer. Man sieht sehr bald, wenn man ein Individuum einige Minuten ins Auge faßt, wie diese ungleichen Tentakel verschieden verwendet werden. In fast symmetrischer, aber doch nicht gesetzmäßiger Reihenfolge wird je ein Tentakel zusammengezogen, umgebogen und bis zur Wurzel in den weitgeöffneten Mund gesteckt, beim Herausziehen aber

gewöhnlich von einem der Wischer so bedeckt und an die Lippe angedrückt, als ob er gründlich abgestreift werden müßte. Da man unsere *Cucumaria* niemals größere Nahrungsbissen zu sich nehmen und Monate hindurch an der einmal erwählten und erkletterten Stelle verweilen sieht, so darf man wohl nicht daran zweifeln, daß das Einstülpen der Tentakel zum Behufe des Ableckens geschieht und daß sie auf diese originelle, schon bei anderen Holothurien beobachtete Art ihre mikroskopische Nahrung zu sich nimmt.“ Auch die Synapten ernähren sich in ähnlicher Weise wie die Dendrochiroten. Im Magen der Crinoiden fand CARPENTER hauptsächlich die im Seewasser treibenden Ceratien. Sie scheinen daher ebenfalls auf die Ernährung durch mikroskopische Organismen angewiesen zu sein. Ganz im Gegensatz zu den Holothurien und Crinoiden sind die Seesterne befähigt, auch sehr große Beutetiere zu bezwingen, sie umfassen Schnecken, Muscheln, Krabben und selbst Fische und verdauen dieselben zum Teil außerhalb des Körpers, ähnlich wie gewisse Plattwürmer, in dem vorgestülpten Magensack.

EUDES-DESLONGCHAMPS (11) beobachtete schon vor langer Zeit (1826), wie am Strande bei eintretender Ebbe Exemplare von *Asterias rubens*, zu einem Klumpen vereinigt, mit ineinander geflochtenen Armen auf einer großen *Mactra stultorum* saßen. Die Ränder der Muschelschalen klafften, und in diese Oeffnung hatten die Seesterne runde Blasen mit äußerst dünner Wand eingeführt, die mit einer durchsichtigen Flüssigkeit erfüllt waren; jeder Stern vermochte etwa 5 solcher Blasen auszusenden. An ihrem distalen Ende fand sich angeblich ein rundes, weites Loch (das sicher nicht vorhanden ist), durch welches der Blaseninhalt langsam und tropfenweise sich ergoß. Die Muscheln selbst waren oft fast völlig aus ihrer Schale herausgelöst und gefressen, in anderen Fällen aber kaum angedaut. Immer jedoch waren sie tot oder doch gelähmt, rochen aber frisch, so daß kaum daran zu zweifeln war: die Stachelhäuter hatten ihre Beute in wirksamer Weise abgetötet. Um was es sich nun bei diesen „Blasen“ handelt, lehrten MAC ANDREW und BARRET (1). Sie fanden, daß das Organ, welches eine *Asterias* bis in das hintere Ende der Windungen einer *Littorina* einzuführen imstande ist, nichts anderes ist als der ausgestülpte Magen. Der Inhalt der Blase ist die Leibeshöhlenflüssigkeit, unter deren Druck die Magenwand erektionsartig vortritt, und sicherlich hat diese Flüssigkeit nichts mit dem Saft zu tun, den der Seestern auf sein Opfer tropfen läßt, dem Sekret des Magens selbst. Und dieses Sekret hat nun die doppelte Aufgabe: 1) die Muschel zu töten oder doch derart zu lähmen, daß der Schließmuskeltonus vernichtet wird (diese Giftwirkung wurde auch von CUÉNOT [9] festgestellt); 2) das Fleisch der Beute in ihrer eigenen Schale zu verdauen, so daß dann das Lösungsprodukt mit Leichtigkeit aufgenommen werden kann.

Mit der Unzugänglichkeit der Beute fällt auch diese Art der Nahrungsaufnahme (durch „extraintestinale“ Verdauung) fort. Kleine Muscheln werden ganz verschluckt: so lebt z. B. *Astropecten*, ein Seestern mit großer Scheibe und dementsprechend dehnbarem Munde, von kleinen Muscheln, die er verschluckt, um die ausgedauten Schalen später wieder durch den Mund auszustoßen (ein After fehlt hier). Aber es gibt auch Arten, bei denen kleine Muscheln ganz verschluckt und innerhalb des Darmes -- große Muscheln aber in der er-

wähnten Weise außerhalb des Darmes (Magens) verdaut werden (Cuénot, l. c. p. 41, *Asterina gibbosa*; zit. nach Jordan, 25 a).

Eine sehr eingehende Untersuchung und Schilderung der Nahrungsaufnahme bei *Asterias Forreri* de Lorriol hat neuerdings Jennings (25) geliefert, nachdem vorher auch schon Schiemenz (39) interessante Beobachtungen hierüber mitgeteilt hatte. Was zunächst das Festhalten (Fangen) lebender Beutetiere betrifft, so sind dabei in erster Linie die sogenannten Pedicellarien beteiligt, in zweiter auch die „Saugfüßchen". Ueber die Physiologie der ersteren hat v. Uexküll (43) eine vortreffliche Arbeit geliefert, doch kann hier nur so weit darauf eingegangen werden, als diese überaus merkwürdigen Gebilde bei der Nahrungsaufnahme eine Rolle spielen.

Auch das Wesentliche ihres Baues, dessen Kenntnis für das Verständnis der Funktion durchaus erforderlich ist, soll nur an einem besonders typischen Beispiel, den gekreuzten Pedicellarien der Seesterne, erläutert werden. Bezüglich weiterer Details muß auf die ausführliche Beschreibung von Perrier und v. Uexküll verwiesen werden. Der hervorstechendste Unterschied zwischen den Seestern- und Seeigel-Pedicellarien besteht darin, daß die ersteren zweizinkig und die letzteren sämtlich dreizinkig sind. Jedes Zangenglied besitzt bei jenen eine schaufelförmige, mit Zähnen besetzte Platte. „Ihr sitzt der Stiel seitlich verschoben an. Die beiden Zangenglieder sind gekreuzt, wie bei einer Schere (Fig. 151). Die Schließmuskeln verbinden die unteren Enden der Zangenglieder miteinander, ohne zu dem zwischen diesen gelegenen Basilarstück in Beziehung zu treten, und laufen in ein langes Muskelband aus, an dem die ganze Zange wie an einem Gummifaden hängt. Es begreift sich leicht, wie diese Einrichtung einem gepackten Feinde es unmöglich macht, durch Ziehen an der Zange sich zu befreien, denn je stärker er zieht, desto mehr zieht das Muskelband die Zangen zusammen und verhindert die Oeffnung des Maules.

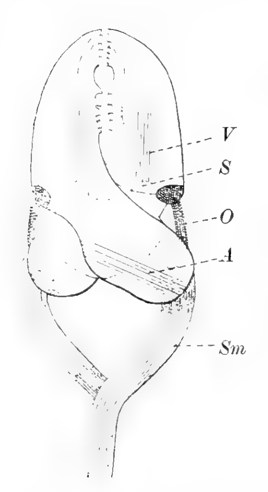


Fig. 151. *Asterias glacialis.* Schema einer gekreuzten Seesternpedicellarie. *V* Versicherungsmuskel, *S* Schnepper, *O* Oeffner, *A* Aushebemuskel, *Sm* Schließer (nach v. Uexküll).

Die Oeffner treten aus einer Vertiefung der Schaufel einer Zange hervor und gehen gerade abwärts zum Stiel der anderen Zange über. Es ist nicht verständlich, wie diese Muskeln allein das Oeffnen ausführen können, da die unregelmäßige Apophyse beim Schluß hinter dem freien unteren Rand der Schaufel eingeschnappt hat, so daß eine Bewegung nach rückwärts nicht mehr erfolgen kann. Dafür gibt es Muskeln, die sonst unverständlich blieben, die vom freien Rande der Gelenkrolle eines Basilarstückes hinüberziehen zum unteren Ende des auf ihr gleitenden Zangengliedes." Diesen Muskeln käme nach v. Uexküll die Aufgabe zu, das Zangenglied aus dem Schnepper zu heben und so die Oeffnung zu ermöglichen (Aushebemuskeln). Eine besondere Eigentümlichkeit der Seestern-Pedicillarien ist noch die Einfügung des Basilarstückes. Es ermöglicht der zweizinkigen Zange, „Gegenstände von sehr verschiedener Form sicher zu fassen", wie es bei sogenannten Vorschmiedezangen der Fall ist. „Die Zangenglieder drehen sich nicht um einen Zapfen, sondern um eine eingeschaltete Kugel, an die sie z. B. durch Gummibänder angepreßt sein können. Eine solche Zange gestattet es ihren Endplatten, sich seitlich zu verstellen, so daß sie, jeden beliebigen Winkel bildend, einander genähert werden können. Das Vorhandensein eines Basilarstückes gestattet in ganz ähnlicher Weise den beiden Zangen-

gliedern der Seesternpedicellen eine Drehung um ihre Längsachse. Hierdurch werden die Schaufeln in beliebigem Winkel zueinander gestellt und können Gegenstände jeder Form fest packen." (v. UEXKÜLL.)



d

Fig. 152. *Echinus acutus,* Verschiedene Formen von Pedicellarien. a Beißzange, b Putzzange, c Giftzange, geschlossen, d Giftzange, geöffnet, e Klappzange (nach v. UEXKÜLL).

e

Bei den Pedicellarien der Seeigel unterscheidet man 4 nach Bau und Funktion verschiedene Formen: 1) gemmiforme (Giftzangen), 2) tridaktyle (Klappzangen), 3) ophiocephale (Beißzangen) und endlich 4) trifoliate (Putzzangen). Von diesen, deren Formverhältnisse die Figuren (Fig. 152) erläutern, kommen für das Erfassen und Festhalten von Nahrungskörpern hauptsächlich die Klapp- und Beißzangen in Betracht.

Dohrn (12) verdanken wir schöne Beobachtungen über die Angriffsweise von *Sphaerechinus* und *Strongylocentrotus*, welche die Eigentümlichkeit besitzen, auf ihrer Rückenseite zahlreiche Muscheln und andere Gegenstände festzuhalten, offenbar um sich unerkannt an ihre Beute heranschleichen zu können. „Bei der Fortbewegung des Tieres wird der Eindruck hervorgerufen, als käme ein Haufen Muscheln näher; diese an Mimicry erinnernde Tatsache scheint auch in der Tat die Explikation derselben zu sein. Ich habe mehrfach Beobachtungen und Experimente über die Ernährungsweise dieser Seeigel gemacht und gefunden, daß sie gefährliche Räuber sind. Am auffallendsten war es mir, daß sie besonders gern *Squilla mantis* fressen. Man sollte meinen, diesem großen Krebse müßte es ein leichtes sein, dem kleinen und langsam sich bewegenden Echinoderm aus dem Wege zu gehen. Es ist aber Tatsache, daß, wenn ich ein Dutzend *Squilla* in dasselbe Bassin setzte, in welchem ebensoviel *Toxopneustes* sich befanden, in 8—10 Tagen sämtliche *Squilla* von den Seeigeln aufgefressen waren. Ich habe oft gesehen, wie die Seeigel ihre Beute ergriffen. Indem sie sich fortbewegten, setzten sie einige Saugfüßchen auf irgendeinen Körperteil des Krebses. Dieser fühlt es und will entrinnen, aber rasch entsendet der Seeigel weitere Hilfstruppen, und aus allen benachbarten Bezirken spannen sich die Ambulacralfüßchen in weitem Bogen, bis sie die *Squilla* erreichen. Nun läßt der *Echinus* all die Füßchen los, die ihn zu weit vom Krebs entfernt halten, und rückt dem Opfer näher, das vergebliche Anstrengungen macht, zu fliehen. Indem der *Echinus* sich mit einem Teil der Saugfüßchen an einem Felsen oder an der Glasscheibe des Bassins festhält, schiebt er den Krebs mittels der übrigen Füßchen langsam um seinen Körper herum, bis er in den Bereich des Mundes kommt. Dann fängt er an ihn aufzufressen.“ (Dohrn.)

Auch v. Uexküll beobachtete, daß eine *Squilla*, die nach *Sphaerechinus* geschlagen hatte, nicht mehr loskam. Erst umklammerten die Stacheln die Schere so fest, daß sie nicht mehr bewegt werden konnte, dann kamen die Ambulacralfüße und saugten sich am Krebse fest, der schließlich gefressen wurde.

Bei den geschilderten Vorgängen ist die Tätigkeit der Pedicellarien schwer zu beobachten. Um diese vor Augen zu führen, schnitt v. Uexküll einem *Palaemon* den Schwanz ab, um ihn dieses kräftigen Fluchtmittels zu berauben, und setzte ihn auf einen *Sphaerechinus*. „Jetzt ist er völlig hilflos, denn die Beißzangen packen jedes Haar seiner Beine und Antennen, dessen sie habhaft werden können, und reißt sich der Krebs von einer Beißzange los, gleich packen ihn dafür 10 neue. Schließlich kommen die Saugfüße den Pedicellarien zu Hilfe und setzen sich am Krebsleibe fest, der dann schließlich zum Munde transportiert und gefressen wird. In diesem Falle sind die Stacheln als Angriffswaffen ganz unbrauchbar, denn die dünnen, biegsamen Beine des *Palaemon* entgleiten ihnen immer. Dafür treten die Beißzangen in ihr Recht, sie sind schnell bei der Hand und halten

den Krebs fest, bis die langsamen Saugfüße eingreifen können, die allein nichts ausrichten würden.“ (v. UEXKÜLL.)

Den Klappzangen, „bei denen das Schwergewicht der Leistung nicht auf Kraft, sondern auf Schnelligkeit gelegt ist“, schreibt v. UEXKÜLL hauptsächlich die Bedeutung zu, kleinere vorbeischwimmende Tiere (Anneliden?) zu fassen, während die Beißzangen Tiere zu packen haben, die bereits mit der Haut des Seeigels in Berührung gekommen sind“. Er beobachtete, daß „ein ganz schwacher Reiz, wie das Anbranden einer kleinen Welle an den Seeigel, die Klappzangen hervorruft und die Beißzangen in Ruhe läßt. Dagegen genügt ein direkt applizierter Hautreiz, der die letzteren hervorzaubert, bereits meist, um die Klappzangen zum Verschwinden zu bringen.“ Zu einem sicheren Urteil liegen noch zu wenig Beobachtungen vor, auch läßt sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen, „ob und inwieweit die Ernährung der Seeigel von diesen gelegentlichen Fängen abhängig ist“ (v. UEXKÜLL).

Auch nach ROAF (37 a) spielt das zweckmäßige Zusammenarbeiten der Pedicellarien, der Saugfüßchen und der beweglichen Stacheln bei der Nahrungsaufnahme der Seeigel eine sehr wichtige Rolle. Namentlich sind die ersteren von Wichtigkeit, wenn es sich um das Ergreifen und Festhalten kleinerer beweglicher Tiere (Würmer) handelt, die dann rasch dem Munde zugeführt werden, wobei zweckmäßig koordinierte Bewegungen die Beute in der gewünschten Richtung vorwärtsschieben. Erweist sich diese als genießbar, so beginnen rhythmische Bewegungen des Mundes, der sich nach der Seite hin richtet, von woher die Nahrung kommt. Indem er sich dann weit öffnet, wird das Gebiß vorgeschoben und zurückgezogen, wobei sich die Lippen rüsselartig verlängern und der Mund wieder nach der Mitte zurückkehrt, worauf sich dieselben Bewegungen wiederholen. Jedesmal beim Vorschieben des Gebisses wird ein Teil der Nahrung aufgenommen und innerhalb desselben zerkleinert. Es scheint übrigens, daß Echiniden nicht nur tierische, sondern auch pflanzliche Stoffe verzehren. SCOTT (39a) gibt an, daß *Echinus esculentus* hauptsächlich Seegras (sea-weed) und Sand verzehrt. Er fand an der Küste von New-Brunswick den Darm fast immer voll davon. CHADWICK dagegen (2a) hält den gemeinen Seeigel für carnivor und fand in den meisten Exemplaren, die auf einem mit Seegras und *Balanus* bedeckten Boden gesammelt waren, nicht Algen, sondern Fragmente der *Balanus*-Schalen im Darm. Er brachte einige mit Entenmuscheln bedeckte Steine in ein Gefäß mit Seeigeln und sah, wie sich diese sehr bald mit Erfolg an die Balaniden heranmachten.

Nicht sowohl für den Nahrungserwerb, als vielmehr für die Entfernung sehr kleiner Körper von der Oberfläche des Seeigels sind die Putzzangen bestimmt. „Fallen größere Körner auf das Tier, so genügt die Bewegung der großen Stacheln, die sie von Spitze zu Spitze schieben, um sie schließlich vom Aequator des Tieres aus zu Boden fallen zu lassen. Kleinere Körper, wie die Exkremente des Seeigels, werden von den kleinen Stacheln auf die großen gehoben und von diesen gleicherweise weiterbefördert.“ „Ganz feiner Kalkstaub wird, wenn er auf die Haut des Tieres (*Sphaerechinus*) fällt, unglaublich rasch von den Wimperhaaren allseitig nach dem Munde transportiert.“ (Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß auf diese Weise auch kleine mikroskopische Organismen dem Munde als Nahrung

zugeführt werden. B.) „Nur im Falle, wenn der Kalkstaub so dicht auf die Haut fällt, daß die Wimpern in ihrer Bewegung ernstlich behindert werden, springen die Putzzangen nutzbringend ein, indem sie in den Staub hineinbeißen, sich fortbiegen und öffnen und derart für eine gleichmäßigere Verteilung sorgen“ (v. Uexküll).

Die gemmiformen Pedicellarien, deren den Zangen aufsitzende Giftdrüsen jene im gefüllten Zustande dick und klumpig erscheinen lassen und auch die Endklauen bei geschlossener Zange überdecken (Fig. 152), fungieren hauptsächlich als Schutzwaffen des Tieres (vgl. Bd. II, 2, p. 38—42).

Die große Bedeutung der Pedicellarien für den Nahrungserwerb läßt sich namentlich bei Seesternen außerordentlich klar erkennen. Hier stehen dieselben oft in Rosetten um die Stacheln herum angeordnet, welche sie im ausgestreckten Zustande völlig verdecken können (Fig. 153). Nicht nur kleinere Tiere, wie Anneliden und Cope-



Fig. 153. *Asterias Forreri de Lorriol.* A Ein Teil der Oberfläche mit Pedicellarien *p*, Saugfüßchen *s* und Dornen *d*, im ungereizten Zustande. B Mit gereizten Pedicellarien, die rosettenförmig um die Dornen geordnet und hier vorgestreckt sind (nach Jennings).

poden, die nur wenige Millimeter messen, sondern auch Crustaceen von mehreren Zentimetern Länge werden von den Pedicellen gefaßt und an der Oberfläche des Tieres tagelang festgehalten. Fig. 154 stellt nach einer Photographie von Jennings einen Seestern mit 5 großen derart fixierten Krabben (*Hippa analoga*) dar. Dieser Beobachter beschreibt in der zitierten Arbeit sehr anschaulich den Kampf derselben mit dem Seestern und schildert, wie zunächst die Pedicellarien primär beteiligt sind, in der Folge aber von den Saugfüßchen sehr wesentlich unterstützt werden. Schließlich treten auch zweckentsprechende Armbewegungen ein und helfen die gefangene Beute an die Unterseite der Scheibe dem Munde zuzuschieben, aus dem nun der Magensack hervorgestülpt wird und den zu verdauenden Körper umschließt.

An dem natürlichen Aufenthaltsort des von Jennings untersuchten Seesternes bilden kleine Gastropoden seine hauptsächliche Nahrung. Diese werden in gleicher Weise gefangen und dann dem Munde immer so zugeschoben, daß die Mündung der Schale jenem zugekehrt erscheint. ("The lobes of the stomach are pushed into the opening and the soft parts digested and absorbed, while the shell is quite covered with the tube feet that are holding it against the mouth.") Es ist bekannt, wie gefährlich unter Umständen die räube-

rischen Seesterne den Muschel-(Austern)-Bänken werden, und SCHIEMENZ (39) hat die Art und Weise, wie sie sich der anscheinend so schwer angreifbaren Beute bemächtigen, eingehend beschrieben. Es tritt dabei die Bedeutung der Saugfüßchen besonders deutlich hervor. Sie öffnen Muscheln, die sie wegen ihrer Größe unmöglich in ihre Mundöffnung hineinbringen könnten, derart, daß sie die eine Hälfte der Saugfüßchen an der einen, die andere Hälfte an der anderen Schale anheften und so einen Zug ausüben, der die Muschel schließlich zwingt, ihr Gehäuse zu öffnen. Dann dringt der Seestern (d. h. dessen Magen) ins Innere ein und verdaut den Inhalt. Ein mittelgroßer *Asterias glacialis* braucht zur Verdauung einer Auster etwa 4 Stunden (zit. nach v. FÜRTH, 18). SCHIEMENZ sah bei einem anderen Seestern, dem *Asterias rubens*, einem gefürchteten Räuber, der große Mengen von Muscheln mit seinem hervorgestülpten Magen außerhalb seines Körpers verdaut, daß zur völligen Auflösung der Weichteile einer 3—7 cm langen *Venus* $8\frac{1}{2}$ Stunden erforderlich waren. Es geht aus diesen Beobachtungen zugleich hervor, wie enorm dehnbar und erweiterungsfähig die für gewöhnlich kleine Mundöffnung der Seesterne ist.

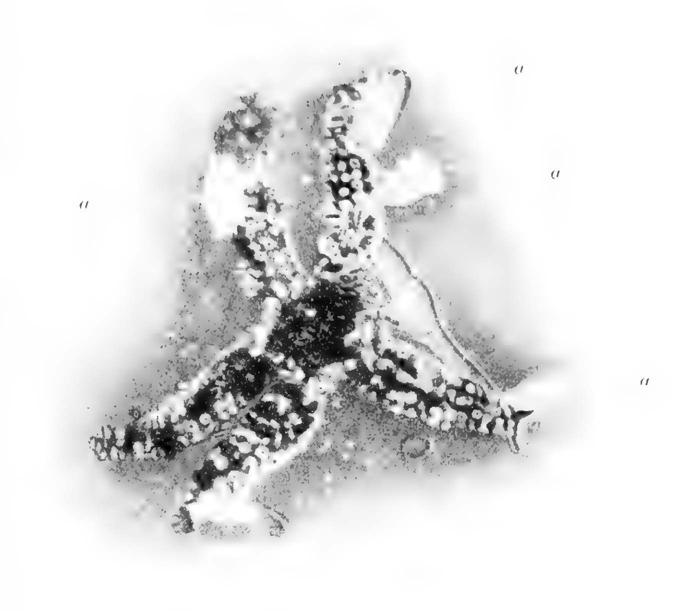


Fig. 154. *Asterias Forreri,* 5 Krabben *(Hippa)* mittelst der Pedicellarien festhaltend (nach einer Photographie von JENNINGS).

Wenn man die Kraft berücksichtigt, mit welcher Muscheln ihre Schalen schließen und lange geschlossen halten, so erscheint es kaum glaublich, daß die Saugfüßchen erfolgreich dagegen ankämpfen könnten. Indessen hat schon PREYER (36) gezeigt, wie erstaunlicher Leistungen diese anscheinend so zarten Gebilde fähig sind.

Der Mechanismus des Ansaugens an festen Körpern ist durch die histologischen Untersuchungen von HAMANN klar geworden und wahrscheinlich für alle Asteriden derselbe, wie ihn R. SEMON (40) für Holothurien beschrieben hat.

„Beginnt *Asterias, Echinaster, Luidia, Ophidiaster* sich anzuheften, so werden zuerst mehrere Saugfüßchen stark extendiert und schon während der Füllung derselben mit Wasser vom Wassergefäß die Endplatte mit dem muskelfreien Ringwulst

gegen die Wand (eine Glasplatte eignet sich am besten zur Beobachtung) gedrückt. Jetzt zieht sich durch Kontraktion der longitudinalen Muskelfasern in der Wandung des terminalen Wassergefäßes die Endplatte zurück, während der überstehende Rand luftdicht an der Wand haften bleibt, da er nicht mitzurückgezogen wird, während die Platte wie der Stempel in einer Spritze zurückgeht und der Wasserdruck samt dem Luftdruck von außen auf das Füßchen wirkt. Es entsteht also ein kleiner luftleerer oder luftverdünnter Raum am Ende des Saugfüßchens" (Fig. 155). „So fest saugt sich *Asterias* auf diese Weise an, daß man bei frischen Exemplaren nicht ohne Zerreißung der Füßchen das Tier von der Haftfläche abnehmen kann, wenn man es nicht vorher durch Reize zur Entspannung veranlaßt hat. Die letztere kommt dadurch zustande, daß das Wasser im Wassergefäß von innen gegen die Endplatte

Fig. 155. Fig. 156.

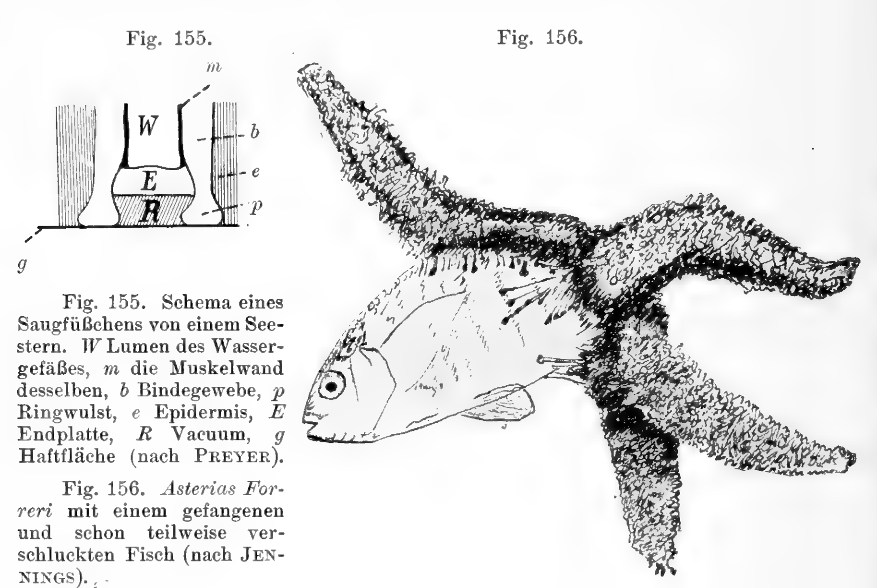


Fig. 155. Schema eines Saugfüßchens von einem Seestern. *W* Lumen des Wassergefäßes, *m* die Muskelwand desselben, *b* Bindegewebe, *p* Ringwulst, *e* Epidermis, *E* Endplatte, *R* Vacuum, *g* Haftfläche (nach Preyer).

Fig. 156. *Asterias Forreri* mit einem gefangenen und schon teilweise verschluckten Fisch (nach Jennings).

vorgepreßt wird, so daß der leere Raum verschwindet, und nun das Saugfüßchen, im Inneren demselben Druck ausgesetzt wie von außen, nicht mehr adhäriert." (Preyer, 36.) Ein an einer Glasplatte fest angesogener Seestern bleibt haften, wenn man die Platte umkehrt, wobei die Füßchen durch das Gewicht des Tieres enorm gedehnt werden. Preyer sah, daß ein Seestern von 250 g Gewicht noch hängen blieb, wenn nur zwei Füßchen an jedem Strahl noch festhielten. Dabei kommt auf jedes 25 g (!).

Am erstaunlichsten dürfte es wohl sein, daß ein so träges, schwer bewegliches Tier, wie ein Seestern, sogar einen lebendigen Fisch unter günstigen Umständen zu fangen und festzuhalten vermag, wie dies von Jennings beobachtet wurde (Fig. 156).

Ganz neuerdings hat Herzog A. Gandolfi Hornyold (24) Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme der Spatangiden veröffentlicht, die hier noch erwähnt werden müssen. Wie schon bemerkt wurde, nehmen dieselben, ähnlich wie Holothurien, massenhaft Sand auf, doch gehen über die Art und Weise, wie dies geschieht, die Ansichten auseinander. Bisher pflegte man sich dies so vorzustellen, daß die Tiere, indem sie sich im Sande fortbewegen, ihre Unterlippe wie einen Pflug gebrauchen, und daß auf diese Weise beim Kriechen der Sand

in den Mund gleichsam eingeschaufelt wird. Bei Beobachtung lebender Spatangiden im Sande fällt es aber auf, daß die Tiere sich niemals derartig bewegen, daß der Sand von der Lippe berührt wird, sondern es bleibt stets ein Zwischenraum frei, indem beim Gehen die Grab- oder Gehstacheln fast vertikal abwärts gestellt werden, so daß niemals die Unterlippe den Boden berühren kann. Nach Hornyold geschieht nun die Nahrungsaufnahme in folgender Weise:

„Die Mundfüßchen werden ausgestreckt, öffnen sich, fühlen an der Sandoberfläche herum, greifen ein Sandkörnchen und bringen es auf die Unterlippenstacheln, die direkt hinter dem Mund auf der Unterlippe in mehreren Reihen geordnet mit säbelartig aufgebogenen Spitzen nach vorn gerichtet sitzen und den Mund zu überdecken vermögen. Diese Stacheln bringen mit Hilfe der Oberlippenstacheln, deren Spitzen derart gestellt sind, daß sie den Spitzen der Unterlippenstacheln entgegengerichtet sind, das Sandkörnchen in den Mund. Die Unterlippenstacheln bewegen sich lebhaft beim Herannahen des von den Mundfüßchen getragenen Sandkörnchens. Die Mundfüßchen breiten sich beim Ergreifen des Sandkörnchens aus und berühren es mit den sonst in geschlossenem Zustande nach innen gerichteten, stark verdickten Seiten der einzelnen Filamentkolben, die beim Zurückziehen des Mundfüßchens das Sandkörnchen dicht umschließen.“

„Man kann auch sehen, daß die Sandkörnchen an den einzelnen Kolben gewissermaßen anhaften; dies läßt sich auch histologisch erklären, denn auf Längsschnitten durch ein Mundfüßchen sind auf diesen verdickten Kolbenseiten der Filamente zahlreiche lange, schlauchförmige Drüsenzellen zu sehen, deren Sekret dieses Ankleben der Sandkörner bewirkt. Noch ist zu bemerken, daß feinere Schlammpartikel an den Füßchen, besonders an den seitlichsten Filamenten haften bleiben. Diese werden beim Hineinstecken in den Mund direkt abgeleckt, ähnlich wie bei gewissen Holothurien.“

D. Die Verdauung der Echinodermen.

Es ist leider sehr wenig Positives hierüber festgestellt, und fast alle Angaben auf diesem Gebiet sind vorläufig mit einem großen Fragezeichen zu versehen, was um so mehr zu bedauern ist, als sich gerade Vertreter dieses Tierkreises in vieler Beziehung vorzüglich zu derartigen Untersuchungen eignen. Wir stoßen hier wieder zunächst auf eine ganze Reihe von Behauptungen Krukenbergs, die nur mit großen Vorbehalten aufzunehmen sind.

I. Eiweißverdauung.

Nachdem zuerst L. Fredericq (16) aus den radiären Blindsäcken von *Asteracanthion rubens* ein angeblich tryptisch wirkendes Enzym erhalten haben wollte, hat Krukenberg ohne jede genauere Kenntnis der histologischen Struktur sowohl an Holothurien wie an Seesternen und Seeigeln Verdauungsversuche angestellt. Es ist sehr bezeichnend für die mangelhaften anatomischen Vorkenntnisse dieses Beobachters, daß er die dunkelgelben langen „Darmanhänge“ von *Cucumaria Planci* zuerst für eine Art Pankreas hielt, da er daraus Fermente verschiedener Art erhalten haben wollte. Er wurde erst später darüber aufgeklärt, daß diese Organe die Bedeutung von Genital-

schläuchen haben. Er betont weiterhin, daß auch „die mikroskopische Untersuchung von Schnitten aus dem Anfang-, Mittel und Endteil des Darmes keine Beweise für das Vorhandensein sekretorischer Organe im Darmrohr liefert". Es ist ihm also gänzlich unbekannt, daß in unzähligen Fällen bei wirbellosen Tieren das Darmepithel neben seiner resorptiven Funktion auch noch die Rolle einer flächenhaft ausgebreiteten Verdauungsdrüse spielt.

So sehr es mir widerstrebt, die Befunde Krukenbergs hier wiederzugeben, muß ich es im Interesse zukünftiger Untersuchungen doch wohl tun, da sie immer wieder zitiert und offenbar für beachtenswert gehalten werden. In Wirklichkeit ist Krukenberg nirgends über L. Fredericq hinausgegangen, ja meist erheblich hinter demselben zurückgeblieben.

Bei *Synapta digitata* konnte er ein rohes Fibrin verdauendes Enzym durch Extraktion mit Wasser oder Glyzerin nicht nachweisen. Dagegen verdaute der flüssige und neutrale Darminhalt von *Holothuria tubulosa* „große Mengen rohen Fibrins unter Bildung von Peptonen in wenigen Stunden". Durch Extraktion der ganzen gereinigten Därme von 7 Exemplaren der genannten Holothurie mit Glyzerin ließ sich kein wirksamer Auszug gewinnen. „Weder in Essigsäure, Weinsäure und Salzsäure verschiedener Konzentration noch in 2-proz. Sodalösung war eine Wirkung auf rohes Fibrin bei 20—40° C zu erkennen, auch gekochte Stärke wurde durch den Glyzerinauszug nicht verändert." Um so auffälliger und höchst charakteristisch ist es daher, wenn Krukenberg unmittelbar darauf angibt, er habe „in einem extraintestinalen Organ" derselben Holothurie reichlich „Pepsin" gefunden: „Die linke Hälfte der Wasserlungen wird bei den Aspidochiroten von einem Blutgefäßnetz innig umsponnen, und das Glyzerinextrakt dieses Geflechtes (! B) enthält ein peptisches, dagegen kein in 2-proz. Sodalösung Eiweißstoffe verdauendes tryptisches Enzym und keine Diastase. Das peptische Enzym verdaut rohes Fibrin in 0,2-proz. HCl, 0,4—4-proz. Milchsäure, 0,5—2-proz. Essigsäure, 4-proz. Weinsäure und ist auch nicht ganz unwirksam in 0,5-proz. Oxalsäure. Im Verlaufe einer Stunde wurde rohes Fibrin in 0,2-proz. HCl regelmäßig verdaut." Krukenberg ist daher der Meinung, „daß die Blutgefäße (recte „Lakunen" B.) an dieser Stelle drüsige Elemente enthalten, welche die Enzymproduktion besorgen (!! B). Eine Seite vorher betont derselbe Autor aber ausdrücklich, daß „alle Versuche, aus den Polischen Blasen, den Cuvierschen Organen, den Wasserlungen und dem Blute der Holothurie Enzyme zu extrahieren, nur zu negativen Resultaten führten" (! B.). Woher nun eigentlich die Fermente stammen, welche doch unzweifelhaft bei der Verdauung wirksam sind, das geht aus Krukenbergs verwirrten und zum Teil sich direkt widersprechenden Angaben überhaupt nicht hervor. Im Darminhalt soll ein kräftig wirkendes tryptisches Enzym enthalten sein, in dem „Geflecht, welches die Blutgefäße mit der einen Wasserlunge bilden", findet er ein peptisches Enzym, dessen Vorhandensein er selbst für ganz unverständlich erklärt. Auch wäre nicht einzusehen, wie dasselbe in den Darm gelangen sollte. Da er nun auch aus der Darmwand selbst keine Enzyme zu extrahieren vermochte, so hält er, wie schon bei den Cölenteraten, so auch hier die Annahme nicht für unwahrscheinlich, daß „das tryptische Enzym im Darminhalt der Holothurie aus der aufgenommenen Nahrung stammt", aus der es durch Autodigestion frei wird (! B.). Diese Verlegenheitserklärung muß im vorliegenden Falle um so mehr als ausgeschlossen gelten, weil, wie schon erwähnt wurde, die Holothurien sich großenteils von Pflanzenstoffen ernähren.

Nicht viel besser steht es mit Krukenbergs Beobachtungen an Seesternen. Der wässerige wie der Glyzerinauszug aus Seesternlebern (d. h. den radialen Magendivertikeln) soll auf rohes Fibrin „eine peptische und tryptische

Wirkung“ ausüben und „wie das Glyzerinextrakt der Cucumarialebern (d. h. der Genitalschläuche! B.) gekochte Stärke saccharifizieren. KRUKENBERG erhielt „eine fibrinverdauende Wirkung in thymolisierter 2-proz. Soda, und in thymolisierter neutraler wässeriger Lösung (tryptisches Enzym), in 0,5—4-proz. Weinsäure, 0,5—4-proz. Milchsäure, 0,2-proz. HCl und in 1—4-proz. Essigsäure, während die Wirkung in 0,5-proz. Essigsäure und 0,5—1-proz. Oxalsäure äußerst gering war. In der thymolisierten Sodalösung wurde von dem tryptischen Enzym unter Bildung von Peptonen auch gekochtes Fibrin verdaut . . . Eine Verdauung von gekochtem Fibrin bei Säurezusatz ließ sich nicht erzielen“. Auch aus dem in fließendem Wasser längere Zeit ausgewaschenen Darme (soll wohl heißen Magen? B.) von *Astropecten* erhielt KRUKENBERG durch Extraktion mit Glyzerin ein peptisches Enzym, welches in den oben erwähnten Säurelösungen Fibrin in wenigen Stunden vollständig verdaute. Der sonderbaren Annahme des gleichzeitigen Vorkommens eines peptischen und eines tryptischen Enzyms in derselben Verdauungsflüssigkeit werden wir auch wieder bei den Crustaceen und Mollusken begegnen, und es soll auch erst dort eine Kritik dieser Lehre KRUKENBERGS gegeben werden. Ganz ähnlich, wie bei *Astropecten aurantiacus* und *Asteracanthion glacialis*, verhielt sich auch *Solaster papposus*. „Der Glyzerinauszug der Lebern erwies sich sehr reich an dem trypsinähnlichen Enzym, welches in etwa 2 Stunden rohes Fibrin ohne Bildung des durch die Bromwasserreaktion gekennzeichneten Körpers (Tryptophan) verdaut, dessen Wirksamkeit durch Thymol nicht inhibiert wird und welches auch verhältnismäßig rasch gekochtes Fibrin unter Bildung von Peptonen in lösliche Substanzen überführt. Reich ist das dialysierte Extrakt an Diastase, und auch ein peptisches Enzym befindet sich in ihm.“

Von Echiniden untersuchte KRUKENBERG *Toxopneustes lividus* und *brevispinosus*. „Der im Darm angesammelte Verdauungssaft, ohne ausgeprägt saure oder alkalische Reaktion, verdaute rohes Fibrin in alkalischer (2-proz. Soda) und saurer (0,2-proz. HCl) Lösung in 2—3 Stunden. Mittels der Darmglyzerinauszüge beider *Toxopneustes*-Arten wurden die Eigenschaften bei Zusatz von organischen Säuren ermittelt, welche wesentlich mit denen des peptischen Enzyms bei den Asteriden übereinstimmten. Diastase war in den Auszügen ebenfalls nachweisbar.“

Wenig später als KRUKENBERG hat auch A. B. GRIFFITHS (20) den Inhalt der Magendivertikel (Leberschläuche) von *Uraster rubens* untersucht und will darin Harnsäure nachgewiesen haben (? B.). Er schreibt dem Safte im allgemeinen ähnliche verdauende Eigenschaften zu, wie sie der Pankreassaft der Wirbeltiere besitzt. Auch CHAPEAUX (3) gelangte zu dem gleichen Resultate: „Les glandes digestives radiales des Astéries agissent sur l'amidon cru ou cuit pour le transformer en glucose; elles dissolvent rapidement la fibrine en peptone; elles émulsionnent fortement l'huile d'olive et d'autres substances grasses.“ Ein Wasserextrakt der Drüsen bot eine deutliche alkalische Reaktion dar; es erwies sich als völlig unwirksam, wenn es mit HCl (2-prom.) angesäuert wurde. Auch der Magensack soll sich an der Enzymproduktion beteiligen. Dies erscheint aber unwahrscheinlich, denn COHNHEIM (5) hat gefunden, daß feste Nahrung, wie z. B. zerschnittenes Muschelfleisch oder Fibrin, welches in einen herauspräparierten „überlebenden“ Magensack von *Astropecten* eingeführt wurde, keinerlei Veränderung erlitt, „da die Fermente nicht in den Magen gelangen“, indem abweichend von den Holothurien und Echiniden „für die Tätigkeit des Seesternmagens ein komplizierter Bewegungsmechanismus

nötig ist, den das von dem übrigen Tier losgelöste Organ nicht mehr leisten kann".

Roaf (37 a) verfütterte an Seesterne (*Asterias rubens*) mit Kongorot gefärbte Patellen. Nach $3^1/_2$ Stunden war der Inhalt des Magens sowie die Leberschläuche purpurfarbig, die Rectalcoeca erschienen dagegen blau; nach $6^1/_2$ Stunden waren die Leberschläuche dunkelbraun mit einem Stich ins Blaue, der in der Folge noch zunahm. Nach 14 Stunden enthielten die Lebergänge eine blaue Lösung, so daß auf eine deutlich saure Reaktion geschlossen werden kann.

Im Darm von *Echinus esculentus* fand derselbe Beobachter die aufgenommene Nahrung in Gestalt kleiner, rundlicher Massen von 2—4 mm Durchmesser. Im obersten Darmabschnitt waren diese Massen fest und undurchsichtig, mit einem dünnen, schleimigen Ueberzug versehen. Weiter nach hinten werden sie von der Oberfläche her durchscheinend und schließen nur noch einen dunklen Kern ein, der von einer Art Membran umgeben erscheint. Die Verdauung vollzieht sich so in eine Art Kapsel, die Roaf nicht eben treffend den Nahrungsvakuolen der Infusorien vergleicht. Auch die nach außen entleerten unverdaulichen Schalenreste der verzehrten Balaniden waren von einer solchen Hülle umschlossen.

Ueber die Reaktionsverhältnisse im Darm suchte sich Roaf dadurch Aufschluß zu verschaffen, daß er die verfütterten Stoffe mit verschiedenen Indikatoren färbte. Es kamen folgende Farbstoffe zur Verwendung:

1) Dimethylamidoazobenzol	rot (sauer)	gelb (alkalisch)
2) Kongorot	blau (sauer)	rot (alkalisch)
3) Lackmus	rot (sauer)	blau (alkalisch)
4) Neutralrot	rot (sauer)	gelb (alkalisch)
5) Phenolphthaleïn	farblos (sauer)	rot (alkalisch)

1) ergab gelbe Verfärbung, 2) blieb unverändert, 3) blau, 4) orange, 5) farblos.

Auffallenderweise vermochte Cohnheim im Magen von Seesternen auch während der Verdauung von Muscheln keine Verdauungsprodukte von Eiweiß nachzuweisen. Es erscheint dies schwer verständlich, wenn man die großen Eiweißmassen berücksichtigt, welche hier in Lösung übergehen und sicher auch resorbiert werden. (Sollten Wanderzellen an dem sofortigen Transport beteiligt sein? B.)

In Uebereinstimmung mit Krukenberg konnte auch Cohnheim aus Holothuriendärmen kein proteolytisch wirksames Enzym extrahieren. Selbst nach wochenlangem Stehen gaben sie an Meerwasser kein Ferment ab, das rohes Fibrin löst. „Das Fibrin bleibt bei Toluolzusatz auch bei Bruttemperatur 1 Tag lang unverändert; daß es sich in 2—3 Tagen auflöst, beweist bei den bekannten Eigenschaften des Fibrins nichts für die Gegenwart eines Fermentes. Auch Muschelfleisch wurde durch Darmextrakt anscheinend nicht verändert. Gegen die Annahme, daß der erforderliche Stickstoff durch eine aktive Tätigkeit des Darmepithels und intracellulare Verdauung kleinster pflanzlicher und tierischer Organismen herbeigeschafft wird, scheint der Umstand zu sprechen, daß auch eine Selbstverdauung (Autodigestion) der Därme im Gegensatz zu solchen von Seesternen (*Astropecten aurantiacus*) nicht erfolgt. Die Holothurien-

därme „bleiben bei wochenlangem Stehen unter Toluolzusatz bei Zimmer-, wie bei Bruttemperatur unverändert, wogegen sie durch Pepsin und Trypsin leicht gelöst werden, also aus verdaulichen Eiweißkörpern bestehen. Nach wochenlangem Stehen ging nur etwas Eiweiß, bezw. ein mucinähnlicher Körper in Lösung, nach deren Entfernung die Flüssigkeit keine Biuretreaktion oder MILLONsche Reaktion zeigte. Phosphorwolframsäure erzeugte eine spärliche Fällung, in der sich kein durch Silbernitrat fällbarer Körper befand, so daß Arginin ausgeschlossen war. Das Filtrat von dem Phosphorwolframsäure-Niederschlag wurde eingedampft, ließ aber die so leicht zu findenden Kristalle von Leucin und Tyrosin vermissen. (COHNHEIM.)"

Bei *Astropecten aurantiacus* konnte COHNHEIM dagegen eine, wenn auch sehr langsame und unvollständige, Selbstverdauung seiner in Meerwasser angesetzten Verdauungsorgane (Magen und Blinddärme) beobachten und als Produkte derselben in Uebereinstimmung mit GRIFFITHS Leucin und Tyrosin in charakteristischen Kristallen erhalten. Das Filtrat vom noch unverdauten Eiweiß gab niemals Biuretreaktion, so daß Albumosen und Peptone dabei anscheinend nicht gebildet oder gleich weiter zerlegt werden (COHNHEIM).

Auch Resorptionsversuche mit ausgeschnittenen Holothuriendärmen ergaben kein anderes Resultat. Weder normale, mit Sand und Nahrung gefüllte Därme, noch solche, welche mit Preßsaft aus zerriebenen Muscheln gefüllt worden waren, gaben an das umgebende Seewasser Eiweißkörper oder Spaltungsprodukte von solchen in merklichem Grade ab. COHNHEIM schließt aus allen diesen Befunden, „daß die Resorption N-haltiger Körper im Holothuriendarm sehr gering ist, im Vergleich mit der reichlichen Resorption und Verbrennung von Kohlehydraten, zu gering jedenfalls, als daß sie erfolgreich hätte untersucht werden können".

Ich glaube, daß man dieser Schlußfolgerung nicht unbedingt beipflichten kann, zumal, wie wir später sehen werden, auch bei viel höher organisierten wirbellosen Tieren (Landschnecken) extracelluläre eiweißverdauende Enzyme bisher nicht nachgewiesen werden konnten, ein Fall, der, wie mir scheint, mit dem vorliegenden wohl verglichen werden kann.

Weitere Untersuchungen sind daher dringend erforderlich, und es wird dabei mehr, als es bisher geschehen ist, auf die eventuelle Bedeutung der im Darmepithel so zahlreichen Wanderzellen zu achten sein, die möglicherweise gerade bei der Aufnahme N-haltiger Nahrungsstoffe und deren Weiterverbreitung im Körper wesentlich beteiligt sind. Es müßte dann aber naturgemäß die chemische Untersuchung stets Hand in Hand mit der histologischen gehen, ein Weg, der sich gerade bei den Holothurien als erfolgreich erweisen dürfte und wichtige Aufschlüsse über die Eiweißaufnahme verspricht. COHNHEIM scheint selbst schon an etwas Aehnliches gedacht zu haben (l. c. p. 36) und weist auch auf den in dieser Beziehung sehr beachtenswerten Befund von Eiweißkristalloiden in den Amöbocyten von Seeigeln hin. Ob solche auch in den entsprechenden Elementen von Holothurien vorkommen, ist bis jetzt nicht bekannt, darf aber wohl als wahrscheinlich betrachtet werden. Auch hat, wie noch zu erwähnen sein wird, CHAPEAUX ein fettspaltendes Enzym in den Amöbocyten der Seesterne nachgewiesen.

2. Kohlehydratverdauung.

In bezug auf die Kohlehydratverdauung der Echinodermen fand Cohnheim, daß die Seesterne (*Astropecten aurantiacus*) in den „Blinddärmen neben einem sehr schwachen diastatischen Enzym auch ein viel stärkeres Invertin produzieren und daß ein solches nur schwächer wirkendes Ferment auch im Darm der Holothurien vorkommt. Die Reaktion in diesem letzteren fand Cohnheim stets schwach alkalisch, gleich der des Meerwassers. Um zu einer Anschauung von der Stärke der Enzyme zu gelangen, ließ Cohnheim zerschnittene Holothuriendärme mit der etwa 5-fachen Menge Meerwasser wochenlang stehen, filtrierte dann ab und verglich die Wirksamkeit dieser Lösung mit der von menschlichem Speichel. Es verging Zeit, bis zum ersten Male eine Reduktion nachweisbar war, bei

	20° C	40° C
Speichel mit Stärkekleister	6 Min.	< 1 Min.
Holothuriendärme und Stärkekleister	300 „	120 „
„ „ Rohrzucker	90 „	25 „

„Die Holothuriendärme sind also im Winter wenig wirksam; das Invertin wirkt schneller als die Diastase. Auch wird von zugesetztem Stärkekleister immer nur ein kleiner Teil gespalten, während das Invertin viel intensiver wirkt. Auch der Darminhalt hungernder Holothurien enthält beide Fermente und ebenso der Sand im Darm frischgefangener Tiere; beide sind (im direkten Gegensatz zu Krukenbergs Angaben) viel weniger wirksam, als die Darmschleimhaut selbst, bezw. deren Extrakt. Der Darm von *Stichopus regalis* hat die gleichen beiden Fermente, wie der von *H. tubulosa*. Die Versuche wurden unter Toluolzusatz ausgeführt, um Bakterienwirkungen auszuschließen. Der Umstand, daß der Darminhalt viel schwächer wirksam ist, als der Darm selbst, beweist auch, daß es sich nicht etwa um Enzyme handelt, die von Bakterien schon vorher erzeugt waren, sondern daß die Fermente wirklich von der Darmschleimhaut produziert werden.“ Bei Seeigeln fand Cohnheim dieselben beiden Enzyme, ein diastatisches und ein invertierendes. Das diastatische wirkt schnell und stark, das invertierende dagegen nur schwach. Cohnheim konnte es nur dadurch nachweisen, daß er durch starken Toluolzusatz die Darmschleimhaut abtötete und so die Weiterverbrennung der gebildeten einfachen Zucker verhinderte. „Dann war stets nach 24 Stunden eine deutliche, aber nie starke Reduktion vorhanden, die in den Kontrollpräparaten ohne Rohrzuckerzusatz ausblieb. Die Seeigel produzieren also auch Invertin.“

Das Vorkommen von diastatischem Ferment ist verständlich, denn Holothurien und Seeigel nähren sich zum Teil von Pflanzen, die sicherlich Stärke enthalten, und auch in den Muscheln und Schnecken, welche die Hauptnahrung der Seesterne bilden, finden sich reichlich kolloidale Kohlehydrate (Glykogen etc.). Die Produktion eines invertierenden Enzyms bei den Seesternen muß auffallend erscheinen, da es sich hier um reine Carnivoren handelt. „Von einem reichlichen Vorkommen von Rohrzucker bei niederen Meerespflanzen oder Tieren ist nichts bekannt und ebensowenig der Synanthrose (Lävulin), auf die nach Kjeldahl (Malys Jahresber. XI, 1881, p. 83) das sonst bekannte Invertin ebenfalls wirkt. Es war daher nach einem anderen

Zucker zu suchen, und ein Hinweis bot sich in dem ausgeprägt süßen Geschmack vieler bei Neapel vorkommenden Muscheln.“

COHNHEIM untersuchte eine größere Anzahl von Muscheln aus den Gattungen *Tapes*, *Pecten* und *Cytherea*, die sich alle in den Magen von Seesternen finden, indem er sie mit Sand zerrieb und unter Zusatz von Meerwasser auspreßte. Die gewonnene Flüssigkeit war reich an Eiweiß (durch Säure fällbaren Proteïden), doch zeigte das Filtrat keine Reduktion. Ein Monosaccharid ist also in den Mollusken nicht enthalten. Wurden dieselben aber mit 5-proz. KOH lange behandelt und das gebildete Albuminat durch Säure gefällt, so reduzierte das Filtrat zwar nicht direkt, wohl aber nach dem Kochen mit Säure. Die untersuchten Mollusken enthielten also, wie die Weinbergschnecke nach HAMMARSTEN (P. A. Bd. 36, 1885, p. 373) u. a. ein höheres Kohlehydrat. Wurden zu dem beschriebenen Muschelpreßsaft oder zu zerschnittenen Muschelstückchen die Verdauungsorgane von Seesternen oder Holothuriendärme gesetzt, so ergab sich nach einigen Stunden eine sehr starke Reduktion. COHNHEIM nimmt daher an, daß es das Kohlehydrat ist, welches sich in jenen Muscheln findet, „für das die Verdauungsorgane der Echinodermen ihr invertierendes Enzym produzieren“. „Bei den fleischfressenden Seesternen sind wir zu dieser Annahme gezwungen, bei den Holothurien und Seeigeln ist die Möglichkeit vorhanden, daß sie daneben ihr Invertin für pflanzliche Kohlehydrate, vielleicht für Rohrzucker selbst, verwenden können.“

Es ist von besonderer Bedeutung, daß COHNHEIM im Gegensatz zu KRUKENBERG bei Holothurien und Seeigeln Fermente nur in der Darmschleimhaut, dagegen gar nicht in anderen Organen fand. Nur gelegentlich ließen sich enzymatische Wirkungen in geringem Grade in der Leibeshöhlenflüssigkeit nachweisen. Bei frischgefangenen, also in Verdauung begriffenen Seeigeln fand er mehrmals in der Leibeshöhle ein diastatisches, bei Holothurien außerdem ein invertierendes Ferment. Der Befund war nicht konstant, bei vielen anderen Exemplaren wurden Fermente ganz vermißt, auch war die Wirkung recht gering und die Reduktion bei Zimmertemperatur erst nach 24 Stunden oder noch später nachzuweisen. Dieser Befund ist darum von allgemeinerem Interesse, weil die Cölomflüssigkeit nach COHNHEIM, abgesehen von den darin befindlichen Wanderzellen, „aus nahezu reinem Seewasser“ besteht. „Sie ist schwach alkalisch, wie das Seewasser, und gibt bei vorsichtigem Ansäuern weder in der Kälte noch beim Kochen einen Niederschlag oder auch nur eine Trübung, enthält also weder Eiweiß noch Mucin. Sie gibt weder Biuretreaktion, noch eine andere Farbenreaktion der Eiweißkörper und Peptone. Ferner enthält die Leibeshöhlenflüssigkeit keine Kohlehydrate; sie reduziert weder direkt, noch nach dem Kochen mit Säuren und gibt die MOLISCHsche Reaktion mit Thymol nicht. Auch beim Eindampfen zur Trockne zeigt sich, daß keine organischen Substanzen in nennenswerter Menge vorhanden sind. Nur Phosphorwolframsäure erzeugt eine Trübung, wie auch im Meerwasser.“ Eine Bestimmung des N-Gehaltes (nach KJELDAHL) ergab in

100 ccm Meerwasser	0,4 mg N
100 „ Holothurieninhalt	2,5 „ „
100 „ Seeigelinhalt	5,7 „ „

Cohnheims Befunde lassen daher annehmen, daß Fermente in einer Lösung vorhanden sein können, die organische Substanz nur in Spuren enthält. Im übrigen schreibt er diesen Fermentspuren keinerlei physiologische Bedeutung zu; „sie sind vielmehr den geringen Mengen von Pepsin, Labferment etc., den ‚Fermentschlacken‘ gleichzusetzen, die im Blute und im Harn der Säugetiere mehr oder weniger konstant gefunden werden“ (Cohnheim).

E. Die Resorption.

Es ergibt sich aus den vorstehenden Beobachtungen, daß die Radialanhänge des Magensackes bei den Seesternen in erster Linie der Absonderung des wirksamen Verdauungssaftes dienen, während der riesige Magen selbst lediglich als Behälter der aufgenommenen Nahrungskörper dient und nur insoweit eine aktive Rolle spielt, als er, sich vorstülpend, die oft sehr großen Beutetiere noch außerhalb des Körpers umschließt und mit Hilfe der von den drüsigen Divertikeln bereiteten Säfte verdaut. Es liegt aber, wenn man die ganz ähnlichen Verhältnisse bei Crustaceen und Mollusken berücksichtigt, nahe, zu vermuten, daß jene „Leberschläuche“ auch die Resorption der Verdauungsprodukte vermitteln.

Schon Bronn (Klassen und Ordnungen, Bd. II, 1860, p. 330) hat vermutet, daß der Speisebrei in die „Lebergänge“ der Asteriden gelange. Spätere Beobachter haben dies bestritten. Krukenberg stellte Fütterungsversuche an *Astropecten pentacanthus* und *aurantiacus* sowie an *Asteracanthion glacialis* mit Fibrin an, „welches mit Zinnober oder Ultramarin imprägniert oder mit Anilin oder Eosin gefärbt war“. Er gelangte zu der Ueberzeugung, „daß die sogenannten Radialanhänge des Asteridenmagens reine Ausführungsgänge der Leberdrüsen sind und daß in sie am normalen Tier kein Speisebrei gelangt, welcher darin weiter verdaut oder resorbiert werden könnte. Besonders bei den Versuchen, welche mit durch Eosin oder Anilin gefärbtem Fibrin ausgeführt wurden, fanden sich Teile des Wassergefäßsystemes bis zu den Armspitzen hin gerötet, doch der Inhalt der Lebergänge zeigte sich ungefärbt, obschon das Fibrin in der Darmampulle bis auf einen kleinen stark erweichten Rest verdaut war“.

Auch J. Frenzel (17) behauptet, daß Nahrungsbestandteile niemals in die Blindschläuche der Seesterne gelangen, und schreibt denselben daher nur sekretorische, nicht resorptive Funktion zu. Infolgedessen betrachtet er auch den Inhalt der Epithelzellen „als einen rein sekretorischen“. Der Fettgehalt desselben erscheint ihm allerdings etwas bedenklich.

Chapeaux (3) fand das Epithel der Radialanhänge nach Aufnahme von Olivenöl dicht erfüllt mit Fetttröpfchen und schließt daraus auf eine direkte Aufnahme der Emulsion („Jamais je n'ai observé la dissolution des matières grasses par les solutions fermentifères“). Wurde mit Karmin gefärbtes Fibrin verfüttert, so fanden sich nach 12 Stunden rote Körnchen in der Wand der Radialanhänge. Dies wurde auch von Cuénot bestätigt. Cohnheim sah ebenfalls in den Magen eingeführte Farbstoffe, z. B. Indigkarmin, in die „Blinddärme“ eindringen, und auch Hamann glaubt, daß die verdauten Nahrungsstoffe hier zur Resorption gelangen. Die oben angeführten Fütterungsversuche von Roaf an Seesternen sprechen ebenfalls durchaus zu

gunsten einer solchen Annahme. Es scheint demnach wohl kaum zweifelhaft, daß die Radialanhänge des Magens der Seesterne nicht nur als Verdauungsdrüsen fungieren, sondern auch an der Resorption gelöster Nährstoffe wesentlichen Anteil haben.

Die Ausscheidung der unverdaulichen Ueberreste großer Beutetiere, wie Muscheln, Krebse und andere, erfolgt bei den Seesternen unmittelbar nach beendeter Verdauung aus dem vorgestülpten Magensack. Bei Seeigeln findet man die wie Raupenkot geformten, durch den After ausgestoßenen Exkremente vielfach zwischen den Stacheln. Nach AGASSIZ (zit. nach PAGENSTECHER, Allgemeine Zoologie, Bd. II, p. 54) werden dieselben von den Interambulacralpedicellarien an den Körperseiten voranbewegt, ohne die Ambulacra zu berühren. Nach COHNHEIM findet man den Darm frisch gefangener Seeigel stets prall gefüllt, teils mit Pflanzenresten und anderen Partikelchen, teils mit kleinen, etwa stecknadelkopfgroßen oder etwas größeren grünen oder gelbbraunen Kügelchen, selten mit etwas Sand (vergl. oben die Angaben von ROAF). Die Kügelchen sind es, welche als Kot reichlich durch den After entleert werden; aber der Darm ist auch nach 4 bis 6 Tagen noch nicht ganz leer; in den vorderen Partien ist er dann mit Flüssigkeit gefüllt und reißt nach Entfernung der Cölomflüssigkeit leicht ab. Holothurien entleeren im Aquarium Kot in Gestalt von 1—5 cm langen, wurstförmigen, durch etwas Schleim locker zusammengehaltenen Sandbrocken. Nach COHNHEIM gibt der Kot keine Murexidprobe, auch gibt er an verdünnte NaOH-Lauge keine mit Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen ab, „so daß die Hauptmenge der bei Wirbeltieren bekannten Harnbestandteile und löslichen Eiweißkörper auszuschließen sind". Aller Stickstoff, den die Holothurien abgeben, wird nur mit dem Kote ausgeschieden. (? B.)

Anhang: Wanderzellen und Phagocytose bei den Echinodermen.

Die außerordentliche Verbreitung amöboid beweglicher Wanderzellen nicht nur im Darm, sondern in sämtlichen Geweben und Körperflüssigkeiten der Echinodermen macht es von vornherein wahrscheinlich, daß dieselben hier an den Verdauungsvorgängen und an der Weiterverbreitung und Verteilung von Nährstoffen im Körper wesentlich beteiligt sind, zumal ein eigentliches Blutgefäßsystem fehlt und insbesondere keinerlei zirkulatorische Verbindung zwischen dem Verdauungskanal und dem übrigen Körper besteht.

Im Bindegewebe verschiedener Körperteile kommt in den meisten Echinodermenklassen ein stark entwickeltes System von sehr kleinen Lücken oder Lakunen vor, die sich ineinander öffnen und bald an den Oberflächen gewisser Organe ein dichtes und feines, flächenhaft ausgebildetes Lakunennetz darstellen, bald zu Bündeln von in bestimmten Richtungen verlaufenden und miteinander anastomosierenden Kanälen zusammenfließen. Dieses Lakunensystem wurde früher allgemein als „Blutgefäßsystem" bezeichnet, obschon eine regelmäßige Zirkulation der in ihm enthaltenen Flüssigkeit nach bestimmten Richtungen hin in keinem einzigen Falle nachgewiesen wurde. Die miteinander kommunizierenden Lakunen, aus denen dieses „Blutgefäßsystem" besteht, entbehren jeglicher besonderen Wandung, auch jeglicher Endothelauskleidung, und ihre Anordnung zu Netzen oder Geflechten, die bald flächenartig ausgebreitet sind, bald zu „Gefäßstämmen" sich ver-

dicken, ist für die Echinodermen absolut charakteristisch. Ein propulsatorischer Apparat (Herz) fehlt immer. (A. Lang.)

Eine höchst wichtige Rolle spielen intracelluläre Verdauungsvorgänge in wandernden amöboïden Mesodermzellen (Phagocyten) schon bei der Metamorphose der Echinodermen, die bekanntlich sehr kompliziert und mit dem Verluste vieler Larvenorgane verbunden ist. Hier nehmen, wie zuerst Metschnikoff (35) gezeigt hat, die Mesodermzellen „eine Menge sich ablösender Zellenbruchstücke in sich auf, um sie schließlich ganz zu verdauen". Am besten ließen sich die Erscheinungen an *Auricularia* von *Synapta* und an der sogenannten *Bipinnaria asterigera* verfolgen.

„Gewöhnlich noch vor dem Beginn der eigentlichen Verwandlung sammeln sich bei *Auricularia* viele solcher Zellen dicht unter der Wimperschnur an, wo zuerst die Resorptionserscheinungen auftreten. An diesem Orte erscheinen dann rundliche Eiweißkügelchen, welche Trümmer von Zellen der Wimperschnur darstellen und dann von Mesodermelementen aufgefressen werden. Bei der Durchsichtigkeit der *Auricularia* und überhaupt der Leichtigkeit, dieselbe in lebendem Zustande zu beobachten, kann man den Prozeß der Aufnahme und Verdauung an einer und derselben Zelle verfolgen. Oft dauert es ziemlich lange, daß ein Eiweißkügelchen dicht an der Oberfläche der Zelle oder an deren Pseudopodien haftet, bis es dann rasch auf einmal vom Protoplasma verschlungen wird. In anderen Fällen geschieht die Aufnahme des Kügelchens so langsam, daß man sie in verschiedenen Stadien abzeichnen kann."

Metschnikoff gibt in seiner Arbeit eine solche Serie von Bildern (Fig. 157). „Von 2 Eiweißkügelchen, welche dicht am Plasmaleibe einer mit feinen Ausläufern

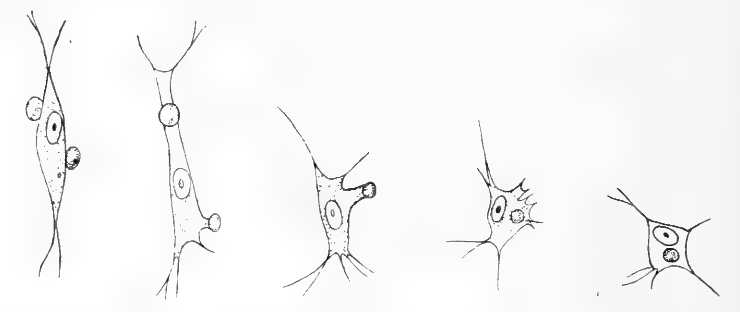


Fig. 157. Wanderzelle einer sich verwandelnden *Auricularia* im Begriffe ein Detrituskügelchen zu verschlingen und zu verdauen (nach Metschnikoff).

versehenen Spindelzelle anhafteten, wurde das eine (obere) abgestoßen, das andere dagegen aufgenommen. Zu diesem Zwecke bildete sich ein dicker und stumpfer Protoplasmaauswuchs, der das Kügelchen allmählich umgab und dann ins Innere des Zellleibes beförderte. In das letztere gelangt, begann das Kügelchen bald seine Konsistenz zu verändern, die Konturen wurden viel blasser, und schließlich löste es sich fast vollständig auf. Die Verdauung sowie die Aufnahme der Eiweißkügelchen vollzieht sich in bezug auf die Dauer sehr ungleichmäßig. In einigen Fällen, wie in in dem eben geschilderten, geht sie sehr rasch vonstatten, während man in anderen oft stundenlang die aufgefressenen Kügelchen beobachtet, und noch immer keine Veränderung an ihnen wahrnimmt." (Metschnikoff.) „Bei *Auricularia* kann man die geschilderten Resorptionsvorgänge im Laufe der Verwandlung zweimal beobachten.

Zuerst während des Ueberganges in die sogenannte Puppe, wobei ein beträchtlicher Teil der Longitudinalwimperschnur verloren geht, resp. deren Material von den Mesodermzellen aufgefressen wird. Gewöhnlich enthält zu dieser Zeit jede solche Zelle eine ganze Anzahl Eiweißkügelchen. Während des Puppenstadiums werden die aufgenommenen Kügelchen verdaut. Bei der Verwandlung der Puppe zu einer jungen *Synapta* fangen diese Zellen von neuem an zu fressen, indem sie sich dicht unter den Wimperringen „ansammeln und die aus denselben stammenden Kügelchen aufnehmen". „Ganz entsprechend verlaufen auch die Resorptionsvorgänge bei Asteridenlarven, wo ganze Larvenabschnitte bei der Verwandlung rückgebildet werden."

Metschnikoff konnte sich überzeugen, daß die mesodermalen Wanderzellen bei *Bipinnaria* auch die Aufgabe haben, absterbende Zellen aufzufressen und dadurch unschädlich zu machen. „Die langen Arme der *B. asterigera* enden gewöhnlich mit orangefarbigen Spitzen; von außen sind sie mit Ektodermepithel, in welchem das Pigment enthalten ist, überzogen; inwendig beherbergen sie dagegen eine mehr oder weniger beträchtliche Anzahl Mesodermzellen. Diese enthalten häufig rundliche Pigmentkörper, die höchstwahrscheinlich aus den Ektodermzellen hergeholt werden. Bei einem längeren Aufenthalte in den Versuchsgläsern werden nun die Armspitzen abgenutzt und abgestumpft, so daß nicht selten ganze Stücke von ihnen abfallen. Im Ektoderm solcher kranker Arme findet man eine Menge kleiner Kügelchen angesammelt, welche von benachbarten Mesodermzellen aufgefressen werden, ähnlich wie bei der Metamorphose (Metschnikoff).

Während es sich in diesen Fällen um das Auffressen und Verdauen von dem betreffenden Tiere eigentümlichen Körperbestandteilen handelt, die im gegebenen Falle unnütz geworden sind, kann es nicht bezweifelt werden, daß die amöboïden Zellen unter Umständen auch ganz fremde Stoffe aufzunehmen und eventuell zu verdauen vermögen. Metschnikoff fand in den Mesodermzellen der Echinodermenlarven recht häufig leere Nesselkapseln und sah, daß bei *Bipinnaria asterigera*, unter deren Haut ein Tropfen menschlichen Blutes gespritzt worden war, die roten Blutkörperchen teils einzeln oder zu mehreren von Mesodermzellen aufgefressen wurden, teils sammelten sich diese letzteren in großer Zahl um Blutklümpchen an und verschmolzen dann zu einer Art von Mesodermplasmodium, welches, obschon überladen mit einer Menge Blutkörperchen, sich doch noch weiter bewegen konnte, wozu große Pseudopodien benützt wurden (Fig. 158). An fixierten und gefärbten Präparaten ließen sich in der peripheren Schicht solcher Plasmodien immer zahlreiche Kerne nachweisen, während der ganze zentrale Teil von den zum Teil zu größeren Ballen verschmolzenen Blutkörperchen eingenommen wird. Die Veränderungen, welche diese letzteren im Innern des Zellplasmas erleiden, lassen nicht daran zweifeln, daß sie richtig „verdaut" werden. „Sie quellen stark auf und werden dabei heller, und das Hämoglobin geht dann in den zentralen Teil des Zellinhaltes über, und schließlich wird auch das Gerüst des Blutkörperchens aufgelöst." Wird statt Blut Milch eingespritzt, so werden auch die Fetttröpfchen von Mesodermzellen gefressen, verlieren dann ihren Glanz und zerfallen in kleine Körnchen, die sich im ganzen Zellinhalt verteilen. Auch Stärkekörnchen werden aufgenommen, aber anscheinend nicht verdaut.

In vieler Hinsicht von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß die mesodermalen Wanderzellen hier, wie in anderen Fällen, auch Bakterien sowie deren Sporen aufnehmen und verdauen. Wurde bei *Bipinnaria* eine bakterienhaltige Flüssigkeit eingespritzt, oder entwickelten sich die Bakterien selbständig in

einer Wunde, so findet man sie bald darauf auch im Innern von Mesodermzellen eingeschlossen, teils direkt im Protoplasma oder auch in Vakuolen. Manchmal werden sie im Innern noch in beweglichem Zustande angetroffen; in anderen Fällen findet man sie bewegungslos und oft auch so blaß, daß man sie kaum mehr erkennt (Fig. 159).

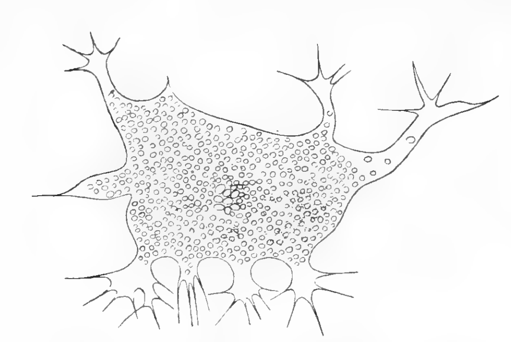


Fig. 158. *Bipinnaria asterigera.* Ein Mesodermplasmodium, das sich 20 Stunden nach dem Einspritzen von Blut gebildet hatte (nach Metschnikoff).

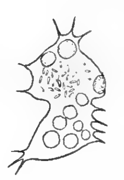




Fig. 159. *Bipinnaria asterigera* 2 Wanderzellen (Phagocyten) nach dem Einspritzen von bakterienhaltigem Wasser (nach Metschnikoff).

Wenn so die Wanderzellen schon in den Larven der Echinodermen höchst wichtige Funktionen zu erfüllen haben (sie bilden unter anderem auch sämtliche Skeletteile), so kann man nicht zweifeln, daß dies auch im entwickelten Tier der Fall sein wird, zumal sie hier oft, wenigstens in einer späteren Phase ihrer Entwicklung, durch sehr charakteristische Einschlüsse ausgezeichnet erscheinen.

Von den Wanderzellen als regelmäßige Bestandteile des Darmepithels war schon früher die Rede. Ganz die gleichen freibeweglichen Zellen finden sich aber auch massenhaft im Bindegewebe sowie im flüssigen Inhalt der Blutlakunen, in der Cölomflüssigkeit und im Ambulacralsystem. Nach Cuénot (7) sind die Wanderzellen der Seesterne in der Regel hyalin und ohne Einschlüsse, nur einige („sphaeruliferous corpuscles“ Durhams, 13, 14) enthalten gelbe, violette oder schwärzliche Körnchen. Sogenannte acidophile Granula fehlen anscheinend ausnahmslos. Die jungen (körnchenfreien) Wanderzellen sind ausgeprägte Phagocyten von stark saurer Reaktion. Aufgenommene blaue Lackmuspartikel färben sich schnell rot (Chapeaux, Cuénot). Es erinnert dieses Verhalten lebhaft an die „cellules acides“ Kowalewskys in den Lakunen von Hirudineen, die wahrscheinlich ähnliche Funktionen zu erfüllen haben. Nach Cuénot werden von den Amöbocyten der Seesterne auch rote Blutkörperchen von Säugetieren aufgenommen und intracellular verdaut, wenn man Blut in die Cölomhöhle injiziert. Sobald sich in ihnen gelbe Körnchen entwickeln, verlieren sie vollständig ihre phagocytären Eigenschaften.

Chapeaux (3) schreibt denselben die größte Bedeutung für die Fettverdauung zu. Obschon er, wie erwähnt, das Vorhandensein von Fetttröpfchen im Epithel der Radialanhänge beobachtete, so glaubt er doch, daß eine hydrolytische Spaltung des Fettes nur in der Leibeshöhle (Cölomflüssigkeit) stattfindet, und zwar unter dem Einfluß der in ihr vorhandenen amöboïden Zellen. Er scheint anzunehmen, daß die Fetttröpfchen aus dem Epithel der Radialanhänge in irgendeiner Weise in die Leibeshöhle gelangen, um hier von jenen Zellen aufge-

nommen und verdaut zu werden. Wurde eine mit Karminpulver vermischte Oelemulsion injiziert, so waren nach einiger Zeit die Fetttröpfchen verschwunden, während Karminkörnchen noch nachweisbar blieben. Gleichzeitig wurde die ursprünglich alkalische Reaktion sauer. Ein gleicher Zusatz zu filtrierter und dadurch von Amöbocyten befreiter Cölomflüssigkeit blieb ganz unverändert. Dagegen ließ sich eine sehr deutliche fettspaltende Wirkung an dem aus zahlreichen solchen Zellen bestehenden weißlichen Sediment • nachweisen, welches sich in frischer Leibeshöhlenflüssigkeit beim Stehen bildet. Chapeaux konnte auch direkt durch die mikroskopische Untersuchung feststellen, daß bei *Asterias glacialis* nach Injektion einer Oelemulsion die amöboïden Zellen der Cölomflüssigkeit Fetttröpfchen enthielten. Da diese Zellen viele Stunden lebendig bleiben, so ließ sich auch beobachten, wie die Fettkügelchen sich im Plasma allmählich verkleinern und schließlich verschwinden. Pepton, direkt in die Leibeshöhle injiziert, bleibt in derselben sehr lange nachweisbar, und Chapeaux schließt daraus, daß es durch die Amöbocyten nicht weiter verändert wird, dennoch glaubt er, daß diese Zellen gewisse lösliche Verdauungsprodukte, welche durch die Darmwand hindurchtreten, aufnehmen („une albumine spéciale") „et la transportent dans la profondeur des tissus". So wenig eine solche Annahme zurzeit als hinlänglich begründet gelten kann, so wird man bei späteren experimentellen Untersuchungen doch immerhin mit der Möglichkeit, um nicht zu sagen Wahrscheinlichkeit, rechnen müssen, daß die „Wanderzellen" durch ihre aktiven Bewegungen der Verbreitung aufgenommener Nährstoffe wesentlich dienen. Gerade die Seeigel mit ihren intensiv gefärbten „roten Zellen" dürften bei einer genaueren Untersuchung wichtige Aufschlüsse liefern.

Schon vor vielen Jahren hat P. Geddes (19) interessante Beobachtungen über die in der Cölomflüssigkeit der Echiniden enthaltenen zelligen Elemente mitgeteilt. Er gibt an, daß der flüssige Inhalt der Leibeshöhle bei *Echinus sphaera* und *Toxopneustes lividus* leicht getrübt und schwach rötlich gefärbt erscheint. Nach der Entleerung tritt rasch eine Art von Koagulation ein, wobei sich die Amöbocyten sehr vollkommen als Gerinnsel ausscheiden, während die Flüssigkeit vollkommen farblos und durchsichtig wird. Geddes unterscheidet farblose und gefärbte Zellen. Die ersteren zeigen lange Pseudopodien, die sich oft zu Ringen vereinigen, wie es für die entsprechenden Zellen von Holothurien schon Semper beschrieben hat.

In einem vor Verdunstung geschützten Tropfen der Cölomflüssigkeit kann man unter dem Mikroskop beobachten, wie die farblosen Amöbocyten miteinander zu großen, plasmodienartigen Massen verschmelzen, die unter lebhafter Pseudopodienbildung umherkriechen und alle ihnen begegnenden körperlichen Elemente sich einverleiben, seien es nun weitere gleichartige Amöbocyten oder Farbstoffpartikel. Sehr bald macht sich dann auch, wie bei richtigen Amöben, eine Sonderung in eine hyaline Rindenschicht (Ektoplasma) und körniges Innenplasma bemerkbar, welches letztere die aufgenommenen Fremdkörper einschließt. Dabei ist es interessant, daß gewisse, noch zu erwähnende braune Wanderzellen nach ihrer Aufnahme nicht mit der Masse des Plasmodiums verschmelzen, sondern im Innern desselben sich selbständig bewegen. Vom Rande derartiger, durch Verschmelzung von farblosen Amöbocyten gebildeter Plasmodien entwickeln sich dann oft riesige, fadenförmige Pseudopodien, welche, wie bei großen, marinen Rhizopodenformen, vielfach miteinander anastomosieren und sich bisweilen durch das ganze Gesichtsfeld des Mikroskopes erstrecken (Fig. 160). Geddes fand in seinem Präparat außer den Amöbocyten auch noch mehr oder weniger zahlreich kleinere, mit einer Geißel versehene Zellen, mittels

deren sie sich frei schwimmend bewegen; er hält dieselben für abgestoßenes Epithel der Leibeshöhle und glaubt, daß aus ihnen Amöbocyten hervorgehen (? B.).

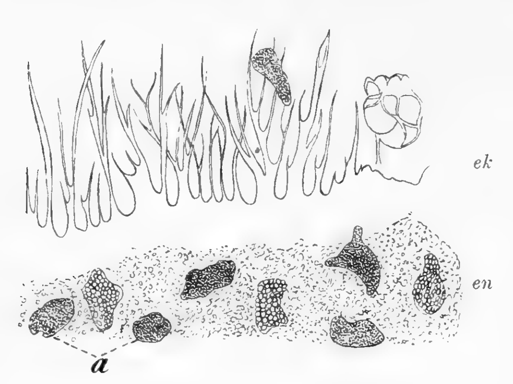


Fig. 160. *Toxopneustes lividus.* Teil eines großen Plasmodiums aus der Verschmelzung farbloser Zellen hervorgegangen. Deutliche Sonderung in Ekto- und Endoplasma (*ek* und *en*). In letzterem braun pigmentierte Zellen (*a*) eingeschlossen (nach Geddes).

Viel seltener als die bisher beschriebenen Formen finden sich größere, mit runden, stark lichtbrechenden Körnchen dicht erfüllte Zellen, welche nur kurze, stumpf-lappige Pseudopodien bilden. Endlich sind noch jene braunen Zellen zu erwähnen, welche schon allen früheren Beobachtern aufgefallen waren. Sie finden sich nach Geddes bei allen Echiniden und einigen Holothurien, fehlen aber bei den übrigen Echinodermen. Ihr Plasma ist mit dunkelbraunen Granulis angefüllt, welche nur die hellen Kerne freilassen. Sie bewegen sich sehr lebhaft unter Bildung kurzer, lappiger Pseudopodien, in welche die Körnchen mit großer Geschwindigkeit eingetrieben werden. Nach Geddes entwickeln sie sich aus gewissen, mit gelbgrünen Körnchen erfüllten Zellen, welche sich in den Blutlakunen des Darmes und oft auch in den Ambulacralsäckchen finden; es gelang ihm, alle möglichen Uebergangsformen zu finden. Bei *Arbacia* sind diese braunen Zellen so zahlreich vorhanden, daß die Cölomflüssigkeit dadurch stark gefärbt erscheint. Die Farbenänderungen, welche der braune, angeblich eisenhaltige Farbstoff unter dem Einfluß des O der Luft erleidet und welche Geddes eine respiratorische Bedeutung jener Zellen vermuten ließen, bedürfen noch sehr genauerer Untersuchung.

Wenn es auf Grund aller mitgeteilten Tatsachen und Erwägungen als wahrscheinlich gelten darf, daß die Amöbocyten die Aufnahme und Weiterverbreitung gewisser Nährstoffe, und zwar hauptsächlich von Eiweißstoffen und ihren Spaltungsprodukten, vermitteln, so erfüllen sie andererseits auch die nicht minder wichtige Funktion, Fremdkörper und unbrauchbare oder schädliche Produkte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen, und sind demnach, wie in so vielen Fällen auch die Epithelzellen des Darmes wirbelloser Tiere, Organe der Exkretion.

Auch bei den Seesternen sind die Zellen der radialen Blinddärme des Magens ohne allen Zweifel an der Ausscheidung gewisser Stoffe mitbeteiligt. Nach Injektion von Säurefuchsin, Indigkarmin oder Methylgrün in die Cölomhöhle eines Seesternes (*Asterias glacialis*) fand Cuénot kleine, entsprechend gefärbte Granula in den Zellen der Coeca, während die Cölomflüssigkeit ganz farblos war. Die rote Farbe derselben bei Anwendung des ersterwähnten Farbstoffes weist auf eine saure Reaktion hin. Nach einigen Tagen nimmt die anfangs sehr intensive Färbung der Coeca ab, und schließlich tritt (bei Anwendung von Methylgrün) fast völlige Entfärbung ein. Auch bei Seeigeln (*Echinus esculentus* und *Strongylocentrotus lividus*) besitzen die Zellen in einem Teile des Darmes, und zwar in der ganzen zweiten Windung (den Enddarm mitinbegriffen), die Fähigkeit, die genannten Farbstoffe zu speichern und auszuscheiden. Nach Injektion einer ammoniakalischen Karminlösung in die Cölomhöhle eines Seesternes fanden sich rote Körnchen nicht

nur in den dieselbe auskleidenden flimmernden Zellen, sondern auch in den freien Amöbocyten des flüssigen Inhaltes, namentlich der Blutlakunen. Wenn es sich in diesem Falle um die Aufnahme gelöster Farbstoffe handelt, so läßt sich nicht minder zeigen, daß die Wanderzellen als echte „Phagocyten“ auch feste, unlösliche Partikel aufnehmen und zur Ausscheidung bringen. Tusche- und Karminkörnchen werden in der Leibeshöhlenflüssigkeit sehr bald von den farblosen Wanderzellen „gefressen“. Ueber die Art der Ausscheidung haben schon DURHAM (13, 14) und CHAPEAUX (3) interessante Beobachtungen mitgeteilt. Beide fanden übereinstimmend, daß die mit Farbstoffpartikeln beladenen, zum Teil zu Plasmodien verschmolzenen Amöbocyten hauptsächlich durch die Wand der Rückenkiemen auswandern und dann zerfallen. Namentlich in der Spitze der hohlen Röhrchen liegt oft ein förmlicher Pfropf solcher Zellen. Dementsprechend sieht man, wie sich die Menge der in die Leibeshöhle injizierten Substanzen stetig vermindert, und schließlich findet sich nichts mehr davon vor. Alles wurde durch Wanderzellen nach außen befördert. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse näher einzugehen, doch mußten sie wenigstens in Kürze erwähnt werden.

Zusammenfassung.

Trotz der bedauerlichen Unvollständigkeit unserer Kenntnisse über die Ernährung der Echinodermen bietet doch schon das wenige, was bis jetzt darüber festgestellt ist, ungewöhnliches Interesse dar und läßt weitere Untersuchungen höchst wünschenswert erscheinen. Im ganzen und großen finden wir hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Würmern. Wie bei diesen fehlen, wenn man von den Radialanhängen des zentralen Magensackes der Seesterne absieht, die ihr Analogon in den Darmdivertikeln von *Aphrodite* finden, eigentliche Verdauungsdrüsen vollständig, und sind es zweifelsohne die zylindrischen Epithelzellen des Darmes, welche bei den Holothurien und Echiniden die erforderlichen Sekrete liefern; das Material derselben liegt in den Zellen in der Regel in Form kleiner, gelber oder gelbbräunlicher Tröpfchen aufgespeichert. Aus den Radialdärmen (Leberschläuchen) der Seesterne, welche, wie auch die Echiniden, unter Umständen sehr große Beutetiere (Krebse, Fische) bewältigen und verzehren, gelang es, ein proteolytisches (tryptisches), ein diastatisches und ein invertierendes Enzym zu extrahieren. Doch konnte auffallenderweise COHNHEIM bei Seesternen während der Verdauung von Muscheln, wobei der Magen, wie immer bei Aufnahme größerer Nahrungskörper, nach außen gestülpt wird, in demselben Produkte der Eiweißverdauung nicht nachweisen. Dagegen konstatierte er bei Autodigestion des Magens und seiner Anhänge das Auftreten von Leucin und Tyrosin. Es ist, wenn man die räuberische Lebensweise der Seesterne berücksichtigt, von vornherein gar kein Zweifel, daß sie über Mittel verfügen müssen, Eiweißkörper energisch zu verdauen und die gebildeten löslichen Spaltungsprodukte zu resorbieren. Ebensowenig ist daran zu zweifeln, daß diese Verdauung extracellular im Magensack unter Vermittlung eines Sekretes der Radialdärme erfolgt. Es scheinen aber die Verdauungsprodukte in irgendeiner Weise sehr schnell aus dem Zentralmagen in die zugleich als Resorptionsorgane fungierenden Anhänge zu gelangen. Auch für die Seeigel, deren mächtiger Kauapparat es ihnen ermöglicht, große Beutetiere (Krebse) zu zerkleinern und in den hier schlauchförmigen gewundenen Darm einzuführen, muß eine lebhafte

Eiweißverdauung angenommen werden. Dagegen leben die Holothurien ausschließlich von kleinen, mikroskopischen Pflanzen und Tieren, die sie in der Regel mit großen Mengen von Sand und Schlamm gemischt verschlucken. Hier gelang es bisher nicht, ein eiweißverdauendes Enzym aus der Darmwand zu extrahieren, auch ließ sich Autodigestion nicht nachweisen, und ebensowenig war ein Durchtritt von Eiweißspaltungsprodukten durch den Darm zu konstatieren. Cohnheim ist daher der Meinung, „daß die (Bildung und) Resorption N-haltiger Körper im Holothurien-Darm sehr gering ist im Vergleich mit der reichlichen Resorption und Verbrennung von Kohlehydraten, zu gering jedenfalls, als daß sie erfolgreich hätte nachgewiesen werden können“.

Das Vorhandensein von Diastase und Invertin im Darm von Holothurien und Echiniden, die beide teilweise phytophag sind, kann kaum überraschen, dagegen erscheint der gleiche Befund bei den rein carnivoren Asteriden auf den ersten Blick befremdlich. Cohnheim hat es wahrscheinlich gemacht, daß speziell das Invertin hier der Spaltung eines von ihm im Fleische der Muscheln und Schnecken, welche die Hauptnahrung der Seesterne bilden, nachgewiesenen höheren Kohlehydrates dient.

Am interessantesten, aber leider auch noch am wenigsten aufgeklärt ist bei sämtlichen Echinodermen die Rolle, welche die in allen Organen und Flüssigkeiten und so auch im Darm selbst und speziell in der Epithelschicht massenhaft vorhandenen amöboïd beweglichen Wanderzellen (Amöbocyten) bei der Verdauung und Resorption spielen. Der Umstand, daß ein eigentliches Blutgefäßsystem durchaus fehlt und der Inhalt des seine Stelle vertretenden Lakunensystemes auch nicht in regelmäßig strömender Bewegung begriffen ist, so daß demnach dem Verkehr der Organe mit dem Darm und der Aufnahme des von diesem gelieferten Assimilationsmaterials gewisse Schwierigkeiten entgegenstehen, hat schon frühere Beobachter zu der Vermutung geführt, es möchten wohl jene wandernden Zellen der Weiterverbreitung und Verteilung der Nährstoffe dienen. Berücksichtigt man die große und wichtige Rolle, welche gerade auch bei den Echinodermen solche Zellen als „Phagocyten“ bei der Resorption gewisser Teile des Larvenkörpers spielen, indem sie bereits organisierte Körperbestandteile durch intracellulare Verdauung verflüssigen und so mobil und weiterhin nutzbar machen, ein Vorgang, der, wie später gezeigt werden wird, im großartigsten Maßstab bei der Metamorphose der Insekten auftritt, so wird jene Vermutung in der Tat sehr wahrscheinlich. Es kommt dazu, daß in solchen Amöbocyten Fett und speziell bei Seeigeln Eiweißkristalle (Kernkristalloïde) nachgewiesen wurden, die, soweit bisher bekannt, immer als Reservematerial aufzufassen sind. Auch ist nicht außer Acht zu lassen, daß, wie Cohnheim angibt, in diesem Falle die den Darm umspülende Cölomflüssigkeit keinerlei Substanzen gelöst enthält, die als resorbierte Verdauungsprodukte gelten könnten. Demungeachtet hat Cohnheim Bedenken geltend gemacht, und muß die Entscheidung der Frage weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Literatur.

Echinodermen.

1. ***Andrew, Mac,*** *and* ***Barret, L.,*** *List of Echinodermata dredged between Drontheim and the North Cap. Ann. Mag. nat. Hist., (2) Vol. 20 (1857), p. 48.*
2. ***de Bruyne, C.,*** *Contribution à l'étude de la phagocytose. Arch. de Biol., T. 14 (1896), p. 160.*

2a. ***Chadwick, C.,*** *Liverpool. Marine Biolog. Committee. Mem. III. Echinus, 1900, p. 13.*

3. ***Chapeaux, M.,*** *Sur la nutrition des Échinodermes. Bull. Acad. Roy. de Belgique, (3) T. 26 (1893), p. 227.*
4. ***Claus, A.,*** *Lehrb. d. Zool., 4. Aufl., 1887, p. 271.*
5. ***Cohnheim, O.,*** *Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel bei den Echinodermen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 33 (1901), p. 11.*
6. ***Cuénot, L.,*** *L'appareil lacunaire et chez les absorbants intestinaux les étoiles de mer. Compt. rend., T. 122 (1896), p. 414.*
7. — *Les organes phagocytaires chez quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér., (3) T. 10 (1882).*
8. — *Études morphologiques sur les Echinodermes. Arch. de Biol., T. 11 (1891), p. 415.*
9. — *Contribution à l'étude anatomique des Asterides. Arch. de Zool. expér. (2), T. 5 (Suppl.), p. 41.*
10. — *Études physiologiques sur les Astéries. Arch. de Zool. expér., (3) T. 9 (1901), p. 233.*
11. ***Deslongchamps-Eudes,*** *Notes sur l'Astérie commune. Ann. de Sc. nat. Paris, T. 9 (1826), p. 219.*
12. ***Dohrn, A.,*** *Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 25 (1874/75), p. 471.*
13. ***Durham, E.,*** *On emigration of amoeboid corpuscles in starfish. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 43 (1888).*
14. — *On wandering cells in Echinoderms more especially with regard to excretory fonctions. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 33 (1891).*
15. ***Edwards-Milne,*** *Leçons de Physiol. comparée, T. 5 (1859), p. 309.*
16. ***Frédéricq, L.,*** *Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques Invertébrés. Bull. Acad. de Bruxelles, T. 46 (1878), p. 213, et Arch. de Zool. expér., T. 7 (1878), p. 399.*
17. ***Frenzel, Joh.,*** *Beiträge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung. I. Der Darmkanal der Echinodermen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1892, p. 81.*
18. ***v. Fürth, O.,*** *Vergl.-chem. Physiologie der niederen Tiere, Jena (G. Fischer) 1903.*
19. ***Geddes, Patrick,*** *Observations sur le fluide perivisceral des Oursins. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1879/80).*
20. ***Griffiths, A. B.,*** *Physiology of Invertebrata, London 1892, p. 84, und Proceed. Roy Soc. London, Vol. 44, p. 325.*
21. ***Hamann, O.,*** *Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Bd. 1—3, Jena 1884.*
22. ***Hédon, J.,*** *Dictionnaire de Physiologie v. Richet, Article „Digestion“, T. 4 (1900), p. 911.*
23. ***St. Hilaire, C.,*** *Ueber die Wanderzellen in der Darmwand der Seeigel. Travaux de la Soc. Imp. des Naturalistes de St. Pétersbourg, T. 27 (1897), Livre 3, p. 221.*
24. ***Hornyold, Herzog A. Gandolfi,*** *Ueber die Nahrungsaufnahme der Spatangiden. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909), p. 759.*
25. ***Jennings, H. S.,*** *Behavior of the starfish Asterias Forreri de Lorriol. University of California Publications in Zoology, Vol. 4 (1907). p. 56.*

25a. ***Jordan, H.,*** *Ueber extraintestinale Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910), p. 85.*

26. ***Jourdan, J.,*** *Recherches sur l'histologie des Holothuries. Ann. de Musée d'Histoire nat. de Marseille, T. 1 (1883), No. 6.*
27. ***Krukenberg, F. W.,*** *Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 338.*
28. — *Nachtrag zu den Untersuchungen über den Ernährungsvorgang bei Cölenteraten und Echinodermen. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 366.*
29. — *Sind die nichtdrüsigen Teile der sogenannten Radialanhänge des Asteridendarmes Hepatointestinalkanäle oder reine Leberausführungsgänge? Vergl.-physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abt., 1882, p. 181.*
30. ***List, Th.,*** *Ueber die Entwicklung von Proteïnkristallen in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden. Anat. Anz., Bd. 14 (1897) p. 185.*
31. ***Lovèn, S.,*** *Études sur les Échinodermes. Kongliga Svenska Vedenskaps-Akademien Handlinger, Bd. 11 (1872), p. 57.*

32. **Ludwig, H.,** *und* **Hamann,** *Bronns Klassen und Ordnungen der Tiere, Bd. 2 (1899), 3. Abt., Seesterne, p. 732.*
33. **Ludwig, H.,** *Die Seesterne des Mittelmeeres. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, Monogr. 24, 1897.*
34. — *Bronns Klassen und Ordnungen der Tiere, Bd. 2, 3. Abt. (1887—1892), 1. Buch, Seewalzen, p. 386 u. 416.*
35. **Metschnikoff, E.,** *Untersuchungen über intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. 5 (1883), Heft 2.*
35a. **Perrier, E.,** *Recherches sur l'appareil circulatoire des Oursins. Arch. de Zool. expér., T. 4 (1875).*
36. **Preyer, W.,** *Die Bewegungen der Seesterne. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 7 (1886), p. 27.*
37. **Prouho, E.,** *Recherches sur le Dorocidaris papillata. Arch. de Zool. expér., (2) T. 5 (1887/88).*
37a. **Roaf, H. E.,** *Contribution to the Physiology of marine Invertebrates I. Journ. of Physiol., Bd. 39 (1910), p. 439.*
38. **Robertson, D.,** *Notes on Amphidotus cordatus. Quart. Journ. of microsc. Sc., (2) Vol. 2 (1871), p. 25.*
39. **Schiemenz, P.,** *Wie öffnen die Seesterne Austern? Mitteil. d. D. Seefischereivereins, Bd. 12 (1896), No. 6, p. 102.*
39a. **Scott, E.,** *Contributions to Canadian Biology 1901. Suppl. to thirty second annual Report af the Department of Marine and Fisheries.*
40. **Semon, Rich.,** *Jen. Ztschr., Bd. 16 (1883).*
41. **Stone, E. A.,** *Some observations on the physiological function of the pyloric coeca of Asterias. Americ. Naturalist, Vol. 31 (1897), p. 1035.*
42. **Theel, H.,** *Remarks on the activity of amoeboid cells in the Echinoderms. Festskrift Lilljeborg, Upsala.*
43. **v. Uexküll, J.,** *Die Physiologie der Pedicellarien. Ztschr. f. Biol., Bd. 37, N. F. Bd. 19.*
44. — *Studien über den Tonus. IV. Die Herzigel. Ztschr. f. Biol., Bd. 49 (1909), p. 309.*
45. **Vogt, C.,** *und* **Yung, E.,** *Lehrb. d. prakt. vergl. Anat., Bd. 1.*

Siebenter Teil.

Die Ernährung der Crustaceen.

A. Anatomie.

Ohne auf den äußeren Bau hier näher einzugehen, soll nur von den morphologischen Verhältnissen des Verdauungsapparates die Rede sein, deren Kenntnis eine notwendige Voraussetzung für das Verständnis der physiologischen Funktion bildet. Ich folge hierbei im wesentlichen der ausgezeichneten Darstellung in LANGs Lehrbuch der vergl. Anatomie d. wirbellosen Tiere.

Wie zumeist bei den Würmern nimmt auch bei den Crustaceen der Darmkanal einen einfachen gestreckten Verlauf durch den Körper. Der Mund liegt auf der Ventralseite des Kopfes, begrenzt und überragt von einer Oberlippe und einer Unterlippe und umstellt von in den Dienst der Nahrungsaufnahme getretenen Gliedmaßen (Mandibeln, Maxillen, Kieferfüße). Der After befindet sich am Endsegment des Körpers. Desgleichen besteht auch hier morphologisch und physiologisch eine Gliederung in 3 Hauptabschnitte, Vorder-, Mittel- und Enddarm, von denen der Mitteldarm fast bei allen Krebsen durch den Besitz von Divertikeln ausgezeichnet ist, welche in funktioneller Beziehung durchaus den Darmanhängen von *Aphrodite* zu vergleichen sind. Wie in anderen Abteilungen des Tierreiches, so bedingt auch bei manchen Krebsen ein weitgehender Parasitismus eine Verkümmerung des Darmkanals. Bei den parasitischen Cirripedien lassen sich verschiedene Stadien seiner Rückbildung bis zu dem Zustande der Rhizocephalen konstatieren, wo ein Darmkanal nicht nur den erwachsenen Tieren, sondern auch den freischwimmenden Larven fehlt. Auch bei parasitischen Isopoden kann der Enddarm mit After oder dazu noch ein großer Teil des Mitteldarmes gänzlich in Wegfall kommen.

Von den beiden systematischen Hauptgruppen der Crustaceen, den Entomostraken (Gliederschaler) und den Malacostraken (Weichschaler; über die wenig passenden Namen vgl. HERTWIGs Lehrb. d. Zool.) bieten die ersteren die primitiveren Verhältnisse. Hier führt eine einfache Speiseröhre (Oesophagus) direkt in den nach hinten verlaufenden Mitteldarm (Fig. 161), der hier den längsten Abschnitt des Darmrohres darstellt und den Körper vom Kopf bis zum hinteren Leibesende durchzieht. Häufig läßt sich ein erweiterter vorderer Abschnitt (Magen) von einem hinteren engeren (Dünndarm nach LANG) unterscheiden. In den ersteren münden die sehr allgemein verbreiteten Mitteldarmdivertikel (vielfach auch als Leberschläuche bezeichnet), die meist in einem Paare vorhanden sind und deren Größenverhältnisse in den einzelnen Fällen sehr wechseln. Bei den Cladoceren (Daphniden) finden sich 2 kurze, nach vorn gerichtete, als „Leberhörnchen" bezeichnete Divertikel (Fig. 161). Bei den Ostracoden sind diese so lang, daß sie häufig jederseits in die Schalenduplikatur hineinragen. Manchen Copepoden (*Diaptomus*) fehlen sie ganz. Bei Branchiuren (Argulidae, Karpfenläuse) sind

die beiden Divertikel ähnlich wie auch bei den Branchiopoden verzweigt (Fig. 162). Jedes derselben teilt sich zunächst in einen vorderen und in einen hinteren Ast, die

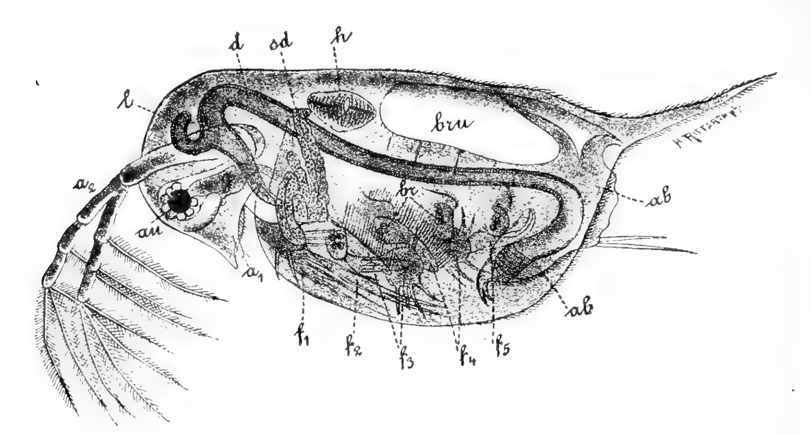


Fig. 161. *Daphnia similis*, junges Weibchen (nach Claus). a_1 Antennula, a_2 zweite (Ruder-) Antenne, *l* Leberblindsack, *au* Auge, *d* Darm, *sd* Schalendrüse, *h* Herz, *bru* Brutraum, *ab* Abdomen, *br* Kiemensäckchen, f_1—f_5 Rumpffüße.

sich selbst wieder verzweigen und deren Zweige bis an die Seitenränder des Cephalothorax vordringen. Sehr eigentümlichen Verhältnissen begegnen wir bei den Pantopoden (Pycnogoniden), die meist zu den Crustaceen gerechnet werden, deren Körperstamm im Vergleich zu den langen (7 Paar) Beinen äußerst reduziert erscheint. Auf den Bau des Vorderdarmes komme ich noch zurück. Der gestreckte Mitteldarm ist mit langen Blindsäcken versehen, welche in die Extremitäten (mit Ausnahme des 2. und 3. Paares) manchmal bis in deren Endglied hineinragen.

Die Malacostraken zeichnen sich vor allem durch den Besitz eines der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung dienenden Kau- oder Vormagens aus,

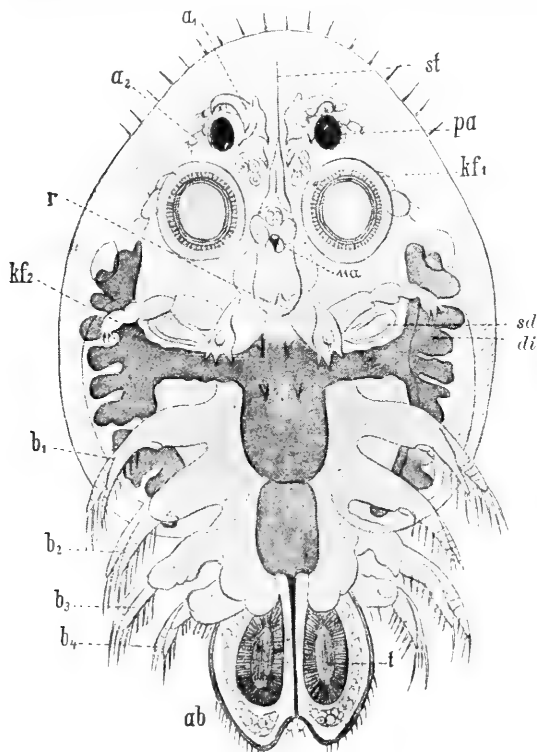


Fig. 162. *Argulus foliaceus*, junges Männchen (nach Claus). a_1 vordere, a_2 hintere Antenne, *pa* paariges Auge, *ua* unpaares Auge, *r* Rostrum, in seinem Grunde die Mandibeln und Maxillen einschließend, kf_1 vorderer Maxillarfuß mit der Haftscheibe, kf_2 hinterer Maxillarfuß, *sd* Schalendrüse, *d* Darm mit seinen seitlichen verästelten Divertikeln (*di*), b_1, b_2, b_3, b_4 Brutfüße, *ab* Abdomen, *t* Hoden.

der als eine besonders differenzierte Abteilung des Vorderdarmes anzusehen ist. Nehmen wir als Beispiel den Flußkrebs, so führt der Mund als eine Längsspalte an der Bauchfläche des Cephalothorax in eine verhältnismäßig weite, aber kurze Röhre, den Schlund, der beinahe senkrecht zur Rückenfläche emporsteigt und in den, abweichend von allen anderen Crustaceen, besonders als „Speicheldrüsen“ beschriebene mehrzellige Drüschen münden, über deren Bedeutung nichts Sicheres bekannt ist und die unterhalb der Cuticula in der Dicke des Bindegewebes der eigentlichen Schlundwand gelagert sind. Sie enden mit einem langen Hals als Ausführungsgang. Nach kurzem Verlauf erweitert sich das Schlundrohr plötzlich zum sogenannten Kaumagen, einem rundlichen Sack (Fig. 163 A), der innerlich

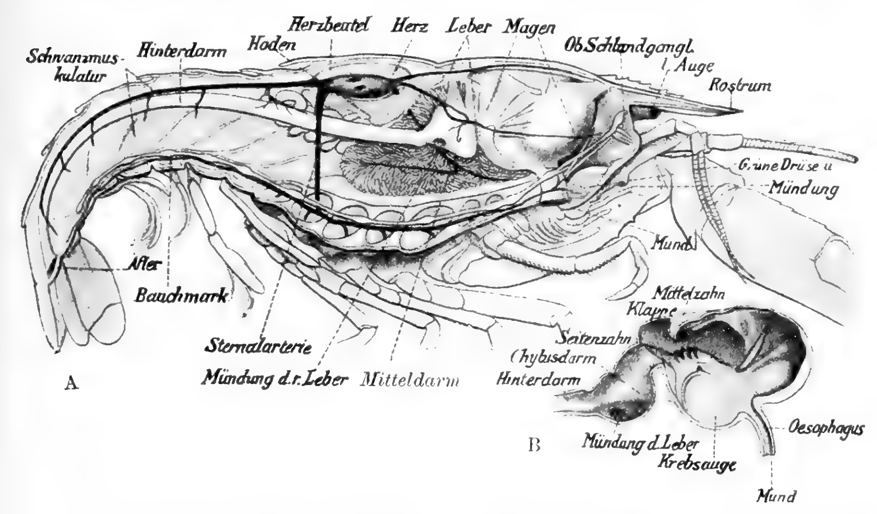


Fig. 163 A. Flußkrebs. Uebersicht der inneren Organisation. Es ist die rechte Körperhälfte entfernt, dabei aber der Magen nebst seiner Muskulatur sowie der ganze Darm unverletzt geblieben, ferner sind die rechte Antennenarterie und die unpaare, absteigende Sternalarterie im Präparate belassen. B Magen nebst Oesophagus und Mitteldarm, durch einen Längsschnitt halbiert. Innere Ansicht der linken Hälfte.

durch eine starke Querfalte in 2 Kammern geteilt erscheint, von denen die vordere (Cardiakammer), in welche der Oesophagus mündet, weiter ist, während die bedeutend engere hintere Abteilung die sogenannte Pförtnerkammer bildet. Die ganze innere Magenfläche ist, wie diejenige des Schlundes, mit einer Chitinlamelle ausgekleidet, welche die Fortsetzung der nach innen eingestülpten Chitinschicht der Tegumente ist. Die Chitinschicht des Magens verdickt sich stellenweise ungemein, kann sogar verkalken und eine Anzahl Skelettstücke hervorbringen, welche zum Kauen und zur Zerreibung der Nahrungsstoffe dienen. Unter dem Namen „Magenmühle“ schilderte Huxley (40) ausführlich dieses Magenskelett, für welches eine Analogie im Kaumagen vieler Insekten, sowie in gewissem Sinne in dem komplizierten Mund-Kauapparat der Echiniden (Laterne des Aristoteles) besteht. In der vorderen Abteilung wird die schon durch die Mundgliedmaßen zerstückelte Nahrung durch das Kaugerüst noch weiter zerkleinert und zerrieben, in der hinteren Abteilung, in welche das Sekret der Mitteldarmdrüse ergossen wird, vollzieht sich dagegen vornehmlich die Verdauung.

Wenn man den Vorderteil der Cardiakammer öffnet, sieht man an der Hinterfläche mehrere Zähne erscheinen, welche in die Höhlung vorspringen. Sie werden durch gegliederte und aufeinander verschiebbare Chitinlamellen getragen, auf deren äußerer Fläche sich Muskeln anheften, welche die Aufgabe haben, sie in Bewegung zu setzen, die Zähne voneinander zu entfernen oder zu nähern, so daß der Mageninhalt von ihnen gefaßt und zerrieben wird. Eine sehr ausführliche vergleichende

Untersuchung über den Kaumagen verdanken wir Mocquard (56), auf welche hier um so eher verwiesen werden darf, als später noch Einzelheiten der Struktur näher zu besprechen sein werden. Eine sehr detaillierte Beschreibung der Bauverhältnisse des Kaumagens von Isopoden (*Oniscus, Asellus, Anilocra* u. a.), sowie von Amphipoden (*Gammarus*) hat Manille Ide (53) geliefert. Die Strukturverhältnisse des Kaumagens der Caprelliden hat P. Mayer (54) eingehend geschildert und durch vortreffliche Abbildungen erläutert. Es mag noch erwähnt sein, daß sich hier der Kaumagen noch ein beträchtliches Stück in den Mitteldarm hinein fortsetzt, so daß die in ihm abwärts gleitenden Speisen erst spät in den letzteren gelangen und normalerweise erst dort der Einwirkung des „Lebersekretes“ ausgesetzt werden. Es ist auch bemerkenswert, daß das Rohr, als welches die Fortsetzung des Kaumagens in den Mitteldarm hereinragt, ventral offen ist. Bei manchen Isopoden, die parasitisch leben und flüssige Nahrung saugend aufnehmen, ist der Kaumagen bedeutend vereinfacht.

Bei den Decapoden finden sich in der vorderen Wand der Cardiaabteilung des Kaumagens zwei Konkretionen, die vorwiegend aus kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk bestehen; es sind dies die sogenannten Krebsaugen oder Gastrolithen. Sie entwickeln sich (beim Flußkrebs) im Sommer und sind am größten im Spätsommer vor der Häutung. Bei der Häutung gelangen sie in den Hohlraum des Kaumagens, werden hier zermalmt, aufgelöst und resorbiert. Höchst wahrscheinlich liefern sie das Kalkmaterial, welches nach der Häutung das Hautskelett wieder konsolidiert. (Lang.) Was nun den Mitteldarm betrifft, so erscheint dieser bei manchen Malacostraken (Decapoden, Isopoden und Anisopoden) als besonderer Abschnitt des Darmrohres kaum entwickelt. „Er ist hier gleichsam völlig in der Bildung seiner stark ausgebildeten Divertikel (sogenannten Hepatopankreasschläuche) aufgegangen. In diesen Fällen stellt der weitaus größte, vom Kaumagen bis zum hintersten Leibesende den Körper durchsetzende Teil des Darmrohres den ektodermalen Enddarm dar.“ (Lang.) Bei den Leptostraken (Nebalidae) finden sich 4 Paar Leberschläuche, von denen 3 Paare, ein oberes, ein unteres und ein seitliches, sehr langgestreckt sind und dem Mitteldarm entlang bis weit in das Abdomen hineinreichen. Das 4. kürzere Paar erstreckt sich bis in den Vorderkopf. Beiderseits treten die Schläuche zu einem kurzen, weiten Sinus zusammen, der, mit dem der anderen Seite vereinigt, durch eine gemeinsame Oeffnung am hinteren ventralen Ende des Kaumagens in den Darm mündet. Auch bei den Arthrostraken (Isopoden, Amphipoden) finden sich 1—3 Paar ähnlicher Schläuche (Fig. 164), während die Stomatopoden durch 10 Paar büschelförmig verästelter und auf die ganze Länge des Mitteldarmes verteilter „Leberschläuche“ ausgezeichnet sind. Was nun die Decapoden betrifft, so zeigen hier nur noch die Larven ähnlich geformte Schläuche, wie die Leptostraken und Arthrostraken, während die erwachsenen Tiere eine große, aus unzähligen Schläuchen zusammengesetzte paarige „Leber“ (Mitteldarmdrüse, Hepatopankreas) besitzen (Fig. 163), welche rechts und links in das hintere und untere Ende des Kaumagens einmünden. Durch die sehr starke Verästelung gewinnt das ganze

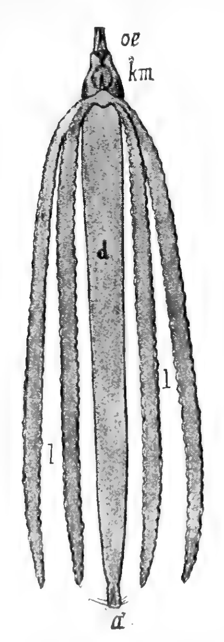


Fig. 164. Darmkanal von *Asellus aquaticus* (nach O. Sars). *oe* Oesophagus, *km* Kaumagen, *d* Mitteldarm, *a* Afterdarm (Mastdarm), *l* Leberschläuche (Hepatopankreas).

Organ den Charakter einer sehr umfangreichen, einen großen Teil des Cephalothorax ausfüllenden tubulären Drüse, welche jederseits in 3 Lappen, einen vorderen, einen seitlichen und einen hinteren, zerfällt. Daß dieser komplizierte Aufbau im Wesen nicht abweicht von der einfachen Schlauchform, wie sie bei Isopoden und Amphipoden sich findet, sondern nur eine höhere Ausgestaltung derselben darstellt, wird durch zahlreiche Uebergänge der einfachen unverzweigten Schlauchform in die Form einer tubulösen Drüse (wie bei den Decapoden) bewiesen (*Ligidium*, *Mysis*). Bei einigen Amphipoden (Caprelliden und Crevettinen) münden auch in das hinterste Ende des Mitteldarmes noch ein Paar Drüsenschläuche, deren Funktion aber eine völlig andere ist (Harndrüsen).

B. Histologie.

Bezüglich der histologische Struktur der beiden ektodermalen Abschnitte des Darmkanales (Vorder- und Enddarm) ist nicht viel zu sagen, was physiologisch von Belang wäre. Ihre Funktion dürfte im wesentlichen eine mechanische sein und dient einmal der Einfuhr von Nahrungsstoffen und dann der Ausscheidung der unverdauten Reste. Auf gewisse feinere Strukturverhältnisse des Kaumagens wird später noch näher einzugehen sein. Der Enddarm stellt beim Flußkrebs den längsten Abschnitt des ganzen Verdauungsrohres dar. Im Innern erscheint er ausgekleidet von einer dicken Chitincuticula, deren Vorhandensein im Verein mit dem Drüsenmangel (bei *Astacus* fehlen Drüsen im Enddarm vollkommen) auf eine nur unwesentliche Bedeutung dieses Darmabschnittes für die eigentlichen Verdauungsprozesse und für die Resorption der Verdauungsprodukte zu deuten scheint. Eher könnte man eine derartige Funktion den Epithelzellen zuschreiben, welche bei den Asseln (*Oniscus*) den hinter der Einmündung der Mitteldarmdivertikel gelegenen Darmabschnitt auskleiden, den Manille Ide als „Mitteldarm" bezeichnet, der aber nach anderen (A. Lang) als Enddarm (wie bei *Astacus*) zu deuten wäre. Von der Fläche gesehen, erscheinen dieselben zumeist quadratisch und in sehr regelmäßiger Weise angeordnet. Bei manchen Decapoden finden sich in der Wand des Enddarmes drüsige Gebilde von ganz ähnlicher Beschaffenheit, wie sie zuerst M. Braun (11) im Bindegewebe des Oesophagus (bei *Astacus*) als Speicheldrüsen beschrieben hat. Vitzou (68) bezeichnete die ersteren als Intestinaldrüsen, was, wie Frenzel bemerkt, bei der gänzlichen Unkenntnis der physiologischen Funktion der Oesophagusdrüsen wohl auch für diese vorläufig als der passendste Ausdruck erscheint. Am schönsten entwickelt sind sie bei *Maja*, deren Enddarm sie in erstaunlicher Menge enthält. Sie bilden in der Regel rundliche Acini, von denen oft mehrere zu einem Komplex vereinigt sind.

Die Histologie des Mitteldarmes gestaltet sich naturgemäß wesentlich verschieden bei den Entomostraken, bei welchen er den längsten Abschnitt des Verdauungstraktus darstellt, und bei denjenigen Malacostraken (Decapoden, Isopoden), wo er gerade im Gegensatze zu jenen auf eine ganz kurze Strecke reduziert erscheint, während die Divertikel mächtig entwickelt sind.

Von Joh. Frenzel (28a) besitzen wir einige Angaben über den feineren Bau des Mitteldarmes von *Artemia salina*, der, abgesehen von den beiden vorderen Blindschläuchen, keine weiteren Differenzierungen erkennen läßt. Das Epithel ist aus annähernd gleich großen Zellen zusammengesetzt, die gleich beschaffen zu sein scheinen. In seitlicher Ansicht bilden sie regelmäßige Quadrate (Fig. 165). Im Flächenbild sind sie vier- bis sechseckig. Im Plasma der Zellen bemerkt man sehr feine staubartige Körnchen. Verfolgt man die Epithelzellen des Mitteldarmes von vorn nach hinten, so sieht man, wie im Innern der jenseits der Mitte oder auch erst im Schwanzabschnitt der *Artemia* gelegenen Zellen zunächst ein einziges winzig kleines rotes Körperchen auftritt; noch weiter rückwärts nimmt die Zahl und Größe dieser Gebilde immer

mehr zu, und sie erscheinen nunmehr in Form roter Kristallnadeln (Fig. 165a, b), die schließlich so massenhaft werden, daß sie einen großen Teil der Zelle ausfüllen,

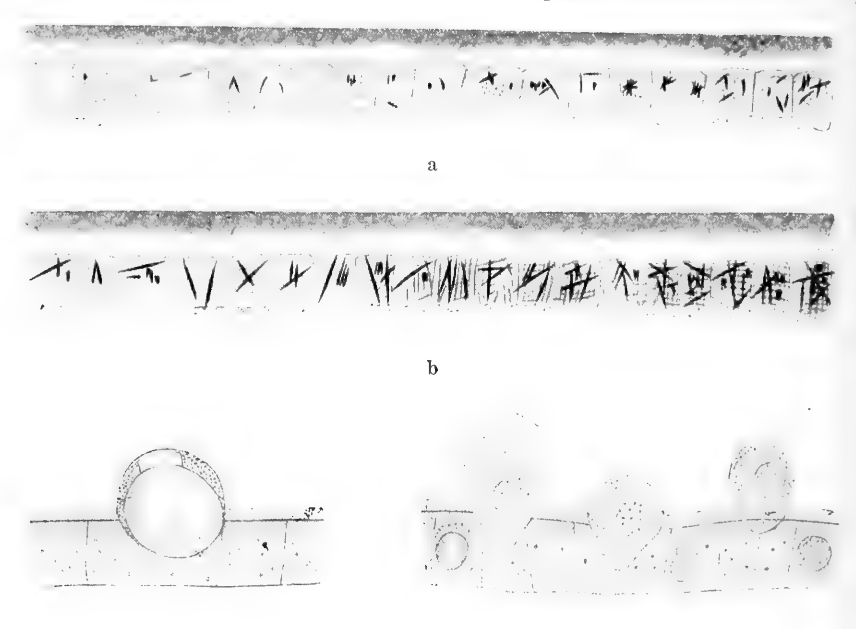


Fig. 165. *Artemia salina.* a und b zwei aufeinanderfolgenden Schnitte durch den Mitteldarm; (*a*) vordere, (*b*) weiter rückwärts gelegene Partie. c und d Zellaustritt aus dem Epithel (Sekretion?) (nach FRENZEL).

wobei zugleich auch das Plasma eine diffuse hellrote Färbung annimmt. Wenn die Tiere hungern, so verschwinden die roten Nadeln allmählich, und nach ca. 45-stündigem Fasten in filtriertem Seewasser fand FRENZEL die Darmzellen in der Regel durchweg farblos. Spezifisch sekretorische Elemente konnte FRENZEL bei *Artemia* nicht nachweisen, dagegen war er in der Lage, am lebenden Tier Vorgänge zu beobachten, welche darauf hinweisen, daß jede Zelle des Mitteldarmepithels als Drüsenzelle zu fungieren vermag. „Bei einem frischen Tier sah er in einer der vorderen Zellen eine völlig homogene, farblose, etwas trübe glänzende Blase entstehen, welche allmählich heranwuchs. Gleichzeitig vergrößerte sich die Zelle ganz bedeutend, so daß sie jetzt aus der Oberfläche des Epithels hervorgewölbt wurde, wobei der Härchensaum verloren ging. Sie löste sich darauf ganz von der Tunica propria des Darmes los. Die Sekretblase war mittlerweile so groß geworden, daß sie den ganzen unteren Raum der Zelle einnahm, und schließlich entsprach das Volum der ganzen Zelle dem von 3—4 gewöhnlichen Epithelzellen. Das körnige Plasma verschwand dabei mehr und mehr, und als die Zelle nur noch dem Epithel auflag (Fig. 165), war nichts weiter als seitlich ein schmaler Plasmarand sichtbar. Darauf platzte erst die Zelle, dann sogleich hinterdrein auch die Blase, und ihr Inhalt mischte sich mit den Darmcontenta, ohne daß, wie gesagt, vom Kern noch etwas zu erkennen war.“ (J. FRENZEL.)

Häufiger ließ sich die Loslösung einzelner Zellen ohne vorgängige Blasenbildung konstatieren. Dabei wölbte sich die betreffende Zelle zunächst nach oben vor, indem der Härchensaum sich teilte (l. c. Fig. 6b); dann verschwand dieser, und die Zelle trat noch mehr aus dem Epithel heraus, ohne jedoch zu wachsen oder den Kern zu verlieren. Endlich wurde die Zelle ganz frei, während der Kern trübe wurde, worauf die Zelle platzte.

Bei *Daphnia* erscheint nach HARDY und MC DOUGALL (35) der Mitteldarm ausgekleidet von Zylinderzellen, deren Form je nach dem Füllungszustand sehr wechselt. Bei starker Ausdehnung erscheinen sie breiter als hoch. Am freien Ende zeigen sie einen hyalinen vertikal gestrichelten Stäbchensaum. Anscheinend besitzen die Stäbchen eine gewisse Beweglichkeit, denn sie bieten, wie überhaupt der ganze Saum unter verschiedenen Umständen ein sehr verschiedenes Aussehen, ähnlich wie nach GREENWOOD beim Regenwurm. Sie erscheinen bald deutlich voneinander gesondert, bald völlig eingebettet in die umgebende helle Substanz, deren freien Rand sie bisweilen nicht erreichen, während sie ihn in anderen Fällen überragen. Im Plasma der Zellen, welche den mittleren Abschnitt des Mitteldarmes auskleiden, findet man häufig, namentlich reichlich bei Hungertieren Granula, welche ins Lumen des Darmes entleert und hier aufgelöst werden. Mit Osmium färben sich die Granula mehr oder weniger dunkel, auch Sublimat und Alkohol fixieren dieselben, und man erkennt dann, daß sie in vertikalen Reihen angeordnet liegen. Es scheint kaum zweifelhaft, daß die körnchenführenden Zellen des Mitteldarmes als einzellige Drüsen aufzufassen sind, welche die zur (extracellularen) Verdauung erforderlichen Enzyme produzieren.

Die außerordentlich geringe Ausdehnung desjenigen Darmabschnittes, den man bei vielen Malacostraken vom morphologischen Standpunkt aus als Mitteldarm zu bezeichnen hat (wenn man von den Divertikeln oder Leberschläuchen absieht), läßt von vornherein erwarten, daß ihm eine irgend erhebliche Bedeutung als verdauendes und resorbierendes Organ kaum zukommen dürfte, und dem entspricht auch die histologische Struktur. „Auf den ersten Blick hin sieht bei *Astacus* das endodermale Epithel des Mitteldarmes dem des Enddarmes nicht unähnlich, da es gleichfalls aus hohen Zylinderzellen besteht. Nur sind die ersteren noch länger gestreckt und überhaupt größer. Einschlüsse, welche etwa auf eine sekretorische Funktion schließen ließen, finden sich in diesen Zellen nicht. Bei *Astacus* färbt sich der obere Teil der Zellen stärker mit Hämatoxylin als das übrige feinkörnige Plasma. Bürstenbesätze, welche, wie wir sehen werden, bei den entsprechenden Elementen der Insekten oft so riesig entwickelt erscheinen und auch den Mitteldarmzellen der Entomostraken vielfach zukommen (vgl. oben), sind bei den Malacostraken (Decapoden) kaum angedeutet. Im Mitteldarm von *Astacus* sieht der Zellsaum wie eine sehr dünne, mit Poren versehene Cuticula aus, welche sich hier und da stärker, meist aber schwächer färbt als der Zellinhalt. Bei *Maja* erscheint der Saum nach Sublimatbehandlung deutlich aus einzelnen kräftigen Stäbchen zusammengesetzt (J. FRENZEL). Die geringe Entwicklung des Mitteldarmes der Malacostraken sowie der geschilderte Bau der Zellen desselben machen es an sich höchst wahrscheinlich, daß die Hauptmenge und vielleicht sogar alle Verdauungsenzyme von den kolossal entwickelten ventralen Anhangsdrüsen (Divertikeln, Leberschläuchen) produziert werden, so daß im Gegensatz zu den Entomostraken der Mitteldarm für die Verdauung sozusagen entbehrlich geworden ist.

Wie wir sehen werden, spricht die Struktur des jene Divertikel auskleidenden Epithels, die von der der Mitteldarmzellen, zu denen sie genetisch gehören, völlig verschieden ist, durchaus zugunsten einer solchen Auffassung.

C. Struktur der Mitteldarmdrüse.

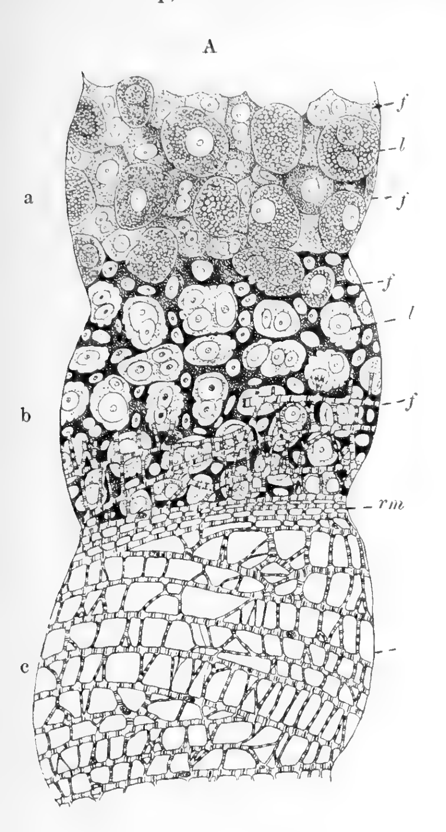
Schon im Jahre 1880 hat MAX WEBER (71) sehr richtig hervorgehoben, „daß das bisher gepflogene Studium der Gliedertiere einen im ganzen und großen mehr umfassenden als eindringenden Charakter hat. Und hierin wird gewiß kein Tadel liegen, wenn man an das unendlich reiche morphologische Material denkt, welches unserer Einsicht näher zu bringen war. Die Kenntnis der Form war das zunächst zu Erstrebende, die sich hieran unvermeidlich anknüpfende Frage nach der Funktion

der aufgedeckten Organe konnte aber von dem eingenommenen Standpunkt aus nur zum Teil beantwortet werden. Ein eklatantes Beispiel bietet die Mitteldarmdrüse der Crustaceen, die durchweg als Leber gedeutet wurde, während andererseits die Frage, wo die verdauungskräftigen Sekrete des Darmes gebildet werden, unerörtert blieb." Den einzig richtigen Weg zu einem biologischen Verständnis der Organisation wirbelloser Tiere, das doch gewiß in erster Linie zu erstreben ist, hat schon vor vielen Jahren CLAUS (15) sehr treffend in seiner Abhandlung über die Phronimiden mit folgenden Worten bezeichnet: „Man sieht leicht ein, wie wenig die morphologischen Befunde zur richtigen Deutung der Organe ausreichend sind, und wie notwendig in Zukunft chemisch-physiologische Untersuchungen mit anatomisch-histologischen Arbeiten verbunden werden müssen, um befriedigende Vorstellungen über die Funktion der Organe auch auf dem Gebiete der Wirbellosen zu gewinnen". Es dürfte kaum ein besseres Beispiel für die Richtigkeit dieses Satzes geben, als die Mitteldarmdrüse der Malacostraken. Die drüsige Natur des Organes war schon den älteren Autoren nicht zweifelhaft, und nach TREVIRANUS, der die Divertikel als „Fettkörper" deutete, fungieren sie in allen Hand- und Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie als „Leber" oder Leberschläuche (CARUS, WAGNER, CUVIER). In gleicher Weise deutete auch BRANDT, der genaue Zergliederer des Flußkrebses und der Onisciden, dieses Organ bei den genannten Crustaceen. Die „Leber" des Flußkrebses wurde darauf in den vierziger Jahren von verschiedener Seite her eingehender gewürdigt. Kurz hintereinander erschienen die Arbeiten von KARSTEN (43), SCHLEMM (65), MECKEL (55), LEREBOULLET (50a), FREY und LEUCKART (29), in denen die Drüse nicht nur auf ihren feineren Bau hin, sondern von KARSTEN und SCHLEMM auch bezüglich der Eigenschaften der „Galle" geprüft wird. Das Resultat war, daß man es mit einer „Leber" zu tun habe, wenn auch mancher Befund der chemischen Untersuchung gegen Galle sprechen mochte; man war zu sehr daran gewöhnt, der Drüse nur diese Eigenschaften zuzuteilen. In welchem Maße dies aber der Fall war, geht am besten aus folgendem Satze in SCHLEMMS Dissertation hervor: „Ratio bilis Astaci physica et chemica ab illa animalium vertebratorum adeo differt, ut nisi ex universa organi secernentis natura illud hepar esse satis constaret, facile quis animum induceret, ut secretum aliud quiddam quam bilem esse crederet." So ging diese Deutung der Mitteldarmdrüsen auch in neuere Lehrbücher über, was an und für sich nicht in Verwunderung setzen kann, da ja das Organ durch die Farbe seines Sekretes dem natürlichen Bedürfnis, in einem vollkommenen Organismus, wie ihn die höheren Crustaceen zeigen, nach einer Leber zu suchen, nur günstig sein konnte, wofern man nur gleichzeitig irgendeinen Ort im Darmkanal selbst oder dessen Appendices hätte nachweisen können, wo die Produktion von Verdauungssekreten vor sich gehe."

Sehen wir nun zu, wie sich zunächst bei tiefer stehenden Crustaceen-Formen der feinere Bau der Mitteldarmdivertikel gestaltet, und was man etwa daraus schließen kann. Wir verdanken hierüber M. WEBER (71) eine vortreffliche Arbeit aus dem Jahre 1880, die sich auf Land- und Wasserasseln sowie verschiedene Gammarus-Arten bezieht. Bei den Landasseln besteht, wie schon erwähnt, die Mitteldarmdrüse (oder, wie man eigentlich richtiger sagen würde, der Mitteldarm selbst) aus 4 Blindschläuchen, rechts und links je ein Paar (vgl. Fig. 164). Jeder Schlauch läuft an seinem blinden Ende spitz aus und zeigt einen Farbenton, der zwischen Hellgelb bis Dunkelbraun oder Olivengrün wechselt, eine Verschiedenheit, die mit der Menge des angesammelten Sekretes in Zusammenhang steht und ihrerseits wieder abhängt vom jeweiligen Futterzustand des Tieres sowie von der Jahreszeit. Die einzelnen Schläuche erscheinen bei den Landasseln von einem engmaschigen zierlichen Netz von Muskelfäden umsponnen und von Stelle zu Stelle durch schräg verlaufende Ringfasern eingeschnürt, so daß es den Eindruck macht, als sei der Schlauch vielmals um seine Längsachse gedreht. Offenbar wird durch die ganze Anordnung dieser Muskeln

(Fig. 166) die Entleerung des Sekretes aus den Schläuchen in den Darm wesentlich gefördert. „Bringt man die dem lebenden Tier entnommenen Schläuche sofort unter das Mikroskop, so hat man zuweilen das Glück, die Kontraktionen des Muskelnetzes zu beobachten, wie sie, am blinden Ende beginnend, auf ihrem Wege zur Mündung des Follikels das Sekret vor sich hertreiben." Bei den Wassesasseln erscheinen die Schläuche durch parallel angeordnete Muskelringe, die durch einzelne Längsfäden miteinander verbunden sind, rosenkranzförmig eingeschnürt.

Das auskleidende entodermale Epithel, welches einer glashellen struktur-



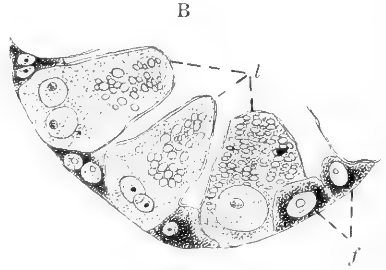


Fig. 166 A. *Porcellio scaber.* Mittlere Partie eines Leberschlauches. a frisch, b nach Osmiumbehandlung, c Anordnung der Muskeln, *f* Fermentzellen, *l* Leberzellen (nach M. WEBER).

Fig. 166 B. Teil eines Querschnitts durch einen Leberschlauch. *l* Leberzellen, *f* Fermentzellen.

losen Membrana propria aufsitzt, besteht bei *Porcellio*, wie sich namentlich nach Osmiumbehandlung deutlich erkennen läßt, anscheinend aus zweierlei Arten von Zellen, deren eine durch die Einwirkung des genannten Reagenz sich rasch schwärzt, während die andere erst nach längerer Einwirkung der Säure dieser Schwärzung unterliegt (Fig. 166 A). Die letzteren, welche, wie ein Schlauchquerschnitt zeigt (Fig. 166 B), sehr groß sind und weit ins Lumen vorspringen, werden von viel niedrigeren kleineren Elementen umgrenzt, welche der Tunica propria flach aufruhen. Bei manchen Isopoden (*Anilocra*) erreichen jene großen Zellen geradezu riesige Dimensionen (0,33 mm) und ragen wie Zotten in das Lumen der Schläuche hinein. Nach WEBER enthalten die kleinen Zellen zahlreiche lichtbrechende Körnchen, die sich mit Osmiumsäure schnell schwärzen und in der Nähe des Kernes am dichtesten gelagert erscheinen. In den großen Zellen finden sich an Stelle der Granula massenhaft kleine, bläschenförmige Gebilde, die Fetttröpfchen zum Verwechseln gleichen und im Vordergrunde der Zellen am dichtesten gehäuft sind. Von runder Form, bekommen sie, wenn sie allzu dicht gedrängt liegen, zuweilen unregelmäßige polygonale Konturen. Sie haben eine gelbliche, bei größeren Tropfen bräunliche Farbe, wodurch sie in ihrer Gesamtheit das gelbliche bis bräunliche Aussehen der Drüsenschläuche hervorrufen; sind sie in größerer Menge frei im Lumen als

„Sekret“ vorhanden, so erscheinen sie dunkelbraun bis olivengrün. So kommt es, daß die Schläuche je nach der Menge der in den Zellen enthaltenen Sekrettröpfchen, noch mehr aber je nach der Menge des im Drüsenlumen enthaltenen Sekretes heller oder dunkler gefärbt erscheinen. Durch Wasser werden die Tröpfchen der großen Zellen anscheinend nicht verändert, sollen aber nach M. Weber ätherlöslich sein. Im wesentlichen übereinstimmend gestaltet sich auch der Bau der Divertikelzellen bei *Asellus aquaticus*.

Sehr wesentlich verschieden ist nach Weber das histologische Verhalten der Mitteldarmschläuche bei den Gammariden, wenigstens soweit es sich um das Epithel handelt. Schon bei schwächerer Vergrößerung markieren sich deutlich 6—8 alternierende Streifen von Zellen verschiedenen Aussehens, von denen die einen die in sekretorischer Funktion begriffenen Zellen, die anderen aber „Reservezellen“ enthalten („Sekretionszellenbänder“ und „Reservezellenbänder“). Die Elemente der ersteren erscheinen größtenteils erfüllt mit zahlreichen Sekrettröpfchen, und nur vereinzelt finden sich zwischen ihnen helle, homogene Zellen, welche, wie man bei verschiedener Einstellung, sowie in Quer- oder Längsschnitten erkennt, mit schmalem Fuße der Tunica propria aufsitzen und je eine große, helle Sekretkugel einschließen. Sie komprimieren infolgedessen die umliegenden granulierten Zellen und werden von diesen schalenartig umschlossen. Die enorme Ausdehnung der Sekretblasen bedingt eine Emporwölbung des ganzen Bezirkes, in dem dieselben liegen (des „Sekretionszellenbandes“), was sich an Querschnitten der Schläuche immer sehr deutlich ausprägt.

Die Ansicht von M. Weber, daß bei den Asseln sowohl wie bei den Flohkrebsen (Amphipoden) zweierlei funktionell verschiedene Zellen in den Mitteldarmventrikeln enthalten sind, von denen er die einen (kleineren) als „Fermentzellen“, die anderen (größeren) als „Leberzellen“ bezeichnet, ist von anderen Autoren (Claus, Rosenstadt, Giard, Bonnier und Frenzel) bestritten worden, während sich Manille Ide der Auffassung Webers zuneigt.

Nach J. Frenzel (27) bestehen zwischen den großen und kleinen Zellen der Leberschläuche der Isopoden zahlreiche Uebergänge, so daß er glaubt, die kleinen Zellen als junge, noch unentwickelte Elemente ansprechen zu dürfen. Er findet bei marinen Isopodenformen in der Mitteldarmdrüse nur einerlei Zellen, große reife und kleine junge. Sie sind stets mit einem, allerdings sehr vergänglichen, Härchensaum (Bürstenbesatz) versehen und zeigen in bezug auf ihre Inhaltsbestandteile große Verschiedenheiten, je nach der untersuchten Art, was zum Teil wohl mit der Verschiedenheit der Nahrung zusammenhängen dürfte. Die reifen Zellen (Webers Leberzellen) enthalten zunächst immer und überall Fetttropfen, deren Größe eine variable ist. Sie schwärzen sich schnell in Osmiumsäure und lösen sich in allen Fettlösungsmitteln (Aether, Chloroform). In vielen Fällen sind diese Fetttröpfchen ganz farblos (*Anilocra, Idotea, Cyrolana, Cymothoa, Conilera* und meist bei *Oniscus murarius*). Bei *Ione* und *Gyge, Idothea hectica* und *Sphaeroma* erscheinen sie dagegen gefärbt (grünlich oder bräunlichgelb). Die zuletzt genannten marinen Isopoden lassen außer den gefärbten Fettkugeln in den Zellen ihrer Leberschläuche auch noch zahlreiche Kristalle von der gleichen Farbe erkennen, deren Zahl und Größe vom jeweiligen Ernährungszustande abhängig zu sein scheint. Frenzel fand bei Individuen, welche gehungert hatten, keine oder nur spärliche Kristalle, während die Zellen frisch gefangener Idotheen davon strotzten. Immer ist ihre Form die einer Doppelpyramide, welche dem tetragonalen System angehört. Bei *Sphaeroma* erwähnte schon Bellonci (5) diese Kristallgebilde, deren chemisches Verhalten sie unzweifelhaft als Eiweißkristalloïde charakterisiert. „Sie werden von organischer und anorganischer Säure schnell gelöst, wobei sie in Essigsäure z. B. quellen, und ähnlich verhalten sie sich gegen Alkalien. Gegen absoluten Alkohol sind sie sehr resistent, ebenso gegen Wasser in der Kälte. Beim Erwärmen

jedoch bis zu 60° C quellen sie stark auf, verlieren ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und runden sich an den Ecken ab. Mit Jod nehmen sie eine gelbbraune Färbung an." (J. FRENZEL.)

Außer diesen Bestandteilen enthalten die Zellen bei sämtlichen Isopoden noch staubfeine Granula, die ebenfalls oft gefärbt sind (goldgelb bei *Sphaeroma*, grünlichgelb bei *Idothea hectica*, bräunlich bei *Cymothoa*). Da sich die gleichen Körnchen auch im Sekret der Drüse nachweisen lassen, so kann es nicht bezweifelt werden, daß sie von den Zellen wirklich sezerniert werden.

Bei den Caprelliden hat P. MAYER (54) den Bau der Epithelzellen der beiden langgestreckten Leberschläuche untersucht. Er hebt die großen Differenzen hervor, welche sich bei *Protella* (auf *Ciona intestinalis* angesiedelt) an den einzelnen Individuen zeigten und die wahrscheinlich „auf Verschiedenheiten in den Vorgängen der Verdauung oder sonstwie im Stoffwechsel beruhen". Im hinteren Drittel jedes Schlauches ist das Epithel sehr gleichmäßig und besteht aus indifferenten Zellen ohne Einschlüsse, während die Zellen im vorderen Teil je einen hellen, farblosen Fetttropfen enthalten. Im mittleren Abschnitt endlich bemerkt man zwischen den Zellen mit den Tropfen auch einige mit grünlichen oder auch dunkelgrünen und braungrünen undurchsichtigen Ballen im Innern, die lebhaft von den anderen, ganz farblosen Zellen abstechen. Das Schlauchlumen selbst ist ganz mit grüner Flüssigkeit erfüllt. Mit Bismarckbraun färben sich jene Ballen (intravital) sofort tief braun. Brachte P. MAYER lebende Caprellen in eine sehr verdünnte Lösung von Bismarckbraun, so nahmen sie bei den Schluckbewegungen den im Seewasser gebotenen Farbstoff auf, und bald zeigte sich sowohl der Darminhalt, wie auch die Ballen der Leberschläuche dunkel gefärbt. Es kann wohl kaum bezweifelt werden, daß es sich um ein Sekret handelt, welches nach außen abgegeben wird und wahrscheinlich die Verdauungsenzyme enthält, während die „Fettzellen" wohl als Speicherzellen zu deuten sein dürften und WEBERS „Leberzellen" entsprechen. Im großen und ganzen stimmt der feinere Bau der „Leber" der Decapoden mit dem der Gammariden und Caprelliden überein.

Beim Flußkrebs besteht, wie schon erwähnt, die Mitteldarmdrüse (Leber) jederseits aus 2 gleichartigen Lappen, die sich neben dem Oesophagus, Kaumagen und Mitteldarm erstrecken und ihrerseits wieder aus einer Unzahl von einzelnen kleinen Blindschläuchen bestehen, die zu sekundären Läppchen zusammentreten. Jeder der großen Lappen ist zunächst von einer bindegewebigen Membran umhüllt und von den benachbarten Organen abgegrenzt. Doch auch die sekundären Läppchen sind innerhalb der gemeinsamen Hülle wieder durch bindegewebige Septa voneinander geschieden. Ueber der Tunica propria jedes einzelnen Blindsäckchens findet sich auch hier wieder ein ähnliches Netz von Muskelfasern ausgespannt, wie bei den Isopoden.

Schon MECKEL und LEREBOULLET, sowie FREY und LEUCKART (l. c.) fanden das Epithel der Drüsenschläuche bei den Decapoden aus zweierlei Zellen zusammengesetzt, welche MECKEL als fett- und „biliahaltige" Zellen, LEREBOULLET als Fettzellen und cellules biliaires bezeichnete.

Auch FREY und LEUCKART sahen die ersteren als „Fettzellen" an, während sie die letzteren „Zellen mit wasserklarem Inhalt" nannten. Auch M. WEBER kommt zu dem Resultat, daß seine „Leberzellen" „einen fettartigen Körper bilden, an welchen der tierische Farbstoff gebunden ist", und daß die „Fermentzellen", also die zweite Zellenart, mit einem wasserklaren Sekretbläschen behaftet sind.

Die fetthaltigen Zellen der Mitteldarmdrüse der Decapoden, die vielleicht besser als „Resorptionszellen" zu bezeichnen wären, sind nach FRENZEL große, langgestreckte Zylinderzellen, die einen Bürstensaum tragen. Sie enthalten stark lichtbrechende kugelige Tropfen, die in den meisten Fällen farblos, seltener bräunlich oder gelb sind. Extrahiert man eine Drüse mit Aether, so erhält man

in reichlicher Menge einen intensiv braunen, ölartigen Körper, der auf Papier einen deutlichen Fettfleck macht und beim Stehen an der Luft Zeichen von Ranzigwerden bietet.

An Zahl stehen die „Fermentzellen“ den Resorptionszellen nach. Sie finden sich bei gut genährten Tieren reichlicher und sind dann auch größer, als im Hungerzustande, was sich auch schon dadurch verrät, daß bei hungernden Decapoden die Leber meist heller erscheint, als bei gut genährten Individuen (*Scyllarus, Palaemon*). Auch die Fermentzellen besitzen einen Bürstensaum. Das Sekret stellt einen runden Ballen dar, der im völlig reifen Zustande den größten Teil der Zelle ausfüllt und aus einer membranösen Blase mit einem körnigen und meist hell- oder dunkelbraun gefärbten Inhalt besteht. Von seiner Farbe hängt die des Drüsensekretes sowie der ganzen Drüse ab. Selten (*Palaemon serratus, Scyllarus*) erscheint der Zellinhalt grün. Bei vielen Decapoden (*Maja, Carcinus, Calianassa, Squilla, Dromia*) finden sich innerhalb der Sekretblase oft farblose Kristallnadeln, teils vereinzelt, teils strahlig angeordnet, und in ihrer Form durchaus an Tyrosin erinnernd, womit auch ihr mikrochemisches Verhalten stimmt. Unlöslich in Alkohol, Aether und verdünnter Essigsäure, sind sie schwer löslich in Wasser und konzentrierter Essigsäure, leicht in Kalilauge und Ammoniak und in HNO_3. Es gelang Frenzel auch, durch Extraktion mehrerer Lebern von *Maja* mit 30-proz. Alkohol reichliche Mengen von Tyrosin zu gewinnen.

„Das Drüsenlumen und die Ausführungsgänge sind mit einer meist braunen Flüssigkeit erfüllt, in welcher die mit den braunen Granulis erfüllten Blasen schwimmen. Die Flüssigkeit und besonders ihre braune Farbe rühren zum Teil ohne Zweifel von diesen Blasen her, indem deren Inhalt schon innerhalb der Drüse gelöst wird.

Die meisten derselben gelangen jedoch unversehrt und unverändert in den Magen und teilweise auch in den Enddarm, denn sowohl dort wie hier sind sie unter normalen Verhältnissen immer zu finden. Schon im Magen und noch weiter im Darm verändern sie nun allmählich ihr Aussehen: der braune körnige Inhalt verschwindet nach und nach und die Blase selbst kollabiert, so daß ihre Membran jetzt deutlich sichtbar wird. Im letzten Teile des Enddarmes sind sie schließlich ihres Inhaltes gänzlich beraubt und völlig entfärbt. Es scheint sogar auch die Membran aufgelöst zu werden, da häufig im Kote nichts davon zu sehen ist, während sie im Enddarm noch nachweisbar erscheint.“ (Frenzel.) Ist aus irgendeinem Grunde die Ernährung gestört und die Verdauung unterbrochen, so werden zunächst noch die gleichen Blasen in den Magendarm sezerniert; sie erfahren aber beim Passieren des Darmtraktus eine geringe oder unter Umständen auch gar keine Veränderung und lassen sich sowohl im Enddarm wie im Kote in Menge nachweisen. Bei fortgesetztem Fasten scheinen weniger Fermentzellen frei zu werden, und ist der Inhalt der Blasen von vornherein ein farbloser.

Sehr eigenartigen Verhältnissen begegnet man bei den Pantopoden (Pycnogoniden), von deren bis in die Beine sich erstreckenden Darmdivertikeln schon die Rede war. Histologisch besteht das Epithel derselben aus einer Lage von Zellen, welche Vakuolen und verschiedene Tröpfchen enthalten. Dohrn (23) hat nun gefunden, daß sich im Innern des Darmes, und zwar sowohl des Hauptdarmes wie auch jener Schläuche, eine große Zahl freischwimmender Körper finden, welche durch die Kontraktionen der Divertikel in beständiger, unregelmäßiger Bewegung erhalten werden. Er beschreibt dieselben als Kugeln einer durchsichtigen, farblosen Masse, die in destilliertem Wasser sofort zerfließen. Um dieselben gruppieren sich stark lichtbrechende, meist etwas gelbliche Kügelchen, die aber auch dunkelrot, grün oder braun vorkommen und sich (abgesehen vom destillierten Wasser) wie die großen Kugeln, die sie umlagern, Reagentien gegenüber sehr resistent erweisen. In welchem Verhältnis diese „Darmkörper“ zum Epithel stehen, konnte Dohrn nicht sicher

entscheiden, doch hält er es für zweifellos, daß sie entweder losgelöste und veränderte Darmzellen, oder aber abgeschnürte Teile von solchen sind. Diese letztere Annahme scheint ihm mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei *Phoxichilus communis* wahrscheinlich, wo die Darmzellen grünlich gefärbt erscheinen, während die freien Darmkörper farblos sind, aber an ihrer äußeren Zirkumferenz glänzendgelbe oder violette, auch wohl karminrote Tröpfchen und Körnchen zeigen, ohne jene grüne Färbung der Epithelzellen. Außer den „Darmkörpern" beobachtete DOHRN im Darmkanal der Pantopoden nur noch eigentümliche, matt glänzende Körper, die er für Stärkekörner zu halten geneigt ist, über deren Ursprung und Schicksal er aber nichts mitteilt.

Nach allem, was wir über die Bildung und Ausscheidung von Enzymen bei Crustaceen und überhaupt bei wirbellosen Tieren zurzeit wissen, dürfte es am wahrscheinlichsten sein, daß jene Darmkörper, die sich anscheinend unter Freiwerden der farbigen Tröpfchen auflösen, enzymführende Teile von Epithelzellen sind, welche sich bei der „Sekretion" abgeschnürt haben und ins Lumen des Darmes gelangt sind.

D. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

1. Die Entomostraken.

Eine sehr große Anzahl niederer Crustaceen, man darf vielleicht sagen die große Mehrzahl, nährt sich von Pflanzen und Pflanzenteilen. Dies gilt in erster Linie von den meisten freilebenden Copepoden, die den wesentlichsten Bestandteil des tierischen Planktons ausmachen und deswegen auch wieder für die Ernährung höherer Tiere, insbesondere der Fische, von größter Wichtigkeit sind. Es hat daher auch besonderes Interesse, ihre eigenen Lebens- und namentlich die Ernährungsbedingungen mit möglichster Genauigkeit festzustellen. Soweit bekannt, scheinen kleinste einzellige Pflanzen (Protophyten) die Hauptnahrung der Copepoden zu bilden. ZACHARIAS schließt aus der ungeheuren Masse von *Cyclops rubens* SARS, die er im kleinen Koppenteich des Riesengebirges fand, daß die Tierchen hier hauptsächlich von Desmidiaceen leben, da sich nur wenig andere Nahrung vorfand. K. LAMPERT (50) fand bald Oscillarien, bald Desmidiaceen, bald Diatomeen, bald pflanzlichen Detritus, der anscheinend von Algenfäden herrührte, im Darm. „Was das Wasser gerade bietet, wird genommen; *Diaptomus* und *Cyclops* aus dem Bodensee erwiesen sich z. B. mit den Schalen von *Cyclotella comta* angefüllt, die, wie der gleichzeitige Fang von *Daphnia hyalina* und *Bosmina longispina* bewies, auch die Nahrung dieser Kruster bildeten. Nach JURINE fressen die *Cyclops* übrigens auch kleinere lebende Tiere, wie Infusorien, Rotatorien u. dgl., und verschonen sogar ihre eigene Brut nicht. Selbst mit von außen hereingewehter Pflanzennahrung deckt manchmal die Natur den kleinen Hüpferlingen den Tisch; wenn der See ‚erblüht' von den Millionen gelblicher Pollen der Nadelhölzer, die der Wind wie einen leichten Teppich über die schimmernde Flut gebreitet hat, dann finden unzählige kleine Kruster hierin ihre Kost." (LAMPERT.) DAKIN (19) hat jüngst genauere Angaben über die Nahrung von im Meer lebenden Copepoden gemacht (*Calanus finmarchicus*, *Centropages hamatus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Acarthia Clausi*, *Acarthia bifilosus* und *longiremus*, *Oithona similis*). Er fand im Darmkanal wieder vor allem eine ganze Anzahl von Diatomeen, dann Dinoflagel-

laten, Silicoflagellaten und Tintinniden. In den meisten Fällen enthielt der Darm eine grüne Masse mit oder ohne Kieselgebilde. Es ist bemerkenswert, daß, wenn einige Exemplare eines Fanges erkennbare Organismen enthielten, dasselbe auch bei fast allen anderen der Fall war, was auf eine große Gleichmäßigkeit der Ernährungsbedingungen hinweist. Es würde, wie Dakin bemerkt, interessant sein, zu untersuchen, ob die Nahrungsaufnahme zu jeder Zeit stattfindet oder nur unter besonderen Bedingungen, etwa zu besonderen Tageszeiten oder Stunden. Eine gewisse Beziehung scheint zwischen der Zeit der Maximalzahl der Copepoden und der des Phytoplanktons zu bestehen.. Es ist möglich, daß diese sich gegenseitig beeinflussen oder daß beide durch andere, zurzeit noch unbekannte Faktoren bedingt werden.

Die erwähnte „grüne Masse“ scheint von den äußerst kleinen und zarten Protophyten herzurühren, die für Müllergaze No. 20 durchgängig sind und zahlreich im Meere vorkommen. Wenn Pütter (62) aus diesem Befunde schließt, daß „eine Ausnutzung der aufgenommenen Algen nur in bescheidenem Maße vor sich geht“, indem das Bestehenbleiben der grünen Farbe darauf hinweise, „daß die Cellulosehülle, die die Algenzellen schützt, im Copepodendarm nicht aufgelöst worden ist, daß also nur zertrümmerte Zellen verdaut werden können“, so ist dem entgegenzuhalten, daß es sich gerade um eine amorphe grüne Masse handelt, in der sich geformte Zellen nicht mehr nachweisen lassen; auch muß daran erinnert werden, daß der Verdauung und Resorption des Chlorophylls durchaus nicht immer eine Verfärbung entspricht, wie vor allem viele Raupen zeigen, bei welchen grünes Chlorophyll gelöst resorbiert wird und auch als solches oder doch nur wenig verändert ins Blut gelangt. Auch liefern gerade Schmetterlingsraupen die besten Beispiele dafür, wie außerordentlich mangelhaft die aufgenommene Pflanzennahrung ausgenützt wird. Die Masse muß es hier machen.

Pütter steht nun auch hier auf dem Standpunkt, daß es in erster Linie im Wasser gelöste organische Substanzen sind, welche die Ernährung der Copepoden vermitteln sollen, und betont, daß von den im Darm besonders häufig gefundenen niedersten pflanzlichen Organismen „bis zu fast 10 Millionen pro Tag erforderlich wären, um den Stoffbedarf zu decken“ [1]). „Größere Algen, wie sie mit Müllergaze No. 20 gefischt werden können, finden sich nicht im Darminhalt der Copepoden, dieser besteht vielmehr nur aus kleinen und kleinsten Formen, am häufigsten *Thalossosira (nana?)* und *Coscinodiscus*. *Biddulphia aurita* und *Peridinium divergens* und *cerasus* sind die größten Species, die sich überhaupt gelegentlich in unzerbrochenem Zustande finden, bei einigen Formen, z. B. *Calanus finmarchicus*, fand sich *Dinophysia norvegica* und *acuta*. Wie gering die Zahl dieser Algen war, geht aus der Angabe hervor, daß sich nur bis zu 200 Algenzellen gefunden hätten, häufig war das Resultat überhaupt ziemlich negativ.“

Es geht nun, wie ich glaube, im vorliegenden Falle durchaus nicht an, aus der Menge des jeweiligen geformten Darminhaltes auf die Menge der überhaupt aufgenommenen Nahrung zu schließen, sondern es käme vor allem darauf an, festzustellen, wie viel Nahrungsmaterial den Darm in einer gegebenen Zeit wirklich passiert.

---

1) Eine direkte Bestimmung bei *Calanus*, einer Form von 0,731 cmm Inhalt und 5,39 qmm Oberfläche, hat einen O-Verbrauch von 600 mg pro Quadratmeter Körperoberfläche und Stunde (bei 20° C) ergeben, und Pütter nimmt an, daß der Bedarf bei anderen kleineren Formen der gleiche ist. Bei einem O-Verbrauch von 0,0765 mg pro Tier und Tag, was einem Umsatz von 41,4 Proz. des Bestandes entspricht, würde, falls die Ernährung durch Algen geschieht, der Tagesbedarf eines *Calanus* durch 15800 Coscinodisken und 9750000 *Thalassosira nana* gedeckt werden.

Wie schon LOHMANN (52) richtig bemerkt, ist bei den meisten Tieren „ein großer Teil der Nahrung überhaupt nur sehr schwer oder gar nicht seinem Ursprung nach wiederzuerkennen, wenn er erst in den Darm aufgenommen ist. Denn nur die Skelette besitzenden Organismen lassen sich leicht an diesen schwer- oder unverdaulichen Bestandteilen ihres Körpers erkennen. Nach den vorliegenden Untersuchungen, die sich allerdings nur auf Cladoceren (Daphniden) beziehen, kann es nun nicht bezweifelt werden, daß außer kieselschaligen Diatomeen noch eine Menge anderer kleinster unbeschalter Lebewesen aufgenommen werden, deren zahlengemäße Feststellung ganz unmöglich ist. Jedenfalls handelt es sich aber um ganz außerordentlich große Mengen noch dazu anscheinend äußerst leicht ausnutzbarer Organismen. Dann erscheint es aber durchaus nicht unmöglich, ja sogar in hohem Grade wahrscheinlich, daß die erforderlichen Mengen geformter Nahrung wirklich den Darm passieren. Es kommt noch dazu, daß die Copepoden keine besonderen Kiemen oder kiemenartige Differenzierungen der Oberfläche besitzen, deren Struktur eine Aufnahme gelöster Stoffe einigermaßen wahrscheinlich machen könnte, so daß, wie PÜTTER selbst meint, „die ganze Oberfläche als Resorptionsfläche“ zu betrachten wäre, was in Anbetracht der Cuticularisierung derselben wohl kaum annehmbar erscheint.

Ebensowenig kann ich dem Umstande besondere Bedeutung für die in Rede stehende Frage beimessen, daß, wie PÜTTER hervorhebt, ein freilebender Copepode (*Haloptilus longicornis* (syn. *Hemicalanus*) „schon ganz ausgesprochene Charaktere parasitischer Tiere zeigt, nämlich Verschluß des Darmes“. GIESBRECHT gibt an, daß der Darm etwa an der hinteren Grenze des Kopfes blind endet. Es braucht hier nur an die Tatsache erinnert zu werden, daß auch bei Hymenopteren-Larven der Mitteldarm blind endet und doch reichlichst geformte Nahrung aufgenommen wird. Auch bleibt es fraglich, ob nicht, wie es bei höheren Krebsen tatsächlich geschieht, unverdauliche Nahrungsreste durch den Mund entleert werden.

Was nun die Cladoceren (Daphniden) betrifft, so scheinen hier ganz ähnliche Verhältnisse gegeben zu sein, indem auch für sie Diatomeen einen wesentlichen Bestandteil der Nahrung bilden. Wohl finden sich gelegentlich auch andere pflanzliche Stoffe, Algenfäden etc. in ihrem Darmkanal, allein die Diatomeen überwiegen weitaus, und die einfache Durchsicht einer größeren Anzahl mikroskopischer Präparate von Daphnien oder Bosminen vermag einem Botaniker ohne weiteres eine Uebersicht über die Diatomeenflora des betreffenden Sees zu geben. Im Darmkanal der Bosminen finden sich speziell die runden und ovalen Diatomeenformen, z. B. *Melosira* und *Cyclotella* (LAMPERT). Doch nehmen Daphnien nach HARDY und MC DOUGALL (35) auch leicht Eidotter, Milchkügelchen und Karmin auf. Die betreffenden Körperchen werden durch Bewegungen der Beinanhänge herbeigestrudelt und schließlich zu einem Bissen geformt, der dann durch peristaltische Bewegungen des Oesophagus rasch in den Mitteldarm befördert wird. Indem sich das Mundende der Speiseröhre zunächst erweitert, werden die Nahrungspartikel angesogen und durch die sich anschließende Kontraktion nach hinten geschoben. Mittels der reusenartigen Fortsätze ihrer beständig auf und ab bewegten Gliedmaßen vermögen die Daphnien große Wassermengen durchzuseihen. Der Rückstand wird dabei stetig vor die Mandibeln geschafft und von diesen zu einem Brei zermahlen, der dann verschluckt wird. Selbstverständlich kommen nur kleinste Organismen als Nahrung in Betracht. „Die größten Organismen, welche von *Daphnia longispina* (*hyalina*) oder *cucullata* aufgenommen werden, sind etwa die kleineren *Scenedesmus*-Arten. Schon ein *Staurastrum*

gracile oder ein *Peridinium* ist viel zu groß, um den engen Oesophagus der Daphnien oder gar Bosminen zu passieren, und die in fortwährender Bewegung begriffenen runden Kauplatten der Mandibeln sind wohl imstande, kleinste Körperchen zu zermahlen, aber zum Zerbeißen größerer Algen nicht fähig.“ (Woltereck, 74.)

Auch Weismann (72), einer der besten Kenner der Daphniden, bemerkt, daß sich dieselben „ausschließlich von den im Wasser suspendierten kleinsten Partikelchen, zumeist von den Zerfallsprodukten toter tierischer und pflanzlicher Körper nähren. Sie können nicht ihre Nahrung packen und sind unfähig, z. B. größere Algenfäden anzufressen. Ihre Ernährung beruht lediglich auf dem Wasserstrom, der durch ihre Füße erzeugt wird und ihnen die Nahrungsteilchen nach dem Munde führt. Die blattförmigen Anhänge der Füße dienen dabei als Strudelorgane, der kammartige Borstenbesatz aber als Sieb. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß die Stetigkeit des erzeugten Strudels nicht bloß von der Bewegungsrichtung der strudelnden Beine, sondern ganz wesentlich von der seitlichen Begrenzung des Stromes durch die beiden Schalenwände bedingt wird, welche wie die Wände eines Kanales das Wasser in eine bestimmte Richtung zwingen. Wir finden deshalb auch nur bei solchen Daphniden sogenannte verkümmerte, auf den Rücken des Tieres beschränkte Schalen, welche vom Raube leben und nicht auf das Erzeugen eines Wasserstrudels angewiesen sind, sondern ihre lebende Beute packen können (*Leptodora, Bythotrephes, Polyphemus*).“ (Weismann.) *Leptodora* ist nach Lampert „ein vollendetes Raubtier. Geschützt durch ihre Durchsichtigkeit, lauert sie besonders Copepoden auf, die sie gewandt mit ihren Raubbeinen zu erfassen weiß“.

Knörrich (46) hat behauptet, „daß Daphnien (welche Arten?) bei eintretendem Nahrungsmangel auch einander aufzehren. Entweder werden, wie er sagt, die Körper der bereits Hungers gestorbenen Tiere von den Ueberlebenden vertilgt oder die schwächeren und jüngeren Individuen fallen den kräftigeren zum Opfer. In einem Gefäß mit reinem Wasser und nur geringen Spuren von Strohinfus blieben von ursprünglich vorhandenen 25 Daphnien nach 5 Tagen nur noch 5 Stück übrig, alle anderen waren allmählich dem Mangel an Nährstoffen und der Freßlust der noch am Leben gebliebenen kräftigeren Tiere erlegen.“ M. Wolff (73) hält es für wahrscheinlich, „daß die Ueberlebenden sich in der Nähe der Leichen zu schaffen machten ... weil dort von den sich relativ schnell zersetzenden Kadavern Fäulnisstoffe in Lösung gehen und Mikroorganismen sich entwickeln, deren Aufnahme durch die Kruster nichts im Wege steht“.

Auffallenderweise gibt es unter den meist freischwimmenden Cladoceren auch einige kriechende, schlammbewohnende Gattungen (*Ilyocryptus sordidus, acutifrons* und *agilis*, *Streblocerus serricaudatus*, *Acantholeberis curvirostris*, *Leydigia* u. a.), die nach Kurz (49) von Pflanzenabfällen leben, welche dem Schlamme beigemischt sind.

In der großen Mehrzahl der Fälle scheinen aber nur allerkleinste Lebewesen pflanzlichen und tierischen Charakters die Hauptmasse der natürlichen Nahrung der Cladoceren zu bilden. Es sind in neuerer Zeit, namentlich durch Lohmanns Untersuchungen, unsere Kenntnisse über die Zusammensetzung des Planktons wesentlich bereichert worden. „Er konnte durch Anwendung sehr dichter Filter und weiterhin durch Zentrifugieren von Seewasser nachweisen, daß ein ungeheurer Reichtum an kleinsten Organismen im Meere vorhanden ist, von denen man bis dahin fast gar nichts wußte“ (Woltereck). Woltereck (l. c.) hat dann gezeigt, daß auch im Süßwasser (Lunzer Untersee) eine große Anzahl solcher kleinster Lebensformen vorkommen. Neben winzigen Flagellaten und Ciliaten sind es namentlich kleine Heliozoen, nackte Chrysomonaden und Gymnodinien sowie Bakterien, welche dieses „Zentrifugenplankton“ bilden. „Vergeblich wird man es“, wie Ruttner (64) sagt, „versuchen, diese zarten Organismen auch

durch Filtration zu erhalten, sie gehen dabei spurlos oder bis auf unkenntliche Reste zugrunde." Die angestellten Zählungen haben ergeben, daß es sich um geradezu „ungeheure Mengen" solcher Lebewesen handelt, wobei noch zu bemerken ist, daß 1 ccm des Lunzer Sees mehr als doppelt so viel Flagellaten und Algen als Bakterienkeime enthält.

Wie vorsichtig man aber bei der Beurteilung der Ernährungsverhältnisse niederer Tiere sein muß, geht am besten aus der von WOLTERECK (74) mitgeteilten Beobachtung hervor, daß das Zooplankton (besonders *Daphnia longispina*) des Lunzer Obersees sich stets in einem besseren Ernährungszustand (Fettkörper, Eizahl) befand, als die gleichen Arten aus dem Lunzer Untereee, obschon der mit Netzen nachweisbare Phytoplanktongehalt des letzteren ein viel größerer ist als der des Obersees. Man hätte so, lediglich auf die Netzfänge gestützt, daran denken können, ob sich die Krebschen nicht etwa von gelösten organischen Stoffen nähren, zumal, wie gleich zu berichten sein wird, derartige Angaben aus neuester Zeit vorliegen und außerdem der Gehalt des Oberseewassers an gelösten organischen Substanzen tatsächlich größer ist. Da sich nun aber herausstellte, daß der Obersee, trotz eines spärlicheren Netzplanktons, ein reicheres Zentrifugenplankton enthält als der Untersee, welcher seinerseits zwar größere Mengen von Desmidiaceen, Peridineen usw. aufweist, aber einen geringeren Gehalt an jenen kleinsten, als Cladoceren-Nahrung in erster Linie wichtigen Organismen zeigt, so erscheint es wohl näherliegend, das bessere Gedeihen auf diesen Umstand zu beziehen.

W. OSTWALD (59a) fand *Hyalodaphnia* meist mit Diatomeen, nicht in gleichem Maße mit Schizophyceen vergesellschaftet und ist daher der Meinung, daß die Nahrung hauptsächlich aus den ersteren besteht. „Untersucht man den Darm lebender Tiere, so wird man ihn fast stets gelblich, grünlich, rosa oder violett, jedenfalls fast immer aber von einer reinen, etwas durchsichtigen Farbe finden, die wahrscheinlich das Resultat der Einwirkung der Verdauungssekrete auf den Diatomin genannten Farbstoff der Kieselalgen darstellt." Niemals fand er eine frisch gefangene Hyalodaphnie mit einem körnigen bräunlichen oder bläulichen Darminhalt, wie er für die Verdauungsprodukte von Cyanophyceen typisch ist.

WOLTERECK (l. c.) hat zahlreiche Kulturen von *Daphnia*, *Hyalodaphnia* und *Bosmina* gemacht und dieselben mit Algen verschiedener Größe gefüttert (es wurden vorzugsweise *Chlorella*-Reinkulturen auf Pepton-Traubenzucker-Agar verwendet, die in abgemessenen Mengen den in filtriertem, sterilisiertem und durchlüftetem reinen Wasser gehaltenen Tieren dargeboten wurden).

„Es zeigte sich, daß die Fütterungsresultate um so günstiger ausfielen, je kleiner die als Futter verwendeten Algen waren; zwar kann man auch mit Kulturen von *Scenedesmus*, *Rhaphidium* usw. die pelagischen Daphnien ernähren, aber viel besser gedeihen sie bei Fütterung mit kleinsten Palmellaceen, *Chlorella* u. dgl."

„Das bessere Gedeihen erkennt man sicherer noch als an der Fortpflanzung an der Pigmentierung und Körperform der Tiere; so kann man die hohen Helme der *Daphnia (Hyalodaphnia) cucullata* in Gefangenschaft nur durch solche naturgemäße Ernährung erzielen, bei jeder anderen Ernährung bleiben die Köpfe (auch in Warmkulturen) niedrig. Auch die charakteristische Färbung der verschiedenen Daphniden tritt nur bei Fütterung mit kleinsten Algen deutlich hervor; besonders ist dies wieder bei *Hyalodaphnia* der Fall, die bei völligem Wohlergehen einen leuchtend rot oder rotviolett gefärbten Fettstrang an der Bauchfläche zeigt, während die Schalen einen deutlich blauen Anflug aufweisen. Bei Fütterung mit Algen von der Größe eines *Scenedesmus* oder auch mit Bakterien geht die Bauchfärbung sogleich in Grün über und verschwindet die blaue Schalenfarbe. Auch die Färbung der Lunzer *Daphnia longispina* läßt sich nur durch Ernährung mit kleinsten, von keinem Netze zurückgehaltenen Algen in Gefangenschaft erzielen. Alle anderen Futtermittel (organischer Detritus, fein zerriebene tierische und pflanz-

liche Nährstoffe, Infusorien usw.) ergeben gar keine oder keine andauernden Resultate. Dagegen gedeihen bei Algennahrung *Daphnia longispina* seit $2^1/_2$, *Hyalodaphnia* und *Bosmina* seit $^3/_4$ Jahren auch in recht kleinen Kulturgefäßen, ohne bisher irgendeine Abnahme der Vitalität zu zeigen." (WOLTERECK.) Ich muß mich auf Grund aller dieser Erfahrungen durchaus der Ansicht WOLTERECKs anschließen, wenn er aus dem Befunde, „daß der Darmkanal frisch gefangener Cladoceren niemals eines körnigen Inhaltes entbehrt, in welchem sich vereinzelt Flagellaten, Diatomeen-Teile, Detritus-Fasern und Bakterien nachweisen lassen, und aus der niemals rastenden Bewegung der zum Nahrungserwerb (Filtrieren und Zermahlen) dienenden Gliedmaßen schließt, daß die Aufnahme gelöster Nährstoffe höchstens sekundäre Bedeutung haben kann". Ich kann diese Meinung auch in Hinblick auf einige neuere experimentelle Arbeiten und insbesondere die Darlegungen von PÜTTER nicht ändern.

KNÖRRICH (46) hat schon vor längerer Zeit versucht, Daphnien in einer künstlichen Nährlösung, als welche er ein aufgekochtes und mehrfach filtriertes Strohinfus benützte, zu züchten. Nach entsprechender Verdünnung betrug der Gehalt an organischen Stoffen im Liter etwa 250 mg. „In diese gelbliche, ziemlich klar durchsichtige Flüssigkeit wurden nach dem Erkalten 10 Daphnien gesetzt, die ... in ausgekochtem Wasser sorgfältig abgespült worden waren ... Nach 24 Stunden wurden die Daphnien wieder herausgefischt, abgespült und in eine neue, genau so zubereitete und sterilisierte Strohflüssigkeit gesetzt. Infolge dieses während 14 Tagen durchgeführten 24-stündigen Wechsels des Nährmediums wurden nicht nur die geringsten Spuren von sedimentären Stoffteilchen ausgeschlossen, sondern auch jegliche Entwicklung von Pilzen und Bakterien völlig inhibiert. Es standen daher den Daphnien nur die gelösten organischen Substanzen zur Verfügung, von denen sie sich auch genügend zu ernähren vermochten. Sie blieben nämlich nicht nur selbst am Leben, sondern erzeugten auch noch junge Tiere (allerdings nur in sehr geringer Zahl), welche ebenfalls in der täglich erneuerten Flüssigkeit zu leben und sich zu ernähren imstande waren und bald heranwuchsen."

PÜTTER hält diese Versuche für „so klar und zielbewußt durchgeführt und ihr Resultat für so eindeutig, daß die Tatsache der Ernährbarkeit von Daphnien durch Nährlösungen hiermit als experimentell bewiesen" gelten darf.

Nicht gleich günstig sind dieselben Versuche von anderer Seite beurteilt worden. M. WOLFF (73), der im übrigen ganz auf dem Standpunkt von PÜTTER steht, überzeugte sich durch Zentrifugieren eines nach KNÖRRICHs Vorschriften hergestellten Strohinfuses, daß noch erhebliche Mengen von feinstem Detritus darin enthalten waren, den er mit Erfolg an *Simocephalus* verfütterte. Er fand den Darm von Hungertieren sehr bald damit erfüllt. Aber nicht einmal die von KNÖRRICH beobachteten Tatsachen will WOLFF gelten lassen und glaubt, wie mir scheint, sehr mit gutem Grunde, daß jener das Opfer von Täuschungen geworden ist. Er weist darauf hin, daß „so raffiniert anaëroben" Versuchsbedingungen keine Daphnidenform Stand zu halten vermag und daß die Krebschen, wenn wirklich alles so vor sich gegangen wäre, wie es KNÖRRICH beschreibt, notwendig hätten ersticken müssen.

Was nun die eigenen mit großer Sorgfalt und tadelloser Technik angestellten Versuche von WOLFF betrifft, so kann ich leider auch in ihnen nicht einen völlig einwandfreien Beweis für die Richtigkeit der PÜTTERschen Lehre erblicken. WOLFF kam es darauf an, zu zeigen „daß jugendliche tierische Organismen nicht der Gegenwart geformter Nahrung im Wasser bedürfen, um es zu lebhaftem Stoffansatz zu bringen". Er brachte Weibchen von *Simocephalus vetulus* mit Sommereiern in kleine Versuchsaquarien, die durchschnittlich 30 ccm altes Aquariumwasser enthielten, von dem vorauszusetzen war, daß es hinreichende Mengen gelöster organischer Stoffe (organische Säuren und Huminstoffe), die als „Nährstoffe" in Betracht kommen sollen, enthält. Das Wasser wurde vorher durch

beste bakteriendichte Filterkerzen filtriert und war nach Ausweis der bakteriologischen Untersuchung vollkommen steril. Eine Infektion durch Mikroorganismen, welche mit den Versuchstieren hineingebracht werden, wurde durch täglichen Wasserwechsel nach Möglichkeit verhütet. Da sich die jungen Daphnien während mehr als 3 Wochen wiederholt gehäutet hatten und daher gewachsen waren, so schließt Wolff, daß „die Energiequelle für den Baustoffwechsel einzig und allein in den im Wasser gelöst enthaltenen komplexen C-Verbindungen gegeben gewesen sei“.

Es ist gegen diese Schlußfolgerung meiner Ansicht nach zweierlei einzuwenden. Erstlich erscheint es nach allen bisherigen Erfahrungen sicher, daß alle tierischen Organismen außer organischen C-Verbindungen auch organischen N, und zwar in Form von Eiweißkörpern oder solchen wenigstens nahestehenden Substanzen, brauchen. Es erhebt sich also die Frage: sind derartige Stoffe im Meer- und Süßwasser in ausreichender Menge gelöst enthalten? Das, was Pütter in seinem Buche hierüber mitteilt, ist wenig geeignet, die obwaltenden Zweifel in dieser Richtung zu beseitigen. Nach den vorliegenden Untersuchungen (von Natterer, sowie Gran und Nathanson) würde die Menge des (durch Oxydation mittels Permanganates) bestimmten „Albuminoid-Stickstoffs“ im Seewasser im Mittel pro Liter 0,126 mg betragen. Um was für Verbindungen es sich hier handelt, ist vorläufig überhaupt nicht zu sagen, aber es erscheint kaum glaublich, daß eine derart verdünnte „Nährlösung“ für die Ernährung wirklich ausreichend sein sollte. Daran wird auch nicht viel geändert, wenn in den (meist stärker verunreinigten) süßen Gewässern der Gehalt an organischem gebundenen N bis zu 1 mg pro Liter steigt, denn es ist auch dieser Wert noch verschwindend klein gegenüber den Konzentrationen jener Nährlösungen, aus welchen Parasiten und überhaupt Körperzellen ihren Bedarf decken. Es kommt aber außerdem in Frage, inwieweit bei diesen Analysen ungelöste Teilchen (Detritus) kleinster Planktonorganismen, die doch nicht wohl als „gelöste Substanzen“ gelten können, eine Rolle gespielt haben.

Auf alle Fälle erscheint es mir außerordentlich fragwürdig, ob man, abgesehen von Planktonorganismen oder Teilchen von solchen, das Recht hat, von „Albuminoid-Stickstoff“ (soll doch wohl heißen Eiweißstickstoff oder N von Aminosäuren) im See- oder Süßwasser überhaupt zu sprechen, und es schien mir vor allem notwendig, einen einwandfreien Beweis dafür zu liefern. Berücksichtigt man weiter, daß es sich um verhältnismäßig hoch organisierte Tiere handelt mit einem wohl entwickelten Verdauungsapparat und komplizierten Einrichtungen zur Aufnahme geformter Nahrung, und ferner, daß erfahrungsgemäß solche in Masse aufgenommen wird und daß jene Krebschen fast ununterbrochen „fressen“, so wird es schwer, zu glauben, daß diese Art der Ernährung nur von untergeordneter Bedeutung sein soll und daß sie sich aus einer so wenig ergiebigen „Nährlösung“ wie das umgebende Wasser beköstigen sollen. Aber auch bezüglich der C-Versorgung scheinen mir die Verhältnisse nicht besser zu liegen. Von den Huminsubstanzen ist es bekannt, daß sie auch von Pflanzen außerordentlich schlecht ausgenützt werden, und was die organischen Säuren betrifft, so sind tierische Zellen, soweit bis jetzt bekannt, nicht imstande, sie für ihren Baustoffwechsel zu verwerten; sie vermögen höchstens als Kraftquellen zu fungieren.

Immerhin wird man in Hinblick auf Wolffs Experimente die Möglichkeit einer Ernährung durch gelöste Substanzen nicht glatt von der Hand weisen können. Aber es steht diesen Versuchen noch ein zweiter Einwand entgegen. Schon Pütter wirft bei Besprechung der Untersuchungen von Knörrich die Frage auf, „ob nicht vielleicht Daphnien auch in nährstofffreiem Wasser, aus ihren Stoffdepots 14 Tage zu leben und je 2—3 Junge zu produzieren im stande wären, die rasch heranwachsen könnten“, hält aber eine solche Vermutung insbesondere für die wachsenden Jungen für „geradezu widersinnig“. Wolff stimmt dem durchaus zu

und hält es ebenfalls für ausgeschlossen, daß das Wachstum der jungen in filtriertem, sterilem Aquariumwasser gehaltenen Daphnien „auf den Verbrauch von Reservestoffen zurückgeführt werden kann“. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf Kontrollversuche mit Leitungswasser, welches sehr arm an gelösten organischen Stoffen war und in dem die Tiere nach längstens 12-tägigem Hunger sämtlich starben. Wenn aber in einem anderen Versuch, wo dem Leitungswasser ein *Elodea*-Zweig zugesetzt wurde, die eingesetzten Daphnien sich gut erhielten, wenn auch nicht ebensogut, wie in einem ebenso beschickten Gefäß mit unfiltriertem Aquariumwasser, so scheint mir dies in Hinblick auf „die reiche Algen- und Protozoenwelt“, die mit den Wasserpflanzen eingeführt wurde, doch eher für eine Ernährung mit geformter als mit gelöster Nahrung zu sprechen. An eine vom Nahrungsmangel unabhängige ungünstige Wirkung des Leitungswassers denkt ja Wolff selbst (l. c. p. 726). Es bleiben also als angeblich ganz eindeutig nur die Versuche mit filtriertem Aquariumwasser übrig.

Im Hinblick auf die große Bedeutung, welche die Ernährung durch Reservestoffe (Dotter, Fettkörper etc.) in den ersten Entwicklungsstadien so vieler Tiere (es sei nur an die Arachniden, viele Würmer und gerade auch die Crustaceen erinnert) tatsächlich besitzt, kann ich mich ohne triftigere Beweise, als die Behauptung, es könne nicht so sein, nicht entschließen, den Argumentationen Pütters und Wolffs entscheidende Bedeutung beizumessen. Beide sprechen von Wachstum, und es gelten ihnen die wiederholten Häutungen als dafür beweisend. Nirgends findet sich aber der Nachweis, ob der Größenzunahme auch eine Massenzunahme entsprochen hat. Wägungen und Bestimmung der Trockensubstanz der Versuchstiere wären unbedingt erforderlich gewesen.

Es müssen hier auch noch Versuche von W. Ostwald (59a) Erwähnung finden, aus welchen sich, wie mir scheint, sehr klar ergibt, daß Daphnien auf geformte Nahrung angewiesen sind. Er brachte Exemplare von *Hyalodaphnia* in Gefäße welche mit sorgfältig filtriertem Wasser ihres normalen Standortes gefüllt waren. Es gelang, die Tiere zunächst einige Tage am Leben zu erhalten, resp. ihre parthenogenetischen Eier im Brutraum sich weiter entwickeln zu lassen. Dann aber starben sie ab, und es liegt nahe, dies auf Futtermangel zu beziehen. Er versuchte daher sie mit limnetischen Pflanzen, welche in einer Reibschale zerrieben und tropfenweise den Versuchsgläsern zugesetzt wurden, zu ernähren. „Der Versuch gelang vortrefflich mit zerriebenen Diatomeen (*Fragilaria, Melosira* u. a.), mißglückte aber durchaus mit Cyanophyceen (*Aphanizomenon, Anabaena* u. a.) . . . Allerdings nahm der Darminhalt der auf diese Weise gefütterten Hyalodaphnien nicht die normale schöne reine Färbung an, sondern zeigte meist einen hellen, gelblich- bis grünlichgrauen Ton; doch war die Nahrungsaufnahme sicher, insbesondere bei den im Versuchsglas geborenen Individuen zu konstatieren.“ Es gelang so, einzelne Hyalodaphnien nicht nur wochenlang am Leben zu erhalten, sondern auch mehrfach Junge zu züchten. (Ein Exemplar erzeugte während 5 Wochen in etwa 9 Würfen gegen 50 Eier!)

Auch Bakterien werden von Daphnien gern verzehrt (*D. pulex-pennata*). Bei Züchtungsversuchen in höherer Temperatur bildeten sich oft „ungeheure Kolonien von Bakterien, die in Gestalt von ziemlich dicken, beim Zusammenschieben weiß aussehenden Häuten, besonders an der Oberfläche des Wasserspiegels vegetierten. Wie sich Ostwald durch Herausnehmen jeglicher höherer Pflanzen oder von solchen stammender Teile sowie durch Untersuchung des oft gleichmäßig blaßgrau gefärbten Darmes überzeugte, genügten auch diese selbsttätig sich bildenden Kulturen vollständig zur Ernährung der Krebse.“

Für die Beurteilung der ganzen Frage scheinen mir endlich auch gewisse Beobachtungen von Weismann (72) über die Entwicklungsbedingungen von Sommereiern und Embryonen von Daphniden nicht ohne Belang. Die Eier gelangen bei den Daphniden in einen zwischen den Schalen dorsal gelegenen „Brutraum“, in dem

sie bis zum Ausschlüpfen verbleiben (Fig. 167). „Sommereier von *Bythotrephes* sind ungemein klein; frisch in den Brutraum übergetreten, maßen sie 0,099 mm im langen, 0,082 mm im kurzen Durchmesser. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen maßen die Embryonen desselben Weibchens in der zusammengekrümmten Lage, die sie im Brutraum einnehmen, 0,99 mm in der Länge und 0,49 mm in der Dicke; sie waren also um das 10-fache in der Länge und das 6-fache in der Dicke gewachsen, und dabei sind weder die Extremitäten, noch der Schwanz mitgerechnet. Das Auge des Embryo war fast genau doppelt so groß, als das Ei, aus welchem sich der ganze Embryo entwickelt hatte.“ Die Embryonen erreichen hier eine Größe, welche der des Muttertieres nicht sehr bedeutend nachsteht. Ein so kolossales Wachstum wäre nicht möglich, wenn nicht das Ei eine reiche Zufuhr von Nahrung bezöge, es muß also der Brutraum mit einer ernährenden Flüssigkeit gefüllt sein, deren feste Bestandteile sich vom Blute der Mutter aus stets wiederersetzen, ja man darf weiter gehen und schon aus den erwähnten Größendifferenzen den Schluß ableiten: das Fruchtwasser muß in seiner Zusammensetzung und nährenden Kraft dem Blute gleichkommen oder dasselbe übertreffen.“ (WEISMANN.) Wenn

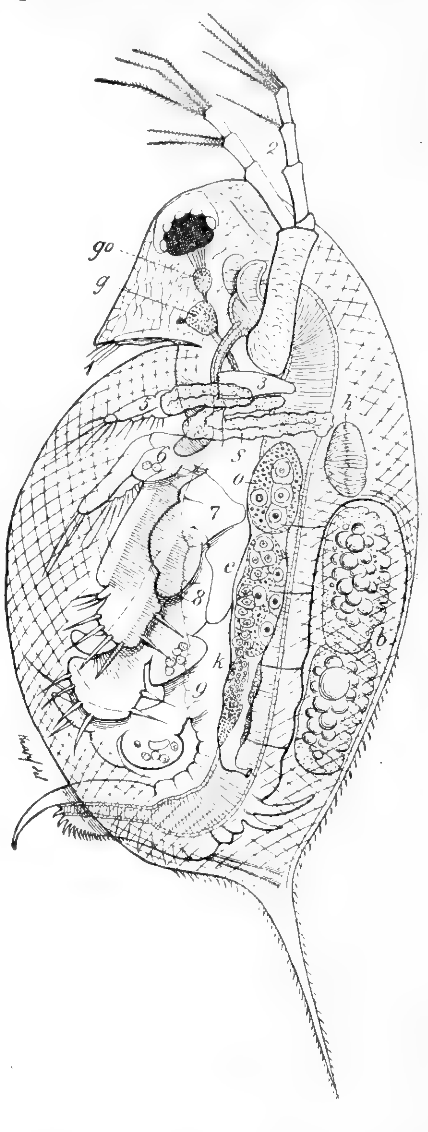


Fig. 167. *Daphnia pulex*. *go* Ganglion opticum, darüber Opticus und zusammengesetztes Auge, *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *s* Schalendrüse, *h* Herz, *o* Ovar, *e* Eianlagen, *k* Keimstätte. Die Eianlagen lösen sich aus der Keimstätte ab, bilden bei *e* Gruppen von 4 Zellen, aus diesen entsteht 1 Ei (*o*) mit 3 abortiven Eiern; das wachsende Ei mit seinen 3 abortiven Eizellen (Dotterzellen) rückt (wiederum bei *e*) rückwärts, um in den Brutraum zu gelangen. *b* Brutraum mit Embryonen. *1* vordere, *2* hintere (Ruder-) Antenne, *3* Mandibel (Maxille 4 ist rudimentär und nicht sichtbar), *5*—*9* die 5 Beinpaare (nach R. HERTWIG).

nun auch bei anderen Daphniden das Wachstum im Brutraum nicht ein gleich beträchtliches ist, so ändert das nichts an jener Schlußfolgerung. Es kommt dazu, daß bei Arten mit dotterarmen Eiern besondere anatomische Einrichtungen getroffen sind, um dem Fruchtwasser nährende Bestandteile zuzuführen (ein besonderer „Nährboden“), und nach Art einer Drüse fungieren, die ein außerordentlich eiweißreiches Sekret produziert. Nun ist es sehr beachtenswert, daß die Eier und Embryonen vor dem Ausschlüpfen aus dem Brutraum gegen das umgebende Wasser sehr empfindlich sind und in Berührung mit diesem immer rasch absterben. Offenbar sind sie einer sehr konzentrierten

Nährlösung angepaßt und unfähig, eine größere Verdünnung derselben oder gar die Berührung mit reinem Wasser zu ertragen. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen erlangen sie die erforderliche Widerstandsfähigkeit. Das heißt doch wohl nichts anderes, als daß ihr Vermögen, Wasser und darin gelöste organische Bestandteile durch die natürliche Oberfläche eintreten zu lassen, erlischt, sobald sie zum Austritt reif sind. Es erscheint daher wenig wahrscheinlich, daß sie auch nach der „Geburt“ sich von solchen ernähren und noch dazu unter Vermittelung einer „Nährlösung“, welche, wenn überhaupt, so doch unendlich viel weniger brauchbare gelöste Substanzen enthält, als das „Fruchtwasser“. Die Tiere erscheinen nach ihrem Austritt aus dem Brutraum geradezu geschützt gegen die Aufnahme gelöster Nahrung. Auch darf nicht unerwähnt bleiben, daß bei den Daphniden Vorrichtungen entwickelt sind, um die Bruthöhle „nahezu hermetisch gegen das umgebende Wasser abzuschließen und so eine Verdünnung des Fruchtwassers, resp. einen Verlust desselben zu verhindern“.

Es finden sich übrigens in der zitierten Arbeit von Weismann noch eine Menge Einzelheiten, die für die vorliegende Frage von größtem Interesse sind, auf die ich aber, als außerhalb des Rahmens dieser Darstellung stehend, nicht näher eingehen kann.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen niederer Krebse sind die meist schlammbewohnenden Ostracoden (Muschelkrebse) vorwiegend Aasfresser und üben so eine Art Wasserpolizei aus. An den Leichen größerer Tiere pflegen sie sich massenhaft anzusammeln, und ebenso sorgen sie auch für die Verwertung der unzähligen kleinen Leichen, die in den Wasserbecken stets sich finden. Es ist aber wohl anzunehmen, daß sie auch verwesende pflanzliche Stoffe nicht verschmähen, und einzelne Arten ziehen überhaupt vegetabilische Kost vor, denn Vavra fand in dem Verdauungskanal einiger Arten oft Schalen von Diatomeen und Algenreste (Lampert). Im übrigen verfügen die Ostracoden über einen sehr entwickelten Kauapparat, sowie über einen Kaumagen (vgl. Zenker, 75).

Bezüglich der Ernährung der Branchiopoden sind die Angaben nicht gleichlautend. Nach Lampert (50) lebt *Apus* besonders von *Branchipus*, der meist mit ihm den gleichen Tümpel bewohnt, doch soll er auch Karpfenbrut angreifen. *Branchipus* und *Artemia* finden ihre Nahrung in pflanzlicher Materie, besonders ungepanzerten Algen, die in dichter bräunlicher Masse den Darm füllen. Die Estheriden, welche den Schlamm aufwühlen, entnehmen wohl, gleich den Larven der Branchiopoden, welche das gleiche tun, diesem die in ihm enthaltenen organischen Bestandteile als Nahrung.“ (Lampert.)

Nach Joh. Frenzel (28a) besteht der Darminhalt der Artemien wie auch ähnlich lebender Krebse (*Branchipus, Apus*) hauptsächlich aus „Schlamm“, d. h. aus zahlreichen Partikelchen mineralischer Stoffe wie Sandkörnchen etc., untermischt mit den Resten organischer, verwesender Bestandteile, die aber großenteils morphologisch nicht mehr unzweideutig nachweisbar sind. „Während indessen *Apus* sich fast ausschließlich am Boden aufhält und demzufolge einzig auf Schlammnahrung angewiesen ist, so lebt doch die mehr frei schwimmende *Artemia* auch von allen den Substanzen, welche im Wasser flottieren, verschmäht auch Bakterien usw. nicht. Ob sie ganz ohne Schlammnahrung bestehen kann, ist schwer zu sagen; denn obgleich Frenzel Artemien längere Zeit in Gläsern hielt, welche mit klarem Salinenwasser gefüllt waren, so waren doch darin immer zahlreiche Schlammpartikelchen suspendiert, welche sich allmählich zu Boden senkten.

Auch fanden sich im Darm dieser Artemien stets Sandkörnchen usw. in großer Menge vor.“ (J. FRENZEL.)

„Die Nahrung all dieser Krebschen muß eine sehr kärgliche sein; denn ganz gewöhnlich erscheint der Darm so angefüllt mit jenen anorganischen Stoffen, daß zwischen diesen nur wenig von verdaubaren vorhanden sein kann, und es erscheint schwer begreiflich, wie diese Tiere dabei bestehen und sich entwickeln können. Man könnte nun auch annehmen, daß die Artemien wenig verwöhnt seien und lange fasten könnten. Doch ist dem nicht so.“ Als FRENZEL frisch eingelieferte Artemien in filtriertes Salinenwasser gesetzt hatte, lebten sie bei einer Temperatur von 18° C nicht viel länger als 36 Stunden, obschon für Luftzufuhr und Wechselung des Wassers gesorgt war. „Bei diesen verhungerten Tieren fand sich die vordere Hälfte des Darmtraktus völlig leer, während der im Schwanz gelegene Teil desselben noch einige Speisereste führte. Die Artemien sind also offenbar auf eine energische Zufuhr von Speise angewiesen, wenngleich oder vielleicht gerade deshalb, weil diese nur wenig Verdaubares enthält.“ (J. FRENZEL.) Auch bei den Copepoden, Cladoceren etc. wäre es nach demselben Autor nicht anders, obschon man in dem Darmkanal vielfach auch Pflanzenpartikel antrifft. Da man bei der *Artemia* außer den Erdstückchen etc. keine geformten Bestandteile im Darm erkennen kann, so ist es vorderhand gar nicht zu entscheiden, ob sie mehr von animalischen oder vegetabilischen Stoffen leben. „Daran nur können wir festhalten, daß diese wie jene mehr oder weniger verwest und zersetzt sein müssen.“ (J. FRENZEL.)

Ueber die Nahrungsaufnahme der im erwachsenen Zustande festsitzenden und vom gewöhnlichen Typus der Crustaceen so weit abweichendem Cirripedien (Rankenfüßer) verdanken wir GRUVEL (33) einige Angaben. Er fand *Lepas anatifera* für die Beobachtung sehr geeignet. Die Nahrung der äußerst gefräßigen Cirripedien besteht in kleinen Crustaceen, hauptsächlich Copepoden. Sie machen zunächst wenig Unterschied zwischen brauchbarem und unverdaulichem Material. Erst wenn die aufgenommenen Substanzen bis zum Pharynx gelangt sind, wird eine Unterscheidung getroffen und Unverdauliches wieder ausgeworfen. Im ruhenden Wasser sieht man die Ranken in regelmäßigem Rhythmus aus der Schale ausgestreckt und wieder eingezogen werden. In dem Augenblick, wo ein kleiner fester Körper mit einer derselben in Berührung kommt, rollt sie sich sofort auf, wobei jener in dem Haarfilz der Innenseite gefangen bleibt und mit der ganzen Ranke dem Munde zugeführt wird, worauf sich dieselbe sofort wieder ausstreckt. Der Vorgang erinnert nach GRUVEL an das Einführen und Zurückziehen eines Fingers in den Mund, wobei etwa anhaftende Teile mit den Lippen abgestreift werden. *Lepas* ergreift unter Umständen Körper, die an Größe hinter dem Tiere selbst kaum zurückbleiben, und hält dieselben mit den Cirren außerordentlich fest. Den eigentlichen Kauakt beschreibt GRUVEL sehr eingehend, es sind daran zunächst die Mandibeln beteiligt, durch die schon eine sehr weitgehende Zerkleinerung der Nahrungsmasse bewirkt wird. Die Maxillen vollenden dann die mechanische Bearbeitung der in den zähen Speichel eingehüllten Partikel, die von den Unterlippentastern immer wieder zwischen die Kiefer geschoben werden.

2. Die Malakostraken.

Die meisten höheren Krebse sind ausgeprägte Fleischfresser und bisweilen, wie z. B. die Squilliden, richtige Raubtiere. Manche bevorzugen allerdings Tierleichen, so unter anderen viele im Meer lebenden Isopoden (*Cymothoa*, *Anilocra*, *Gyge*, *Ione*, *Cirolana*). *Cirolana* lebt nach Frenzel von toten Fischen, während *Cymothoa* und *Anilocra* auch lebende Fische anfallen. *Gyge* und *Ione* schmarotzen in der Kiemenhöhle von Garnelen.

Es gibt aber unter den Isopoden auch eine ganze Anzahl ausschließlich oder vorwiegend phytophager Gattungen. Die Idotheen (*Amphithoe podoceroides*) sowie die Süßwasser- und Landasseln seien hier in erster Linie genannt.

Die Amphipoden (Gammariden) leben hauptsächlich von tierischen, in Zersetzung übergehenden Stoffen und sind als Aasvertilger von großer Bedeutung. So werden in den hochnordischen Meeren tote Delphine und Wale, welche, der allmählichen Fäulnis überlassen, das Wasser in weitem Umkreis verpesten, in kurzer Zeit von Millionen Flohkrebsen rein skelettiert. Doch gibt es unter ihnen auch Pflanzenfresser, und es verzehrt beispielsweise unser *Gammarus pulex* das Parenchym der im Herbst in die von ihm bewohnten Gewässer gefallenen Blätter. Pütter (62) führt dann noch *Gammarus locusta* und *Orchestia litorea* an, in deren Darm sich meist Teile größerer Pflanzen in verschiedensten Graden des Zerfalles vorfinden (Seegras-, Ulven-, Florideenstücke und Fadenalgen). Daneben fehlen auch Reste größerer tierischer Nahrung nicht.

Die Caprelliden, die fast sämtlich auf toten oder lebenden Substraten angeklammert vorkommen (Algen, Bryozoen, Steinen, Ascidien etc.), sind in ihrer Nahrung nicht sehr wählerisch. Nach Gamroth ernährt sich *C. aequilibra* vorwiegend von Bryozoenlarven, dann aber vielleicht auch noch von den Bryozoen selbst und den zwischen ihnen angesiedelten Hydroïdpolypen. Haller (34) fand den Darmtraktus im hinteren Abschnitt zuweilen vollgepfropft mit den harten Skeletten der Bryozoen und glaubte, daß diese ihre ausschließliche Nahrung ausmachen. „Sie scheinen somit“, sagt er, „auf den Bryozoenkolonien recht eigentlich eine halb oder ganz parasitische Lebensweise zu führen ... Wir treffen hier die gewiß seltenen Beispiele im Tierreich vereinigt, daß sich ein Parasit auf Kosten einer ganzen Kolonie von Individuen ernährt und daß der Schmarotzer unendlich viel größer erscheint als das einzelne Wohntier.“ Von da ab wurden die Caprelliden einfach als Parasiten bezeichnet. Mit Recht hebt P. Mayer (54) hervor, daß bei weitem nicht alle Caprelliden auf Bryozoen leben, und ferner, „daß sie sich gleich den meisten anderen Tieren schlecht und recht durch Raub vorwärts zu helfen wissen. Man sieht z. B. *C. aequilibra* und *acutifrons* fressen: junge Caprellen, kleine Würmer, Köpfe von Turbellarien, Copepoden, kleine Amphipoden, allerlei halbfaule Reste von Tieren aus dem Detritus u. a. m. Ferner findet man im Darm außer Sandpartikelchen sehr viele Diatomeenschalen (*Navicula*), Chitinskelette von kleinen Krustern, oft schon im Munddarm rein ausgesogen, dagegen keine erkennbaren Reste von Bryozoen. Sonach sind die Caprelliden geradezu als Räuber zu bezeichnen.“ (P. Mayer.) „Größere Tiere werden mit der großen Greifhand unter höchst energischen Bewegungen gepackt und zerrissen. Hierbei wird viel-

leicht das Sekret der Giftdrüsen in ihnen die Beute lähmen oder gar töten. Dann aber hat auch das so häufige Putzen der Fühler zwischen den zusammengelegten Maxillarfüßen und dem ersten Beinpaar, da oft damit Bewegungen der eigentlichen Kauwerkzeuge verbunden sind, wohl den Zweck, die dort zufällig haftenden oder umherkriechenden kleineren Tiere in den Bereich des Mundes zu bringen. Die Nahrung gelangt schon in stark zerkleinertem Zustande in die Speiseröhre und wird mittels ihrer kräftigen Muskulatur durch sie hindurch in den Kaumagen gezwängt, um dort weiter zerrieben und wohl auch durchgesiebt zu werden.“ (P. MAYER.)

Von einer schlammfressenden Süßwassergarnele (*Atyoida Potimirim*) hat FRITZ MÜLLER (57) berichtet, und es verlohnt sich, auf die sehr merkwürdigen Einrichtungen für diese Art der Ernährung noch etwas näher einzugehen. Die Scheren des 1. und 2. Fußpaares, welche diesem kleinen Krebs hauptsächlich zur Nahrungsaufnahme dienen, sind in ganzer Länge gespalten und höchst beweglich in den tief ausgekehlten Vorderarm eingelenkt (Fig. 168). Am letzten Drittel beider Finger steht ein dichter Besatz sehr langer Borsten. Ist die Schere geschlossen, so neigen alle Borsten in einem langen spitzen Pinsel zusammen, dagegen bieten sie beim lebenden fressenden Tier ein fesselndes Schauspiel. Die Nahrung besteht besonders aus dem feinen Schlamm, der sich an Wasserpflanzen absetzt und reich ist an winzigen Lebewesen, wie an verwesenden tierischen und pflanzlichen Stoffen. Oeffnet sich die Schere, so breiten sich die Borsten des Pinsels in eine Ebene aus, stellen sich fast senkrecht zum Rande der Finger und bilden so zwei sehr breite Fächer, die eine Menge feiner, von den Blättern abgefegter Schlammteilchen zwischen sich nehmen können; mit dem Schließen der Schere schließen sich auch die Borsten von allen Seiten wieder zusammen und ballen so die gewonnene Nahrung in einen Bissen, der dem Munde zugeführt oder richtiger in den Mund geschleudert wird, so rasch, kaum dem Auge verfolgbar, sind alle Bewegungen. Kaum ist ein Bissen verschluckt, so kommt schon eine zweite, eine dritte Hand mit neuer Ladung. Namentlich wenn die Tiere von dem weichen Schlamm des Bodens fressen, wo sie nur frisch zuzugreifen brauchen, wirbeln die 4 Hände in ruheloser Hast durcheinander. Die innersten Borsten der Finger sind bedeutend kürzer und steifer als die äußeren; letztere sind einfach, erstere kammartig gezähnt; sie befähigen die Finger, von zarten Wurzeln oder Stengeln, die sie zwischen sich nehmen, den Schlamm abzustreifen. „Recht hübsch sieht es auch aus, wenn das Tier sozusagen auf der Lauer liegt, um feine, im Wasser schwebende Nahrungsteilchen zu erhaschen, welche ihm durch die äußeren Aeste der mittleren und hinteren Kieferfüße zugestrudelt werden. Die Scheren, etwa in rechtem Winkel geöffnet, hängen dann vom Vorderarm nach unten, und alle 4 bilden eine einzige Querreihe, da das zweite weiter nach hinten eingelenkte Fußpaar länger ist als das erste; bei der großen Breite, die jede einzelne Schere durch die langen, seitlich ausgespreizten Borsten erhält, überwachen sie einen recht ansehnlichen Raum. Bald sieht man die eine, bald die andere Schere sich schließen und zum Munde fahren.“ (FRITZ MÜLLER.)



Fig. 168. *Atyoida Potimirim.* Vorderarm und Schere vom 1. Fußpaar (nach FRITZ MÜLLER).

Die Schizopoden (Mysiden) scheinen sich nach GELDERD (29a) ausschließlich von Diatomeen und Algen (planktonisch) zu ernähren. VAN BENEDEN gibt zwar an, daß er im Darmkanal von *Mysis* auch Reste kleiner Crustaceen gefunden habe, doch konnte dies GELDERD nicht bestätigen. Auch unser Flußkrebs ist in der Auswahl seiner Nahrung keineswegs wählerisch; die sehr verbreitete Meinung, daß er

vorwiegend Aasfresser sei, entspricht nach Dröscher (24) nicht den Tatsachen. Wohl frißt der Krebs abgestorbene Wassertiere, solange deren Fleisch noch ziemlich frisch und nicht stark angefault ist, an wirkliches Aas aber geht er nur im allergrößten Notfall. Gelegentlich soll der Krebs auch Pflanzen nehmen und besonders Characeen bevorzugen. Zumeist sind es aber kleinere Wassertiere (Insektenlarven, Würmer, Mollusken), die ihm zum Opfer fallen, obschon er auch Tritonen, Frösche und Fische angreift, ja selbst seine eigenen Artgenossen nicht verschont. (Lampert, Pagenstecher.) Dearborne (21) fütterte Flußkrebse in Gefangenschaft mit stark blutigem Fleisch, Froschleber, Froschmuskeln oder auch „künstlichen Würmern" aus frischem Fibrin, die gierig verzehrt wurden. Nach Huxley verschmäht der Krebs überhaupt wenig Eßbares ... Schnecken werden mit der Schale aufgefressen; die abgeworfenen Häute anderer Krebse müssen den Kalk liefern, und selbst die schutzlosen oder schwächlicheren Mitglieder der Familie werden nicht verschont.

Auch die meerbewohnenden Krabben sind im allgemeinen Fleischfresser und zum Teil äußerst räuberisch. In Brehms Tierleben findet man eine sehr ergötzliche Schilderung der Jagd einer Krabbe auf kleine Amphipoden (Sandhüpfer), die zeigt, wie geschickt und scheinbar bedacht diese Tiere ihre Beute verfolgen und angreifen, und v. Uexküll (Leitfaden für das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere, 1905, p. 117) erzählt einen weiteren hierhergehörigen Fall. Er legte unter eine große Actinie ein kleines Stück Fischfleisch so nahe dem Stamme, daß die Tentakel es nicht erreichen konnten. „Ein ins Bassin gesetzter *Carcinus* eilte, sobald er Witterung empfangen, auf die Actinie los, an der er sich bei jeder Berührung verbrannte. Von allen Seiten und immer wieder wiederholte die Krabbe den Angriff. Immer verwehrten ihm die nesselnden Schläuche den Weg. Da änderte die Krabbe ihre Angriffsweise; anstatt einfach darauf los zu rennen, kniff sie mit ihren Scheren nach den Tentakeln, diese verkürzten sich und das Fleischstückchen war freigegeben. Schnell wurde es erwischt und davongetragen." Doch gibt es auch unter den Krabben Vegetarier: so berichtet Fritz Müller, daß eine der Gattung *Gelasimus* angehörige Form mit großer Behendigkeit auf die Manglebüsche bis in das dünnste Gezweige hinaufklettert, um die Blätter zu benagen, und noch merkwürdiger ist es, daß *Birgus latro*, der Palmendieb, sich hauptsächlich von Kokosnüssen ernährt, die er mit großer Geschicklichkeit zu öffnen versteht.

„Sein vorderes Beinpaar endigt in sehr starken, schweren Scheren, das vierte ist mit schwächeren und viel schmäleren ausgerüstet. Auf den ersten Blick möchte man es nicht für möglich halten, daß eine Krabbe eine mit der äußeren Haut noch bedeckte Kokosnuß öffnen könne." ... Wie Darwin, dem ich dies entnehme, berichtet wurde, „beginnt der Krebs damit, die äußere Haut Faser für Faser abzuziehen, wobei er allemal bei dem Ende beginnt, unter welchem sich die drei Keimlöcher befinden; ist dies vollendet, dann fängt die Krabbe an, mit ihren schweren Scheren auf die Decke von einem der Keimlöcher loszuhämmern, bis sie eine Oeffnung zuwege gebracht hat. Dann dreht sie ihren Körper herum und zieht mit Hilfe ihrer hinteren Scheren die weiße albuminöse Substanz heraus."

Pütter nimmt keinen Anstand, auch für die höheren Krebse (Malacostraken) wenigstens zum Teil eine Ernährung durch gelöste organische Substanzen vorauszusetzen, indem er einerseits darauf hinweist, daß namentlich die „Planktonzehrer" im Sinne von Rauschenplat (Balaniden und Mysiden) angeblich nur

ungenügend geformte Nahrung aufnehmen. „In ihrem Darm finden sich, meist neben viel Sand, nur Diatomeen, Peridineen und eventuell Reste von Copepoden oder Nauplien, auch Rotatorien. Sie alle sind äußerst winzige Nahrungsbrocken ... und dazu häufig nur in geringer Menge vorhanden.“ (PÜTTER.) Wenn diese Argumente allein ausschlaggebend wären, dann könnte man, meine ich, mit gleichem Rechte auch für die Waltiere eine Ernährung durch gelöste organische Substanzen des Meerwassers annehmen. Die Skepsis, welche PÜTTER zugunsten seiner Auffassung äußert, möchte ich eher in bezug auf diese geltend machen.

PÜTTER weist dann auch auf das eigentümliche Zusammenleben gewisser Krebse mit Schwämmen (Spongien) hin, welches sich in manchen Fällen so gestaltet, daß die Krebse anscheinend von filtriertem Wasser leben. „Die Genera *Trypton* und *Alpheus* leben in dem Hohlraum, den das Innere von *Axinella* bietet. Die Oscula, durch die dieser Raum sich nach außen öffnet, sind viel zu klein, als daß die Krebse in dem ausgewachsenen Zustande, in dem man sie häufig antrifft, durch sie hindurch könnten, sie sind in Jugendstadien eingewandert, hier gewachsen und verbringen ihr ganzes Leben in diesem Gefängnis. Woher stammt ihre Nahrung? Das Wasser, das sie erhalten, hat das System der Kanälchen und Geißelkammern des Schwammes passiert, Kanälchen von 1 μ Durchmesser, durch die höchstens Bakterien durchgehen könnten. Man darf die Filterwirkung einer zentimeterdicken Schicht von Schwammsubstanz als eine mindestens ebenso vollständige ansehen wie die eines guten Filtrierpapiers. Die Krebse leben also in filtriertem Wasser, das sich von dem Seewasser dadurch unterscheidet, daß es die Stoffwechselendprodukte des Schwammes enthält. Für *Suberites* sind organische Säuren sowie ein ungesättigter Kohlenwasserstoff als Endprodukte erwiesen, um sie ist das Wasser nach Passieren des Schwammes bereichert, und für andere Schwämme ist wohl eine Generalisierung dieser Erfahrungen erlaubt. Wenn sich also nachweisen läßt, daß *Trypton* und *Alpheus* in gewöhnlichem filtrierten Seewasser nicht ohne Stoffverlust dauernd leben können, so wäre durch die biologische Beobachtung erwiesen, daß die (gelösten) Endprodukte des Stoffwechsels der Schwämme in Verbindung mit den gelösten organischen Verbindungen des Seewassers geeignet sind, Stoffgleichgewicht, ja Wachstum zu bewirken.“ Ich glaube, daß diese Argumentation auf sehr schwachen Füßen steht, denn, soweit ich sehen kann, sind die biologischen Verhältnisse der erwähnten Krebse noch so wenig studiert, daß es nicht angeht, ihre Lebensweise in dieser Richtung zu deuten.

Bei der ganz vorwiegend animalischen Nahrung der höheren Crustaceen erscheint der große Aufwand von zerkleinernden Vorrichtungen (Kauwerkzeugen), welche nicht nur den Mund umstellen, sondern auch noch im „Kaumagen“ des Vorderdarmes entwickelt sind, eigentlich auffallend, wird aber verständlich, wenn man berücksichtigt, daß in den Mitteldarm nur sehr kleine Stückchen eintreten können, was bei der Zähigkeit frischen Fleisches immerhin einen recht leistungsfähigen mechanischen Apparat voraussetzt.

„Der Kopf trägt bei allen Krebsen 5 Paare von Gliedmaßen, welche in der Reihenfolge von vorn nach hinten als vordere und hintere Antennen, Mandibeln, vordere Maxillen und hintere Maxillen bezeichnet werden“ (LANG). Während die Antennen hauptsächlich als Sinnesorgane (Spür- oder Riechantennen) fungieren, beginnen mit den Mandibeln die eigentlichen Kauwerkzeuge. Sie sind ursprünglich typische Spaltfüße, die aber durch Uebernahme der Kautätigkeit in mannigfacher Weise umgestaltet erscheinen, indem sich das Basalglied zu einem sehr verschieden gebildeten, harten, an der dem Munde zugekehrten Seite häufig bezahnten Kauteil umbildet (Fig. 169). Als wesentlich schwächere Hilfsvorrichtungen fungieren die vorderen und hinteren Maxillen. Im übrigen

darf hinsichtlich der vergleichend-anatomischen Details auf das Lehrbuch von Lang verwiesen werden.

Das Ergreifen der Nahrung und deren Bearbeitung durch die äußeren Kauwerkzeuge hat Stamati (66 b) am ausführlichsten beim Flußkrebs geschildert. Ein

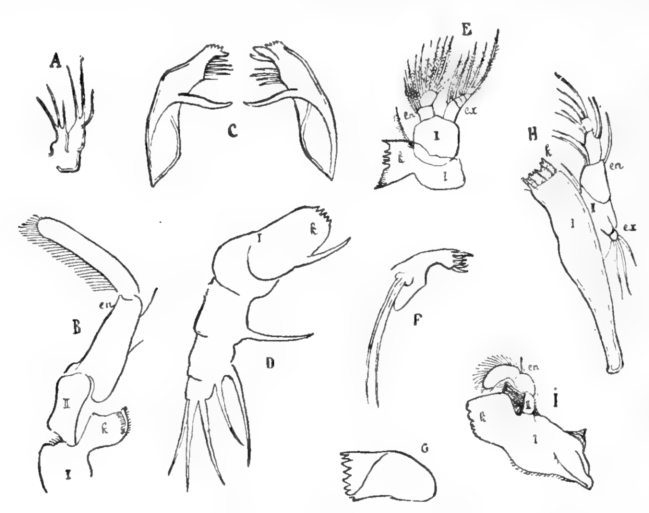


Fig. 169. Mandibel verschiedener Krebse. A *Lucifer*, Nauplius. B *Nebalia* ♀. C *Campylaspis nodulosa*, Cumacee. D 0,8 mm Larve von *Branchipus*. E *Notodelphys Allmannii*. F *Cyclops tenuicornis*. G *Apus lucasanus*. H *Xestoleberis aurantia*, Cytheride, Ostracode. i *Astacus fluviatilis*. I proximales, II distales Glied der Protopoditen, *ex* Exopodit, *en* Endopodit (Taster), *k* Kaustück, Kaulade (aus Lang).

Stückchen Fleisch, welches man einem hungrigen Krebs darreicht, wird mit einer oder beiden Scheren ergriffen und alsbald zwischen die Mandibeln und Maxillen geschoben, um hier weiter bearbeitet zu werden. „L'animal comprime l'aliment entre les deux maxillipèdes, le saisit avec ses mandibules et, par un mouvement vertical des premières, attire l'aliment, comme le ferait un laminoir, de sorte que ce dernier finit, pour ainsi dire, par se réduire en un petit cordon maintenu entre ces organes (mandibules et maxillipèdes). Les maxillipèdes se trouvant dans cette position sont écartés et portés de nouveau vers le haut, pour comprimer l'aliment, puis il y a un nouveau tiraillement et ainsi de suite. Il est à remarquer, que l'aliment en question se trouve comprimé, d'une part, entre les dents et les tubercules des mandibules et, d'autre part, entre les dents, que présente le bord interne des deux maxillipèdes, de sorte que ces organes ne sauraient glisser de haut en bas sans l'arracher et le déchirer."

Eröffnet man bei einem Krebs den Cardiateil des Magens, so sieht man, daß die Einmündungsstelle des Oesophagus rhythmisch sich verengt und wieder erweitert, und konstatiert außerdem, daß die Form, unter welcher das Fleisch in den Kaumagen gelangt, die eines langen Fadens ist. Plateau machte ganz entsprechende Beobachtungen an *Carcinus maenas*. Es ergibt sich hieraus, daß die äußeren Mundteile nicht eigentlich dazu dienen, die Nahrung zu kauen und zu zerkleinern, sondern sie vielmehr in eine Form zu bringen, in der sie geeignet sind, verschluckt zu werden. Auch Pflanzenteile werden vor dem Verschlucken nicht zerkaut.

Was nun die mechanischen Wirkungen des Kaumagens betrifft, so ist Plateau (61) wohl mit Unrecht geneigt, sie nicht allzu

hoch zu veranschlagen. Er fütterte Krabben (*Carcinus maenas*) mit rohem Rindfleisch und fand dann nach einiger Zeit bei Eröffnung des Kaumagens den Inhalt nicht in kleine Stücke zerschnitten, sondern zu langen Streifen geformt. Wie schon erwähnt, ist dies aber keineswegs als eine Wirkung des Kaumagens anzusehen, sondern als eine solche der Mundwerkzeuge. Bei gewissen Decapoden (*Stenorhynchus phalangium*) gestattet es die große Durchsichtigkeit, die Bewegungen der Skelettstücke des Kaumagens direkt zu beobachten, indem man die sich außen ansetzenden Muskeln am bloßgelegten Organ mechanisch reizt. (MOQUART, 56.)

Außer den Muskeln, welche dem Kaumagen selbst angehören, finden sich in der Höhlung des Cephalothorax noch 4 Muskelbündel, die die Lage des Organes und die Bewegungen seiner einzelnen Teile beeinflussen. Zwei davon inserieren sich an der Außenwand der Cardiaabteilung („muscles gastriques antérieurs"), die beiden anderen an dem Pylorusabschnitt („muscles gastriques postérieurs"). Wenn diese Muskeln sich kontrahieren, so ändert sich die Lage der einzelnen Teile der „Magenmühle": „Les pièces cardiaque et pylorique s'écartent, la dent médiane se projette en avant et, dans sa marche, elle rencontre avec son extrémité bifurquée les deux surfaces des dents latérales et se frotte contre elles. Lorsque les muscles se dilatent, toutes les pièces reviennent dans leur position normale. Pour observer d'une façon précise le fonctionnement des muscles et de l'appareil masticateur stomacal, il faut retirer l'organe et à l'aide de deux pinces appliquées sur les deux pièces, qui servent comme point d'attache des muscles, exercer une traction; en imitant de la sorte la contraction et la dilatation des muscles, on constate le changement de position des pièces et au même temps le changement de volume de la cavité stomacale. Par conséquent ces muscles ont deux fonctions à remplir: la mastication par les mouvements de l'appareil masticateur stomacal et les mouvements, qui ont pour résultat d'augmenter ou de diminuer de volume la cavité stomacale. Quant aux fibres musculaires de la paroi propre de l'estomac, elles ne sont pas capables de produire par leur contraction des mouvements propres de cette paroi, ou, du moins, ces mouvements sont si petits, qu'il est impossible de les faire mettre en évidence." (STAMATI.)

Eine sehr eingehende Analyse der möglichen mechanischen Leistungen des Kaumagens („poche malaxatrice") bei Isopoden und Amphipoden hat MANILLE IDE (53) gegeben (p. 180). Doch kann ohne eine große Zahl von Abbildungen auf Einzelheiten nicht eingegangen werden. Auch aus der Untersuchung des Inhaltes lassen sich einige Schlußfolgerungen bezüglich der Funktion ziehen. MANILLE IDE fand in einem Falle bei *Oniscus asellus* den Darm, der sonst sehr verschiedenartige Partikel (Sandkörnchen, Algen, Fragmente von Pflanzen und Insekten etc.) enthält, gleichmäßig erfüllt mit kleinen Stückchen von abgestorbenen Blättern. Alle hatten die gleiche längliche Form, doch scheint es unwahrscheinlich, daß diese Fragmente durch die Tätigkeit des „Kaumagens" erzeugt wurden. Bei einem anderen Versuch wurde Kartoffelstärke nach 5-tägigem Hunger verfüttert. Diejenigen Individuen, welche Stärkekörner aufgenommen hatten (die meisten hatten nur Sandkörnchen verzehrt), entleerten ganz weiße Exkremente, die nur aus Stärke bestanden. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich, daß eine große Zahl der Stärkekörner zerbrochen waren, und MANILLE IDE zieht daraus den Schluß, daß der Kaumagen imstande ist, harte, kleine Körper mechanisch zu zerkleinern, und daß die Blattfragmente nur infolge ihrer Elastizität dieser Wirkung erfolgreich Widerstand leisteten. Die im

Innern des Kaumagens befindlichen Borsten und steifen Haare sollen einerseits dazu dienen, den Inhalt in einer bestimmten Richtung zu dirigieren, andererseits aber auch der Zerkleinerung dienen. Im großen und ganzen scheint aber der Kaumagen bei den niederen Malacostraken weniger als eigentlicher Kauapparat zu dienen, als vielmehr die gehörige Durchmischung der Ingesta mit dem Sekret der Mitteldarmschläuche zu vermitteln („en un mot de la malaxer avec les sucs venus des glandes"), welches sich in diesen Abschnitt des Verdauungskanals ergießt. „Les aliments subissent donc dans la poche des actions mécaniques diverses, qui toutes paraissent avoir pour bout de faciliter le contact entre les aliments et les liquides digestifs soit en les broyant plus ou moins soit en les brassant et les remuant dans les espaces où ces liquides peuvent et doivent arriver." (Manille Ide.)

Im Innern des Kaumagens der Caprelliden sind einige mit steifen, langen Haaren besetzte Platten angebracht, die teils als Siebe, teils auch beim Ineinandergreifen als Reibwerkzeuge fungieren (P. Mayer, 54, Taf. IX, Fig. 4). Doch dürfte die erstere Wirkung wohl die bei weitem wichtigere sein. Bezüglich der Einzelheiten des feineren Baues muß auf die Monographie von P. Mayer verwiesen werden (Taf. IX, Fig. 5—9).

Auch bei den höheren Krebsen (Decapoden) dient, wie wir später sehen werden, der Kaumagen nur in seinem vorderen Teil der mechanischen Zerkleinerung der Nahrungsstoffe, während der „Pylorusabschnitt" als Filterapparat fungiert, bestimmt, die verdauten, resorbierbaren Bestandteile der Nahrung in die „Leberschläuche" zu leiten. Auch ist zu erwähnen, daß er in manchen Fällen (vielleicht auch bei den Onisciden) durch außen sich ansetzende Muskeln erweitert werden kann und so vielleicht eine Saugwirkung ausübt, was nach M. Ide besonders für die parasitischen Bopyriden gilt, bei welchen sich zahlreiche, radiär angeordnete Muskeln an der äußeren Wand des in diesem Falle als „Saugmagen" zu bezeichnenden Teiles des Verdauungstraktus inserieren.

Für die Schizopoden (Mysideen) behauptet ganz neuerdings Gelderd (29a), daß der Kaumagen hauptsächlich dazu bestimmt ist, die aufgenommenen Nahrungsteile zu zerkleinern, und schreibt speziell den zahlreich vorhandenen Dornen die Aufgabe zu, die Pflanzenteile (Algenstückchen) zu zerschneiden und zu zerreißen. Erst in zweiter Linie fungiert die Cardiakammer als Filterapparat, bestimmt, die noch nicht gehörig zerkleinerten Teile zurückzuhalten. Das Sekret der Verdauungsdrüse (Leber) dringt niemals in diesen Teil des Magens ein, sondern ergießt sich in die „Pyloruskammer", wo es sich mit dem fein zerteilten (gekauten) Nahrungsmaterial mischt.

Außerordentlich verbreitet findet sich bei den Crustaceen Parasitismus, und es bieten die betreffenden Fälle ebensowohl in morphologischer wie in physiologischer Beziehung ungewöhnliches Interesse dar; ja man darf wohl sagen, daß die Ernährungsverhältnisse mancher Krebse das Eigentümlichste sind, was bisher in bezug auf Parasitismus tierischer Organismen bekannt geworden ist, indem die Nahrungsaufnahme hier ganz nach Art parasitischer Pflanzen durch ein förmliches Wurzelsystem erfolgt, das sich im Körper des Wirtstieres verbreitet. Das bezeichnendste Beispiel liefert wohl *Sacculina carcini*, ein Vertreter der parasitischen Cirripedien, und zwar der

am Abdomen von Decapoden schmarotzenden Rhizocephalen. Hier haben wir es mit einem ungegliederten, der Gliedmaßen völlig entbehrenden Sack zu tun (Fig. 170), der die Eingeweide enthält und selbst wieder von einer anderen Membran sackartig umhüllt wird. Der Körper ist mittels eines kurzen Haftstieles am Leibe des Wirtes befestigt. Am Haftstiel entspringen lange, verästelte Filamente,

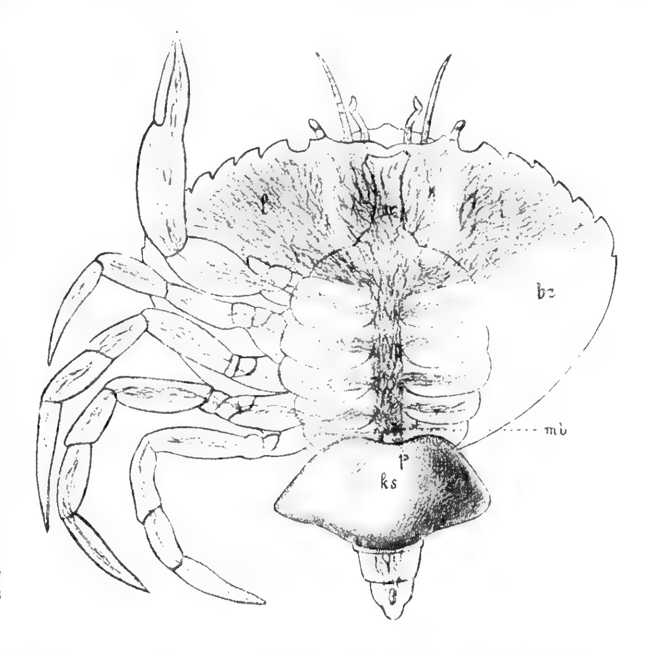


Fig. 170. *Sacculina carcini*, in situ am Wirte (nach einer etwas schematisch gehaltenen Originalzeichnung des Herrn Prof. DELAGE in Paris). *br* Kiemengegend, *l* Leberregion, *d* Darmregion, des Wirtes (Carcinus), *ks* Körper, *p* Stiel der Sacculina, *mb* Basilarmembran, von der alle Wurzeln ausgehen (aus LANG).

welche in den Körper des Wirtes eindringen und aus demselben die (flüssige) Nahrung in ähnlicher Weise zuführen, wie die Wurzel einer Pflanze die Nahrung aus der Erde. Sie umspinnen den Darmkanal, dringen in die Leberdrüse ein and verbreiten sich auch in der Brustmuskulatur, bis ins Ende der Beine vordringend. Dagegen bleibt das Herz, die Kiemen und das Zentralnervensystem frei. Im Innern der eine Art von Mycel bildenden Schläuche bemerkt man zahlreiche, stark lichtbrechende Körperchen von verschiedener Größe, die sich mit Osmium schwärzen.

Aus dem Ei der *Sacculina* schlüpft ein typischer freischwimmender „Nauplius", der nach dreimaliger Häutung in das Cypris-Stadium übergeht (Fig. 171 A). „Nach einem freien Leben von mindestens 3 Tagen fixieren sich die Mund-, Darmafterlosen Cypris-Larven mittels einer der beiden Antennen an der Basis einer Borste am Rücken oder an den Füßen einer jungen Krabbe. Jetzt wirft die Cypris-Larve den ganzen Rumpf ab, so daß nur der Kopf erhalten bleibt (Fig. 171 B, C). Die in demselben enthaltenen Organe werden undeutlich und verschmelzen gewissermaßen zu einer kugeligen Masse, die sich unter der alten Cuticula mit einer neuen umgibt. Die Schale wird ebenfalls abgeworfen. Am sackförmigen Körper bildet sich unter der alten nochmals eine neue Cuticula, und an einer Stelle ein hohler, pfeilförmiger Fortsatz, der an den Grund einer kraterförmigen Vertiefung des Sackes zu liegen kommt (Fig. 170 D). Sodann stülpt sich die kraterförmige Vertiefung aus, dabei wird der hohle Pfeil in die Antenne vorgestoßen, durchbohrt dieselbe und ebenso die weiche Chitinhaut an der Basis der Borste des Wirtes, und dringt so in die Leibeshöhle des letzteren ein (Fig. 170 E). Durch den hohlen Pfeil wandert nun der ganze Inhalt des Schlauches in die Leibeshöhle des Wirtes und wird hier, nach-

dem er sich mit einer neuen Cuticula umgeben hat, zur *Sacculina interna*, an welcher sich aus der durch den Pfeil übergetretenen Zellenmasse alle Organe der erwachsenen *Sacculina* bilden. Die *Sacculina interna* liegt am abdominalen Darm des Wirtes und ernährt sich durch zahlreiche Wurzelausläufer, die von ihrer Oberfläche ausgehen und die Eingeweide des Wirtes durchsetzen. Mit fortschreitendem Wachstum der *Sacculina* übt dieselbe einen Druck auf die Muskulatur und das Integument des Wirtes aus, welches in der unmittelbaren Umgebung des Parasiten auf der Unterseite des Abdomens durch Nekrose atrophiert und den sackförmigen Körper nach außen vortreten läßt, während die vom Stiel ausgehenden Wurzeln im Innern des Wirtes zurückbleiben.“ (A. Lang.)

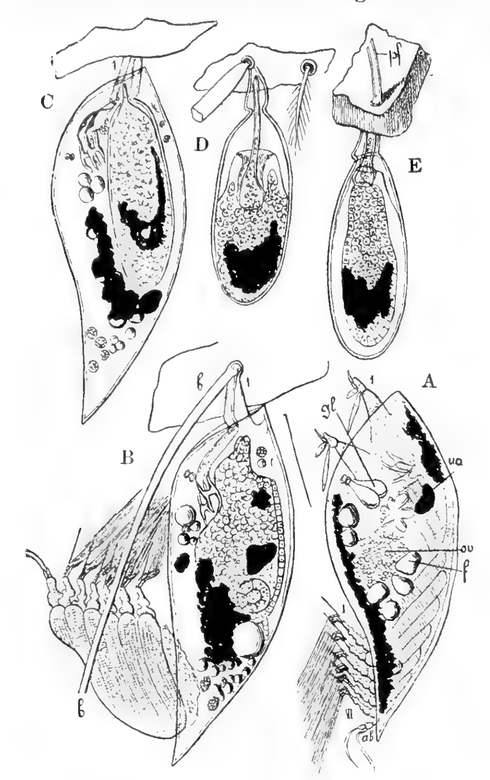


Fig. 171. Verschiedene Larvenstadien von *Sacculina Careini*. A Cyprisstadium, von der Seite. B Idem, 3 Stunden, nachdem sich die Larve vermittelst einer der Haftantennen an einer Borste des Wirtes festgeheftet hat. C Bildung der kentrogonen Larve. D Dieselbe gebildet, die Cyprislarvenschale abgeworfen. E Der Pfeil hat den Chitinpanzer des Wirtes durchbohrt. Der Inhalt des Sackes beginnt durch den Pfeil in die Leibeshöhle des Wirtes überzutreten. *f* Fettkugeln, *b* Borste des Wirtes, an der sich der Parasit vermittelst der Haftantenne befestigt, *pf* Pfeil des kentrogonen Stadiums (nach Delage).

E. Die Verdauung.

1. Die Entomostraken.

Ueber den Verdauungsvorgang der niederen Crustaceen (Entomostraken) ist zurzeit nur sehr wenig bekannt. Bei Daphnien soll nach Hardy und McDougall (35) trotz der histologischen Gleichförmigkeit des Baues der Mitteldarm drei in funktioneller Beziehung verschiedene Abschnitte aufweisen, und zwar soll sich im vorderen Teil die Resorption der Verdauungsprodukte vollziehen, im mittleren Abschnitt die Verdauung, und im Endteil, wie auch sonst immer, die Bildung der Faeces. Haben Daphnien Eiweißpartikel, Fett, einzellige Pflanzen, Karminkörnchen etc. aufgenommen, so erscheinen diese Substanzen nach dem Verschlucken durch eine klebrige Substanz zusammengeballt; die bei der Verdauung im mittleren Darmepithel freigewordenen unlöslichen Nährpartikel (Fettkügelchen, Dotterkörperchen, nicht aber Karminkörnchen) werden dann in den vorderen Abschnitt des Darmes zurückbefördert und gelangen auch ins Innere der „Leberschläuche“, wo sie von den Zellen auf-

genommen werden. Die unverdaulichen Teilchen (z. B. Karmin) werden dann allmählich nach hinten befördert. Haben die Tiere grüne Algenzellen aufgenommen, so findet man das vordere Drittel des Mitteldarmes sowie auch die Divertikel erfüllt mit einer grünen Flüssigkeit, die einige feste Partikel enthält; das mittlere Drittel enthält eine dunkelgrüne Masse von noch unverdauter Nahrung, während im Endteil zahlreiche braun gefärbte Teilchen angesammelt sind.

Diese Verteilung wird durch peristaltische resp. antiperistaltische Bewegungen bewirkt, welche in regelmäßigen Zwischenräumen im Darm entstehen und an welchen auch die Leberschläuche teilnehmen. Die Bewegung beginnt an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm, von wo Wellen nach vorn laufen und bereits gelöste Substanzen sowie auch noch ungelöste Teile in den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes zurück befördern. Durch die Kontraktionen der Divertikel werden dagegen unverdauliche Reste nach der mittleren und hinteren Region des Darmes geführt. Der Erfolg dieser Bewegungen läßt sich besonders deutlich nach Fütterung mit einem Gemisch von Eidotter und Karmin studieren, welches zunächst in der mittleren Region des Darmes eine zusammenhängende Masse bildet. In dem Maße, als die Verdauung fortschreitet, werden die Fettkügelchen und die Karminpartikel frei und gelangen nun in den Vorderteil des Darmes und in die „Hörnchen“. Bald sieht man dann die auskleidenden Zellen mit Fetttröpfchen beladen, während die Karminkörnchen wieder nach rückwärts befördert werden. Ist die Menge des aufgenommenen Fettes nicht zu groß, so findet man fast nur die Zellen des vorderen Drittels, einschließlich der Divertikel, mit demselben erfüllt. Bei reichlicherer Zufuhr treten dagegen sehr feine Fettkörnchen auch in den Zellen des mittleren Darmabschnittes auf.

Die Faeces, welche im Enddarm gebildet werden, gelangen durch peristaltische Kontraktionen, die im Mitteldarm entstehen, nach außen.

Zu interessanten Ergebnissen gelangte A. Fischel (25) bei Cladoceren (*Daphnia*) durch Vitalfärbung, wobei nur ganz verdünnte Lösungen in Anwendung kamen. Setzt man Daphnien in eine schwache weingelbe Lösung von Neutralrot, so erhält man nach einiger Zeit nebst einer Färbung der Haut, gewisser Teile des Nervensystems und insbesondere des Fettkörpers auch eine solche des Darmes.

Verfolgt man den Schlund nach abwärts, so gelangt man an den deutlich sichtbaren Reibflächen der Mandibeln vorbei zur Mundregion, in der sich stets schwach gefärbte, annähernd herzförmige Farbflecke nachweisen lassen, die offenbar den hier befindlichen, am ungefärbten Tier, wenn überhaupt, nur undeutlich sichtbaren Drüsen („Speicheldrüsen“) entsprechen.

„Die lebhafte Färbung des Darmes rührt einmal davon her, daß der Darminhalt stets von Neutralrot imbibiert erscheint; aber auch die Darmwand selbst hat den Farbstoff aufgenommen und besitzt eine hellrote oder nach langer Einwirkung rotbraune Färbung. Sie wird durch Granula hervorgerufen, die in großer Zahl die Zellen der Darmwand durchsetzen . . . Sehr zierlich ist das Bild, welches die äußere Partie der Darmwandzellen darbietet. Sie ist von kleinen Granulis erfüllt; da nun in den Intercellularräumen keine Granula vorhanden sind, treten die Zellterritorien sehr deutlich hervor, und man übersieht das ganze Zellenareal so deutlich, daß man die Zahl der Zellen direkt abzählen könnte, was um so leichter möglich ist, als die Zellen ziemlich groß sind.

Einige Abschnitte des Darmrohres zeichnen sich nun durch eine besondere Färbung aus. So unterscheiden sich die „Leberhörnchen“ stets durch eine besondere

Farbennuance von der Darmwand. Auch ihre Granulierung ist eine andere, und zwar spärlicher und feiner. Dieser Unterschied der Färbung, der individuell variiert und oft sehr bedeutend ist, rührt offenbar von chemischen Differenzen her, die zwischen dem Leberhörnchen und dem übrigen Darmrohr bestehen. Diese müssen manchmal sehr bedeutende sein, da die Leberhörnchen oft dem Darme gegenüber nicht eine einfache Farbennuance, sondern direkt eine, und zwar oft sehr hochgradige Metachromasie aufweisen, indem sie z. B. dunkelviolett erscheinen während der Darm eine hellrote Farbe besitzt. Auch das Endstück des Darmes besitzt eine Eigenfärbung. Sein histologischer Aufbau weist ja von dem übrigen Darm nicht unwesentliche Differenzen auf. Vital gefärbt findet man hier weniger und feinere Granula, als im Mittelstück.“ (A. Fischel.)

Im Magen der Cirripedien unterliegen nach Gruvel (33) die Nahrungsstoffe der Einwirkung von dreierlei Sekreten (? B.). Zunächst liefern die Magenwände selbst einen Verdauungssaft, ferner ergießt sich in den Magen das Sekret der Leberschläuche und gewisser Drüsen, die Gruvel als Pankreas bezeichnet. Bei *Pollicipes cornuscopia* gelang es, beträchtliche Mengen von „Magensaft“ von saurer Reaktion zu sammeln, die teils durch organische, hauptsächlich aber durch anorganische Säuren bedingt sein soll (angeblich HCl). Der Darminhalt zeigt eine schwärzlichgraue Farbe und wird in Form länglichrunder Ballen entleert. An der Resorption scheinen Leukocyten wesentlich beteiligt zu sein. Verfüttert man an *Lepas anatifera* ein Gemenge von Eiweißkörpern, Oel und Karmin, so findet man in den Leukocyten außer Fetttröpfchen auch zahlreiche Karminkörperchen.

Injiziert man bei *Lepas* eine verdünnte wässerige Lösung von Lackmus in die Leibeshöhle, so findet man nach einigen Stunden die Leukocyten des Blutes mit teils noch blauen, teils roten Lackmuskörnchen beladen. Da auch bei Anwendung von Kongorot sich blaue Körnchen in den Zeilen nachweisen lassen, so schließt Gruvel auf das Vorhandensein einer freien Mineralsäure.

Wenn die bei *Artemia* im vorderen Teil des Mastdarmes stattfindenden Sekretionsprozesse (resp. Abstoßung ganzer Zellen), welche Frenzel beschrieben hat, der Bildung eines Verdauungssaftes gelten, was ja wohl kaum zu bezweifeln sein dürfte, so muß hier dieser Teil des Darmes als die wesentliche Stätte der chemischen Umwandlung der Nahrungsstoffe gelten. „Der Darminhalt der *Artemia* zeigt nur sehr geringe Bewegungserscheinungen, indem er langsam von vorn nach hinten rückt, ohne rotierende Bewegungen auszuführen. Die Sekrete müssen daher gleich von Anfang an beigemischt werden, während im letzten Drittel des Mitteldarmes wahrscheinlich gar kein Enzym mehr gebildet wird.“ Hier zeigen, wie früher erwähnt wurde, auch die Epithelzellen einen besonders differenzierten Inhalt (rote Kriställchen). „Es würde mithin nach Frenzel der Gedanke naheliegen, daß hier der Ort der Resorption und daß die roten Kristalle das Produkt derselben seien. Hierfür spricht noch besonders der Umstand, daß jener rote Inhalt nach hinten hin immer mehr zunimmt, also dort, wo vermutlich mehr resorbierbare Substanzen vorhanden sind. Auch sein baldiges Verschwinden bei hungernden Tieren ließe sich leicht so erklären, daß einesteils nichts mehr resorbiert werden kann, und daß anderenteils das in den Zellen aufgespeicherte Material in das Innere des Körpers wandert.“ Gleichwohl scheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß jene Kristalle ein Exkret darstellen,

denn FRENZEL konnte sie auch in den Ausscheidungen einmal nachweisen.

2. Die Malacostraca.

Leider ist gerade in solchen Fällen, wo die Mitteldarmdivertikel gut entwickelt und auch histologisch untersucht sind, wie besonders bei den Isopoden, über die Verdauung so gut wie nichts bekannt, was um so mehr zu bedauern ist, als hier die Möglichkeit zu bestehen scheint, gewisse Fragen, die sich an der „Leber" höherer Krebse (z. B. *Astacus*) kaum entscheiden lassen, an den mikroskopisch viel leichter zu behandelnden einfachen Schläuchen der Asseln zu untersuchen.

MANILLE IDE (53) schreibt dem geraden Hauptdarm (den er als „Mitteldarm" bezeichnet) bei Isopoden und Amphipoden die wichtigste Rolle für die Resorption der Nahrungsstoffe zu, auch läßt er die Verdauung sich hier vollziehen, denn der Kaumagen („poche malaxatrice") erscheint bei den Onisciden meist leer. Bei *Gammarus* wird er häufiger mit Nahrungsbestandteilen gefüllt gefunden. Wenn wirklich, wie MANILLE IDE annimmt, die Hauptbedeutung des Kaumagens in der möglichst vollkommenen Durchmischung der Ingesta mit dem aus den Schläuchen stammenden Sekret besteht, so erscheint freilich ein so kurzer Aufenthalt, wie er ihn annimmt, nicht recht verständlich. Die Möglichkeit, daß die „Leberschläuche" außer ihrer Bedeutung als Verdauungs drüsen auch noch an der Resorption der Verdauungsprodukte beteiligt sein könnten, wird von MANILLE IDE gar nicht in Erwägung gezogen. Bei den Schizopoden soll nach GELDERD (29a) der Mitteldarm ebenfalls ausschließlich der Resorption dienen. Auch die Seitentaschen der Pylorusabteilung sind vielleicht dabei beteiligt. Auch für M. WEBER (71) sind die Mitteldarmschläuche der Isopoden und Amphipoden lediglich drüsige Organe (Hepatopankreas), für welche er die Doppelfunktion der Leber und des Pankreas der Wirbeltiere in Anspruch nimmt. Ihm verdanken wir auch einige Angaben über die Eigenschaften und die Wirkung des in den Schläuchen der Isopoden enthaltenen Sekretes. Es wurde schon früher erwähnt, daß dasselbe eine braune Farbe mit einem schwachen Stich ins Grünlichgelbe hat. Es ist spezifisch schwerer als Wasser und sinkt daher bei Eröffnung eines Schlauches unter Wasser in Wolken zu Boden, mischt sich aber dann allmählich dem Wasser bei. Bringt man das Sekret in wässerige Lösung, indem man zerkleinerte Drüsenstücke mit destilliertem Wasser extrahiert, welches dann eine gelbe Farbe annimmt, so lassen sich hiermit auch spektral-analytische Prüfungen vornehmen. M. WEBER will dabei „eine unverkennbare Uebereinstimmung der Absorptionsspektren der Froschgalle und des wässerigen Drüsensekretes von *Asellus*" gefunden haben (? B.). Auch soll das mit Wasser verdünnte Sekret mit rauchender HNO_3 Farbenringe geben, „die lebhaft an die GMELINsche Reaktion erinnern". Trotzdem scheint es wohl ausgeschlossen, daß es sich hier wirklich um Gallenfarbstoffe handelt, um so mehr, als bei den Mollusken, wo ganz ähnliche Verhältnisse gegeben sind, echte Gallenbestandteile im „Lebersekret" sicher fehlen. Schon HOPPE-SEYLER (38) hat mit aller Bestimmtheit betont, daß Gallenfarbstoffe und Gallensäuren bei den Crustaceen, wie bei allen anderen wirbellosen

Tieren durchaus fehlen. Seine Angaben, auf welche später noch näher einzugehen sein wird, wurden auch von Krukenberg (48c, d) und J. Frenzel (27) bestätigt. Auch über die verdauende Wirkung des Sekretes (bei *Porcellio*) hat M. Weber einige Angaben gemacht und gelangte zu der Ansicht, daß die Mitteldarmschläuche ein peptisches Enzym sezernieren (? B.), was wohl mit Rücksicht auf die gleich zu erwähnenden Befunde an höheren Crustaceen sehr zu bezweifeln sein dürfte. „Einer Anzahl verschieden großer Tiere von *Porcellio* wurden die Drüsenschläuche entnommen. Dieselben waren verschieden gefärbt, bei einzelnen waren sie blaßgelb, bei anderen dunkel-orangerot, wieder bei anderen graugelb. Für diese Farbenunterschiede ließen sich keine Beziehungen finden, weder zum Füllungsgrad des Darmes noch zum Geschlecht des Tieres, noch zu dessen Größe, noch endlich zum jeweiligen Zustand des Hautpanzers. Diese Drüsenschläuche wurden in 3 Portionen verteilt. Die eine derselben wurde in einer 0,1-proz., die zweite in einer 0,2-proz. Lösung von HCl, die dritte endlich in einer 0,5-proz. NaCl-Lösung mit einer Fibrinflocke zusammengebracht und bei kühler Zimmertemperatur (12—14° R) 24 Stunden lang belassen. Die Flocke in der 0,2-proz. HCl zeigte sich vollständig verdaut, und ergab sich hier eine deutliche Peptonreaktion . . ." Anlangend die 0,5-proz. NaCl-Lösung, so führte der Versuch zu keinem entscheidenden Resultat. Einer strengeren Kritik halten diese Versuche, wie man leicht sieht, nicht stand; sie stehen auf derselben Stufe, wie die später noch zu erwähnenden, von Krukenberg an Decapoden, dem sich Weber bereitwilligst anschließt, und dürfen wohl durch die Widerlegung dieser auch als widerlegt gelten.

Ebensowenig kann Webers Unterscheidung von „Leber-" und „Fermentzellen" in den Darmschläuchen der Isopoden und Amphipoden als genügend begründet gelten, zumal die rasche Schwärzung gewisser Zellen durch Osmiumsäure keineswegs im Sinne von Nussbaum gedeutet werden kann, der darin einen Beweis für das Vorhandensein von Enzymen erblicken wollte. Wir wissen zurzeit, daß Verdauungsenzyme in Drüsenzellen bei vielen Wirbellosen oft in ganz anderer Form und mit ganz anderen Löslichkeitsverhältnissen auftreten, als man es sonst zu sehen gewöhnt ist, und es liefern gerade die Crustaceen sowie die Mollusken dafür zahlreiche Beispiele.

Kobert (47) prüfte neuerdings die eiweißverdauende Kraft von wässerigen Extrakten frisch zerriebener Asseln (*Armadillo officinalis*) ohne Zusatz von Säure oder Alkali und fand, daß Fibrin unter intensiver Albumosenbildung rasch gelöst wird. Auch Auszüge aus jahrelang im trockenen Zustand aufbewahrten Tieren erwiesen sich, wenn auch schwächer, wirksam. Man darf wohl annehmen, daß hierbei hauptsächlich Enzyme, welche dem Verdauungsapparat entstammen, zur Wirkung kamen.

Es ist begreiflich, daß M. Weber die Anschauungen, zu denen er durch Untersuchung der Asseln und Flohkrebse geführt wurde, auch auf die Decapoden auszudehnen bestrebt war, um so mehr, als für diese schon aus älterer Zeit Angaben vorliegen, die der „Lebernatur" der hier so kolossal entwickelten Mitteldarmdrüse das Wort zu reden schienen.

Die Frage nach der „Gallennatur" des „Lebersekretes" der Krebse ist eigentlich schon vor langen Jahren durch Hoppe-Seyler (38) in negativem Sinne entschieden worden, indem er feststellte, „daß von Gallenbestandteilen in der Verdauungsdrüse des Krebses nichts zu finden

ist". Ebensowenig gelang ein solcher Nachweis FRENZEL beim Flußkrebs und verschiedenen Seekrebsen. „Zunächst wurden mehrere Drüsen mit Wasser extrahiert, das Extrakt, nachdem es bis zur Siedetemperatur erhitzt worden, filtriert, und das Filtrat der PETTENKOFERschen Probe unterworfen. Diese ergab nicht die verlangte violette Färbung der Flüssigkeit. Ebenso ließ die GMELINsche, an einem auf dieselbe Weise hergestellten Filtrat angewendet, nicht die gewünschten Farbenringe entstehen, sondern nur eine schwache Grenzzone wurde im Reagenzglas sichtbar." Auch eine genauere Methode führte nicht zum Ziele. Nach der Angabe von GORUP-BESANEZ wurden die Mitteldarmdrüsen von ca. 15 verschiedenen Decapoden mit absolutem Alkohol ausgezogen, das Extrakt wurde eingedampft und noch einmal mit absolutem Alkohol behandelt und filtriert. Das wieder eingedampfte Filtrat wurde in Wasser gelöst, filtriert und mit Bleiacetat und NH_3 gefällt. Der ausgewaschene Niederschlag wurde in heißem Alkohol gelöst und die Lösung verdampft, nachdem sie mit Na_2CO_3 versetzt war. Wurde der von neuem in Alkohol gelöste Rückstand nun mit Aether versetzt, so entstand kein harziger Absatz und überhaupt kein Niederschlag, so daß die PETTENKOFERsche Probe gar nicht erst zur Anwendung kommen konnte. Man muß hieraus schließen, daß weder Gallensäuren noch die bekannten Cholate sich in der Mitteldarmdrüse der Decapoden vorfinden. Ebensowenig gelang der Nachweis von Biliverdin oder Bilirubin.

Von organischen Substanzen ist außer den schon genannten Tyrosin und Leucin nachgewiesen worden. FRENZEL erhielt durch Extraktion mehrerer Mitteldarmdrüsen von *Maja* mit 30-proz. Alkohol reichliche Mengen von Tyrosin, was insofern von Interesse ist, als auch im Pankreas der Wirbeltiere, mit welchem, wie wir sehen werden, die Mitteldarmdrüse der Crustaceen hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung die größte Aehnlichkeit besitzt, unter Umständen beträchtliche Mengen von Tyrosin enthält. Die Behandlung der Drüsen mit Alkohol absolutus, sowie mit Aether ergab ein braun gefärbtes Oel (aus den fetthaltigen Zellen stammend), aus welchem sich noch ein talgartiges Fett abschied. Das Aetherextrakt lieferte ferner Cholesterinkristalle. Fügt man dem Sekret unter dem Mikroskop NH_3 hinzu, so bilden sich reichliche Mengen von Trippelphosphatkristallen, was auf einen erheblichen Gehalt an Phosphor und Magnesium hinweist. Durch einfaches Eintrocknen und Auskristallisierenlassen kann man ferner NaCl in großer Menge nachweisen. Zusatz von H_2SO_4 liefert Kristalle von $CaSO_4$.

Der erste, welcher der bis dahin als „Leber" bezeichneten Mitteldarmdrüse der Crustaceen (für *Astacus fluviat.*) die Rolle einer echten Verdauungsdrüse zuerkannte, war HOPPE-SEYLER (38). Er fand im Magen (d. h. im Kaumagen) des Flußkrebses „eine reichliche Quantität gelb bis braun gefärbten Magensaftes von schwach saurer Reaktion" und erkannte die Herkunft dieses Saftes aus der Mitteldarmdrüse. „Die Flüssigkeit filtriert gut, ist nicht schleimig, enthält wohl stets Peptone und zeigt sehr energische Fermentwirkung, aber ganz verschieden von Pepsin."

„Fibrinflocken werden in kurzer Zeit in der Flüssigkeit bei gewöhnlicher Temperatur ohne Quellung bis auf geringen bleibenden Rückstand gelöst; bei 40° C geschieht dies in wenigen Minuten. Durch Alkohol oder Kochen koaguliertes Fibrin oder Serumalbumin wird

langsamer, aber schließlich in gleicher Weise gelöst; am längsten widersteht koaguliertes Eieralbumin; stets ist die Wirkung bei 40° bedeutend schneller als bei 15°; aber auch bei der letzteren Temperatur wird 1 g feuchtes Fibrin von dem Mageninhalt eines Krebses in 24 Stunden bis auf einen geringen bleibenden Rückstand gelöst. Zusatz geringer Spuren von HCl zur Magenflüssigkeit verlangsamt die Verdauung sofort, und fügt man einige Tropfen einer 0,2-proz. Salzsäure hinzu, so steht die Verdauung still. Auch in solcher verdünnten HCl gequollenes, dann in Wasser gut ausgewaschenes Fibrin löst sich viel langsamer als unverändertes Fibrin. Fällt man den filtrierten Magensaft mit Ueberschuß von Alkohol und löst den Niederschlag dann in Wasser, so zeigt diese Lösung wieder entsprechend der Konzentration kräftig verdauende Einwirkung auf Fibrin, löst man den Niederschlag statt in Wasser in 0,1 Proz. HCl-haltiger Salzsäure, so erhält man eine nur äußerst langsam oder gar nicht verdauende Flüssigkeit. Das mit Alkohol gefällte Ferment löst sich in Glyzerin und kann daraus durch Fällung mit Alkohol und Lösen in Wasser wieder erhalten werden."

Mit Rücksicht auf dieses Verhalten neigt daher Hoppe-Seyler der Ansicht zu, daß das proteolytische Enzym des Krebsmagensaftes, nicht sowohl dem Pepsin als vielmehr dem eiweißverdauenden Ferment des Pankreas der Wirbeltiere (Trypsin) nahesteht oder mit ihm identisch ist. „Eine eigentliche Magen- (d. h. Pepsin-) Verdauung, wie sie den Wirbeltieren eigen ist, fehlt den Krebsen ganz, und sie besitzen dafür enorm große Drüsen von den Eigenschaften der Bauchspeicheldrüse" (Hoppe-Seyler). Demgegenüber vertritt F. C. W. Krukenberg (l. c.) die Ansicht, daß, das „*Astacus*-Lebersekret" neben einem tryptischen auch ein peptisches Enzym enthält. Um das erstere zu zerstören, extrahierte Krukenberg die zerkleinerten Mitteldarmdrüsen mit einer 2-proz. Milchsäure- oder einer 0,1—0,2-proz. HCl-Lösung 8 Stnnden lang bei 38° C. unter Zusatz von Salicylsäure. Die angedaute Masse wurde ausgepreßt, filtriert und in je zwei Portionen verteilt, von denen die eine mittels Soda neutralisiert und auf einen Gehalt von 1 Proz. an diesem Salze gebracht wurde; die andere Portion blieb unverändert. Die Flüssigkeit, welche sauer geblieben war, hatte im Laufe von 2 Stunden eine eingelegte Fibrinflocke bis auf einen unbedeutenden Rückstand verdaut, während die Portionen von alkalischer Reaktion selbst nach Tagen die Flocken unverändert ließen.

„Die Wirkung in salzsaurer Lösung bleibt nur dann aus, wenn man den wässerigen Drüsenauszug oder das Sekret mit HCl versetzt, weil der entstehende Niederschlag viel oder alles Enzym mitniederreißt", worauf Krukenberg die negativen Resultate von Hoppe-Seyler zurückführen möchte. Von der Voraussetzung ausgehend, daß das peptische Enzym durch längere Digestion bei 40° C mit Sodalösung, das tryptische hingegen durch längere Digestion mit HCl bei gleicher Temperatur zerstört wird, versuchte Krukenberg sich möglichst reine Lösungen der beiden von ihm angenommenen Enzyme zu verschaffen. Es zeigte sich das peptische Ferment in salzsaurer (0,1—0,2-proz.), weinsaurer (0,4—2-proz.), essigsaurer (0,2—2-proz.) und milchsaurer (0,4—2-proz.), nicht aber in oxalsaurer Lösung (0,4-

bis 2-proz.) wirksam. Gekochtes Fibrin ließ sich weder in milchsaurer noch in salzsaurer Lösung verdauen.

Zugunsten seiner Annahme von zwei verschiedenen proteolytischen Enzymen im Sekret der Mitteldarmdrüse von *Astacus* macht KRUKENBERG weiterhin auch noch die Tatsache geltend, daß verschiedene Crustaceen sich in dieser Beziehung keineswegs ganz gleichartig verhalten. „Bei *Eriphia spinifrons* und *Squilla mantis* konnte weder durch Ansäuern des Glyzerinextraktes mit HCl noch durch Extraktion mit 0,2-proz. HCl-Lösung eine peptische Wirkung auf rohes oder gekochtes Fibrin erzielt werden; in einer Lösung von 2-proz. Sodagehalt wurde aber vom natürlichen Verdauungssafte, sowie von dem wässerigen und Glyzerinauszuge der Mitteldarmdrüse rohes und gekochtes Fibrin sehr bald verdaut.“ Demnach würde es sich in diesem Falle um ein rein tryptisches Enzym handeln. Im Gegensatze hierzu scheint ihm dieses wieder beim Hummer ganz zurückzutreten.

„In einer Lösung von 0,2 Proz. HCl wirkte das Glyzerinextrakt und der im Magen angesammelte Verdauungssaft in wenigen Minuten verdauend auf rohes, nicht aber gekochtes Fibrin, während dieselbe Menge des Glyzerinauszuges erst nach 20 Stunden eine gleich große Flocke rohen Fibrins in 2-proz., nicht thymolisierter Sodalösung verdaut hatte. Auch der natürliche Verdauungssaft, der wie das Lebergewebe eine schwach saure Reaktion besaß, wirkte, auf einen Gehalt an 2 Proz. Soda gebracht, im Laufe von 12 Stunden auf rohes Fibrin nicht verdauend ein.“ Der Mageninhalt zeigte eine kräftige peptische Wirkung auf rohes Fibrin in 0,2-proz. HCl, 2—4-proz. Essigsäure, 1—4-proz. Weinsäure und 1—4-proz. Milchsäure. In Oxalsäurelösungen von gleicher Konzentration fehlte jede Wirkung und blieb auch aus, wenn nach 12-stündiger Digestion der oxalsäurehaltigen Verdauungsflüssigkeit bei 38° die Oxalsäure durch Dialyse entzogen und durch HCl resp. Soda ersetzt wurde. Bei Zusatz von Borsäure (0,5—4 Proz.) fehlte ebenfalls die proteolytische Wirkung, doch wurde das Enzym nicht zerstört, indem nach Zusatz von HCl, Milchsäure, Essigsäure oder Weinsäure Verdauung eintrat. Von der Energie des Hummerfermentes sollte folgender Versuch von KRUKENBERG eine gute Vorstellung geben. Einem halben Liter 0,2-proz. HCl wurde bei 40° C so lange rohes Fibrin zugesetzt, bis in der Gallerte ein eingesteckter Glasstab stehen blieb. Der Glyzerinauszug (10 g) von etwa $^1/_{16}$ der Mitteldarmdrüse wurde dann hinzugefügt. Nach 2 Stunden war alles Fibrin verdaut und in eine Flüssigkeit verwandelt. „Gleiche 10 g desselben Glyzerinextraktes, der in so kurzer Zeit so große Quantitäten von rohem Fibrin in lösliche Substanzen übergeführt hatte, waren nicht imstande, binnen 50 Stunden auch nur eine Flocke gekochten Fibrins in 0,2-proz. HCl peptisch zu verändern. KRUKENBERG schlägt daher vor, dieses durch seine Unwirksamkeit in oxalsäurehaltigen Lösungen und durch seine vollständige Wirkungslosigkeit dem gekochten (koagulierten) Fibrin gegenüber charakterisierte peptische Ferment als „Homaropepsin“ zu bezeichnen, und ist der Meinung, daß es in allen den Fällen vorkommt, wo überhaupt bei Arthropoden ein in 0,2-proz. HCl rohes Fibrin verdauendes Ferment nachweisbar ist.

Aehnliche Verhältnisse wie beim Hummer, d. h. ausschließlich peptische Verdauung, fand KRUKENBERG auch noch bei *Nephrops*

norvegicus, während das Sekret der Mitteldarmdrüsen von *Maja verrucasa* und *squinado*, *Palinurus vulgaris* und *Carcinus maenas* sowohl ein tryptisches wie ein peptisches Enzym enthalten soll.

Als Produkte der peptischen Verdauung führt Krukenberg Albumosen (Hemialbumose) und Peptone an. Wurde eine genügende Menge rohen Fibrins mittels „Homaropepsin" verdaut, mit NaOH neutralisiert und von dem zähen Niederschlag abfiltriert, so ließen sich durch Dialyse des Filtrates „Peptone" gewinnen; „das Dialysat nahm auf Zusatz von NaOH und $CuSO_4$ eine rötliche Färbung an und färbte sich beim Erwärmen mit dem Millonschen Reagens intensiv rot".

Das „tryptische Enzym" aller daraufhin untersuchen Arthropoden bildet nach Krukenberg aus den Eiweißstoffen neben Peptonen in reichlicher Menge den durch Bromwasser sich rötenden Körper (Tryptophan), während dagegen Leucin und Tyrosin angeblich fehlen sollen.

In sehr auffallendem Widerspruch mit Krukenbergs Annahmen bezüglich der Verbreitung der beiden Enzyme stehen seine eigenen Angaben über die Reaktion der Mitteldarmdrüsen und ihres Sekretes bei verschiedenen Krebsen. Bei *Astacus*, wo die tryptische Verdauung vorwalten oder wenigstens in gleichem Grade wie die peptische entwickelt sein soll, fand schon Schlemm (65) saure Reaktion, was Lindner (51) und später Hoppe-Seyler bestätigten; beim Hummer mit rein peptischer Verdauung reagiert das Sekret „schwach sauer"; bei *Maja squinado* mit peptischem und tryptischem Enzym fand Krukenberg die „Leber so gut wie neutral", den Magensaft sowie den Inhalt des Anfangsteiles vom Darm „neutral oder schwach alkalisch". Der Verdauungssaft im Magen von *Maja verrucosa* reagierte bald neutral, bald sauer. Bei *Carcinus maenas* war der Verdauungssaft alkalisch, das „Lebergewebe" reagierte alkalisch bis sehr schwach sauer. Krukenberg selbst findet es „vollkommen unverständlich, wie ein Enzym im Dienste der Verdauung wirken kann, wenn in dem Hauptverdauungsraume die Reaktion seine Wirkungsfähigkeit verhindert oder wenigstens in hohem Grade beeinträchtigt", und ist sich auch der Seltsamkeit der Annahme bewußt, „daß zugleich in dem Lebersekret von *Astacus* (und anderen Krebsen) sich neben dem tryptischen Enzym, welches erst in einem nachfolgenden Verdauungsbezirke (eventuell) seine Verwendung finden könnte, ein peptisches vorhanden ist, das jenes nach nur einigermaßen lange währender Einwirkung zu zerstören vermag". Bei *Astacus fluviatilis* ist die funktionelle Bedeutung des tryptischen Enzyms vollkommen unklar; es wird nach Krukenberg im Magen, dessen Inhalt nur von saurer Beschaffenheit gefunden werden konnte, bereits gänzlich zerstört und der alkalische Darminhalt, an welchem es seine Wirkung äußern könnte, enthält absolut nichts mehr davon. Demungeachtet bezeichnet es Krukenberg „als das wichtigste Ergebnis" seiner Untersuchungen an Crustaceen (und Insekten), „daß eines der beiden Enzyme für den Verdauungsakt fast vollständig nutzlos ist", welcher merkwürdige Tatbestand notwendig zu einer Erklärung auffordere.

Bei aller Unvollkommenheit des bis jetzt vorliegenden Versuchsmaterials scheint mir aber doch so viel aus der Vergleichung der zahlreichen Einzeltatsachen hervorzugehen, daß ein wirklich zwingender Beweis für die Annahme von zwei verschiedenen Enzymen zurzeit

nicht geliefert ist. Bei KRUKENBERG selbst findet man in dieser Beziehung eine merkwürdige Unsicherheit. Beim Flußkrebs hatte er gefunden, daß ein Extrakt der Mitteldarmdrüse rohes, aber nicht gekochtes Fibrin in 0,2-proz. HCl-Lösung, gekochtes dagegen nur in 2-proz. Essigsäure zu lösen vermag, welch letztere Eigenschaft den essigsauren Auszügen der Hummer- und *Nephrops*-Leber ganz fehlen soll. Ob es sich hier um ein spezifisch verschiedenes zweites peptisches Enzym oder um eine besondere Eigenschaft des beim Flußkrebs vorwaltenden tryptischen Fermentes handelt, läßt KRUKENBERG unentschieden. Man wird zugeben, daß die Annahme von sogar drei verschiedenen proteolytischen Enzymen in einem und demselben Verdauungssekrete in höchstem Grade unwahrscheinlich ist. Bezieht man aber die Fähigkeit, auch in saurer Lösung zu verdauen, auf ein tryptisches Enzym, so steht, wie es scheint, kein Hindernis im Wege, überhaupt nur **ein** Ferment anzunehmen, welches die Eigenschaft besitzt, sowohl in neutraler wie in saurer und alkalischer Lösung Eiweißkörper zu verdauen. In der Tat bietet ja schon das Trypsin der Wirbeltiere ein hierhergehöriges Beispiel, da es ja erwiesenermaßen imstande ist, auch in schwach saurer Lösung zu verdauen.

In ganz analoger Weise hat sich auch O. v. FÜRTH in seinem verdienstvollen Buche über die vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere bezüglich der KRUKENBERGschen Anschauungen ausgesprochen: „Bei nüchterner Betrachtung dieser und ähnlicher Angaben und Reflexionen kann man sich wohl des Eindruckes nicht erwehren, daß eine an sich einfache Sache durch die bestehende Neigung, die objektive Beschreibung des Sachverhaltes durch Schlagworte zu ersetzen und überdies um jeden Preis eine Analogisierung mit den Verhältnissen bei höheren Tieren durchzuführen, unnötig kompliziert worden ist. Man muß sich doch darüber klar sein, daß die Begriffe ‚Pepsin' und ‚Trypsin' in der Physiologie der höheren Tiere formuliert worden sind, um für das gänzlich differente Verhalten der fermentführenden Sekrete anatomisch gesonderter Drüsenarten einen kurzen sprachlichen Ausdruck zu besitzen. Es entspricht aber sicherlich nicht einer naiven und natürlichen Auffassung, wenn aus der einfachen Beobachtung, daß das Verdauungssekret eines niederen Tieres seine Wirksamkeit sowohl bei schwach saurer als auch bei schwach alkalischer Reaktion zu entfalten vermag, eine Lehre von der Koexistenz zweier sich gegenseitig vernichtender Fermente herauskonstruiert wird." (O. v. FÜRTH l. c. p. 225 f.)

Die Untersuchungen JORDANS (41) haben gezeigt, daß das Sekret der Mitteldarmdrüse vom Flußkrebs, wie man es leicht in größerer Menge auch am hungernden Tier durch Einführen einer Glaskanüle in den Mund und Aussaugen gewinnen kann, eine sehr eiweißreiche gelbbräunliche Flüssigkeit darstellt, die sich beim Ansäuern (Essig- oder Salzsäure) unter Abscheidung eines feinflockigen Niederschlages trübt, der, abfiltriert und gewaschen, alle Reaktionen eines Globulinkörpers gibt. Das saure Filtrat hat niemals auch nur die Spur verdauender Wirkung gezeigt, gleichgültig welcher Art die zugesetzte Säure war.

In bezug auf die Reaktion des „Magensaftes" fand JORDAN im Gegensatz zu STAMATI (66, 66a) und in Uebereinstimmung mit SCHLEMM, LINDNER, HOPPE-SEYLER und KRUKENBERG, daß blauer Lackmus-

farbstoff gerötet wird, also im gewöhnlichen Sinne saure Reaktion besteht. Stamati hat beim lebenden Tier eine Magenfistel angelegt, indem er gerade über dem Cardiateil des Magens den Rückenpanzer eröffnete. „Die Muskulatur wurde auseinandergedrängt, eine kleine Inzision gemacht, sodann eine an ihrem Ende erweiterte und mit einem verbreiterten Rande versehene Kanüle, mit dem engeren Teil voraus, in den Mund des Tieres eingeführt und durch den Oesophagus hindurch in den Magen geschoben, derart, daß sie in der Inzision zum Vorschein kam. Nun wurde die Kanüle derart gestellt, daß der verbreiterte Rand sich gegen die Innenwand des Magens stützte und das Rohr nach außen ragte. Durch einen von außen über die Kanüle geschobenen Kautschukring, der sich gegen den Panzer stemmte, wurde dieselbe in ihrer Lage fixiert und schließlich der Rand der Wunde mit Kollodium verschlossen. Die Tiere überstehen den Eingriff anscheinend ohne wesentliche Schädigung ihrer allgemeinen Kondition und konnten wochenlang beobachtet werden. Durch Umdrehen der Tiere, derart, daß die Mündung der Kanüle nach unten zu liegen kam, gelang es, ohne weiteres jederzeit den ‚Magensaft‘ zu gewinnen“ (zit. nach v. Fürth). Wenn Stamati denselben unter diesen Umständen meist deutlich alkalisch fand, so dürfte dies doch wohl auf den operativen Eingriff zu beziehen sein; denn der einfach ausgeheberte Saft, der sich mit größter Leichtigkeit jederzeit und ohne alle Vorbereitung des Tieres gewinnen läßt, rötet Lackmus ausnahmslos. Daß es sich auch hier nicht um eine freie Säure handelt, geht ganz überzeugend aus dem sonstigen Verhalten des Saftes hervor. Kongorot und Günzburgs Reagens erwiesen sich als indifferent, dagegen ist das Verhalten gegen Tinct. coccionellae und rotes Lackmoid sehr charakteristisch. Die erstere wird durch den Saft blaurot gefärbt, während rotes Lackmoidpapier gebläut wird.

Der Krebsmagensaft verhält sich also gegen die beiden letztgenannten Farbstoffe alkalisch, gegen Lackmus aber sauer. Es erscheint daher am wahrscheinlichsten, daß ein saures Salz die Rötung des blauen Farbstoffes bedingt (vielleicht Mononatriumphosphat).

Nach Keeble und Gamble (44) reagiert die Verdauungsdrüse von *Macromysis* bei Tage alkalisch, bei Nacht aber sauer.

Aus schwer ersichtlichen Gründen hat es Krukenberg bei seinen vergleichend-physiologischen Untersuchungen über Verdauung fast immer vorgezogen, künstlich bereitete Extrakte der betreffenden Drüsen oder Schleimhäute zu prüfen, während das unter natürlichen Umständen wirksame Sekret entweder gar nicht oder vergleichsweise nur wenig Berücksichtigung fand. Es ist wohl nur diesem Umstande zuzuschreiben, daß er auf ganz falsche Wege geleitet wurde, die ihn oft weit vom eigentlichen Ziele abführten. Alle Extrakte, welche möglichst nach Vorschrift Krukenbergs mit Säuren (0,1—0,2 Proz. HCl, 2 Proz. Milchsäure, 0,2—2 Proz. Essigsäure) oder Alkalien aus Krebslebern bereitet wurden, zeigten weder auf rohes noch gekochtes Fibrin die geringste Wirkung, wenn man natürlich von der Säurewirkung selbst absieht. Jordan hat tagelang (2—3 Tage) bei 38° C digeriert, schließlich erfolgte eine teilweise Lösung der stark gequollenen Fibrinflocken, die aber in Kontrollproben mit Säure allein ganz ebenso eintrat. Er fand aber auch einfache Wasserextrakte aus frischen Krebslebern nur wenig wirksam, jedenfalls immer unvergleichlich geringer

als das aus dem Magen geheberte Sekret. Es ist übrigens, mit Rücksicht auf die neueren Erfahrungen über Autodigestion, leicht ersichtlich, daß Drüsenextrakte, welche nach KRUKENBERGS Methode durch vielstündige Digestion der zerkleinerten Organe mit Wasser oder verdünnter Säure und Alkalilösungen bei 38° C gewonnen wurden, kaum etwas Sicheres über die im Sekrete selbst wirksamen Enzyme auszusagen vermögen. Wenn es nun außerdem so leicht und einfach ist, große Mengen von reinem Sekret (Magensaft) zu erhalten, wie bei Krebsen, so lassen sich die Bemühungen KRUKENBERGS, die Leber selbst zu extrahieren, wohl nur aus der vorgefaßten Meinung erklären, daß zwei verschiedene proteolytische Enzyme in der Drüse gebildet werden.

Zu einer definitiven Widerlegung dieser von KRUKENBERG aufgestellten „Doppelenzymlehre" war es durchaus erforderlich, auch seine so bestimmt lautenden Angaben über die Verdauung anderer Crustaceen abermals zu prüfen und namentlich den Hummer zu untersuchen, der, wie schon erwähnt, nur ein „peptisch" wirkendes Enzym in seinem Verdauungssafte besitzen soll. JORDAN fand die Angaben KRUKENBERGS ebensowenig bewährt, wie beim Flußkrebs. Sehr verdächtig erscheint schon die Bemerkung, daß beim Hummer „in einer Lösung von 0,2 Proz. HCl . . . der im Magen eingesammelte Verdauungssaft in wenigen Minuten verdauend auf rohes, nicht aber auf gekochtes Fibrin einwirkte", während beim Flußkrebs „die Wirkung in salzsaurer Lösung ausbleibt, wenn man den wässerigen Drüsenauszug oder das Sekret mit HCl versetzt, weil der entstandene Niederschlag viel oder alles Enzym mitniederreißt". Muß man es nicht für äußerst unwahrscheinlich halten, daß bei zwei so nahe verwandten Tieren das Sekret der Leberdrüse so verschieden sein sollte, daß nur in dem einen Falle bei HCl-Zusatz ein das wirksame Enzym niederreißendes Sediment entsteht, in dem anderen aber nicht? Warum brachte andererseits KRUKENBERG den „natürlichen Verdauungssaft (des Hummers), der wie das Lebergewebe eine schwach saure Reaktion (auf Lackmus) besaß", erst auf einen Gehalt von 2 Proz. Soda, worauf im Laufe von 12 Stunden jede verdauende Wirkung auf rohes Fibrin ausblieb?

Wie beim Flußkrebs, so kann man sich auch ebenso leicht beim Hummer relativ große Mengen (mehrere Kubikzentimeter) Magensaft durch Aushebern mittels einer in den Mund eingeführten Pipette verschaffen. Der Saft ist wie bei *Astacus* braungelb gefärbt, enthält reichlich Eiweißkörper, die durch geringen Säurezusatz ausgefällt werden, rötet intensiv blaues Lackmuspapier und zeigt, mit einem Worte, die größte Uebereinstimmung mit dem Lebersekrete unseres Süßwasserkrebses. Mit Chloroformwasser verdünnt und bei 38° C mit rohem Fibrin zusammengebracht, zeigt sich bald (schon nach 2—3 Stunden) bröckliger Zerfall des letzteren, der mit fast völliger Lösung endet. Gekochtes (koaguliertes) Fibrin wird unter allen Umständen sehr viel schwerer angegriffen, schließlich aber zerfällt es auch und wird gelöst. Ganz dasselbe gilt ebenso bezüglich des Magensaftes von *Astacus*. Auf Essigsäurezusatz entstand auch nach zweitägiger Verdauung von rohem Fibrin mit Hummer-Saft noch eine reichliche Fällung eines globulinartigen Eiweißkörpers. Desgleichen gab das Filtrat beim Kochen eine starke flockige Trübung,

von der wieder abfiltriert wurde. Die völlig klare Flüssigkeit färbte sich bei Zusatz von Kalilauge und einer Spur $CuSO_4$ schön rosenrot (Albumosen) und lieferte nach dem Neutralisieren beim Eindampfen wohlentwickelte Tyrosin-Drusen und Leucin-Kugeln.

Ein mit 0,2 Proz. HCl angefertigtes Extrakt der Mitteldarmdrüse vom Hummer erwies sich selbst bei tagelanger Einwirkung rohem Fibrin gegenüber gänzlich wirkungslos, und ebensowenig ließ sich mit einem Glyzerinextrakt der Drüse eine merkliche verdauende Wirkung erzielen, selbst wenn große Mengen davon zu einer 0,2-proz. HCl- oder 2-proz. Essigsäurelösung hinzugefügt wurden. Die Fibrinflocken quollen, aber lösten sich auch nach Tagen nicht auf. Es ist schwer verständlich, wie Krukenberg bei dem in der Einleitung beschriebenen analogen Versuch mit in Säure gequollenem Fibrin zu einem so ganz entgegengesetzten Resultate kommen konnte.

Auf alle Fälle ist auf Grund der hier zur Besprechung stehenden Untersuchungen Jordans die Existenz der von Krukenberg als „Homaropepsin" bezeichneten Pepsinmodifikation durchaus zu bestreiten.

Die alte Auffassung von Hoppe-Seyler, daß sich im Lebersekret von *Astacus*, welches sich im Magen angehäuft findet, ein in seiner Wirkung dem Trypsin im wesentlichen entsprechendes proteolytisches Enzym findet, muß entschieden aufrecht erhalten werden. Nichts ist leichter, als sich von dieser Tatsache zu überzeugen. Man hebere einem hungernden Krebs den im Magen enthaltenen Saft aus (wobei sich bisweilen mehr als 1 ccm ergibt), verdünne mit etwa 50 ccm Chloroformwasser und digeriere eine entsprechende Quantität rohen Fibrins in einem verschlossenen Fläschchen bei 30—40° C, so beginnt der ohne jede Quellung erfolgende bröcklige Zerfall der Flocken bereits nach 2—3 Stunden. Nach 12 Stunden ist in der Regel alles Fibrin bis auf geringe Reste gelöst. Die klare, schwach gelb gefärbte Verdauungsflüssigkeit gibt bei Zusatz verdünnter Essigsäure einen ziemlich reichlichen feinflockigen Niederschlag eines globulinartigen Eiweißkörpers. Das Filtrat trübt sich beim Kochen neuerdings, worauf abermals filtriert wird. Die klare Flüssigkeit gibt mit KOH und $CuSO_4$ sehr deutliche Rotfärbung (Albumosen). Auch nach dem Aussalzen mit Ammoniumsulfat fällt die Biuretprobe positiv aus (Peptone), indem nach Zusatz von viel NaOH-Lauge und recht wenig $CuSO_4$ eine schön rosenrote Färbung eintritt.

Nach 3-tägigem Digerieren einer anderen Probe (bei 38° C) trat auf Zusatz von Essigsäure keine merkliche Trübung mehr ein, und auch beim Kochen war die Eiweißfällung sehr viel geringer als nach kurzer Verdauungszeit. Eine Probe des klaren Filtrates lieferte, mit Bromwasser versetzt, eine sehr deutliche Tryptophanreaktion. Beim Eindampfen der neutralisierten eiweißfreien Flüssigkeit schieden sich aus dem braunen Sirup so massenhaft Leucinkugeln und Tyrosindrusen aus, daß es schwer zu begreifen ist, wie Krukenberg zu der Meinung kommen konnte, die genannten beiden Aminosäuren würden durch das „tryptische" Enzym aller Arthropoden überhaupt nicht gebildet. Extrahiert man den Sirup mit kochendem Alkohol und läßt langsam verdunsten, so erhält man noch schöner ausgebildete Leucin-Kugeln und Drusen in Masse ohne Tyrosin. Wird dagegen der Rückstand mit heißem Wasser aufgenommen und

zum langsamen Verdunsten hingestellt, so fällt, umgekehrt, massenhaft Tyrosin in schön entwickelten Drusen aus, während Leucin so gut wie ganz fehlt. Trotz der überaus charakteristischen mikroskopischen Bilder dieser beiden Aminosäuren hat sich JORDAN doch auch noch durch Anstellung der üblichen Reaktionen (SCHERERS Probe, MILLONS Reaktion, Reaktion von *Piria*, vgl. HOPPE-SEYLER, Chem. Analyse, 6. Aufl., 1893, p. 135 u. 188) von der Qualität der betreffenden Substanzen überzeugt, so daß an ihrem regelmäßigen Vorhandensein nicht der geringste Zweifel bestehen kann. Bei einem ebensolchen Verdauungsversuch mit Hummersaft entstanden beim langsamen Verdampfen des heiß bereiteten alkoholischen Auszuges neben Leucin und Tyrosin auch noch große wasserhelle Kristalle in großer Zahl, deren Natur nicht näher festzustellen war.

Was nun die Wirkung des Krebsmagensaftes auf die N-freien Nährstoffe anlangt, so hat schon HOPPE-SEYLER Saccharifizierung und Fettspaltung beobachten können. Die Verzuckerung einer verdünnten Stärkelösung geht sehr energisch vor sich, es läßt sich nach Zusatz weniger Tropfen des ausgeheberten frischen Saftes schon in allerkürzester Zeit (0,5—1 Min.) das Vorhandensein von Erythrodextrin und Zucker nachweisen, so daß sich dieser Verdauungssaft zur Demonstration jenes hydrolytischen Spaltungsvorganges ganz besonders gut eignet. Demgegenüber erscheint die Behauptung KRUKENBERGS, dessen Vorsicht sonst nicht so groß zu sein pflegt, auffallend, man könne über die diastatische Wirkung des Saftes nichts aussagen, ehe man nicht den stets vorhandenen Zucker aus dem Magensaft entfernt habe. Nach JORDAN finden sich in dem vom Eiweiß befreiten Saft hungernder Tiere höchstens Spuren von Zucker. Auch Fett (Milch) wird vom Mitteldarmsekret des Krebses energisch gespalten. Es kommt noch hinzu, daß nach den Untersuchungen von BIEDERMANN und MORITZ (8) das in Rede stehende Sekret auch noch eine „Cytase“ (Cellulose spaltendes Enzym) enthält, so daß wir es mit einem äußerst wirksamen Verdauungssaft zu tun haben, der sich am ehesten dem Pankreassekret der Wirbeltiere vergleichen läßt.

F. Die resorptive Funktion der Mitteldarmdrüse der Crustaceen.

Wenn man bloß die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt, wie sie bei den Entomostraken gegeben sind, so würde man kaum auf die Vermutung kommen können, daß die Mitteldarmdivertikel etwas anderes vorstellen, als drüsige Anhänge des Verdauungskanales, da für die Resorption der Verdauungsprodukte in dem dahinter gelegenen langen Darmabschnitt überreichlich Gelegenheit gegeben ist. Ganz anders aber liegen die Dinge bei den meisten höheren Crustaceen und insbesonders den Decapoden, bei welchen schon die anatomische Beschaffenheit der Epithelauskleidung des langen Enddarmes eine wesentliche Anteilnahme an der Resorption ausschließt oder doch mindestens sehr erschwert. J. FRENZEL hat freilich in Anbetracht der Kürze des Mitteldarmes keinen Anstand genommen, auch dem chitinisierten „Enddarm“ der Decapoden eine resorptive Funktion zuzuerkennen, ja es sind sogar Stimmen laut geworden, welche die Resorption in den Kaumagen verlegen wollten.

Tursini (67) injizierte Kohlenpulver, gefärbtes Oel u. dgl. in den Magen von Krebsen und fand dann nach längerer oder kürzerer Zeit gefärbte Partikelchen im Innern der die Portio pylorica auskleidenden hohlen Chitinhaare. Er gelangte infolgedessen zu der Annahme, diese Anhangsgebilde seien analog den Darmzotten höherer Tiere bestimmt, die Resorption von Verdauungsprodukten zu vermitteln. Auch in der Bearbeitung der Crustaceen von A. Gerstaecker und A. E. Ortmann in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches (31, Bd. 5, Abt. 2) wird noch der Kaumagen als der für die Resorption wesentlichste Teil des Verdauungstraktus bezeichnet, und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil der Mitteldarm zu klein sei.

Ganz wie bei den Aphroditen spielen hier die Divertikel des Mitteldarmes, die wir eben als Verdauungsdrüsen kennen lernten, auch bei der Resorption der Verdauungsprodukte die wesentlichste Rolle. Schon vor langer Zeit finden wir die Vermutung ausgesprochen, daß die „Leber" des Krebses der Resorption der Verdauungsprodukte diene.

So zitiert bereits Rösel v. Rosenhof (1755) im III. Teil seiner Insektenbelustigungen (p. 326): „daß Bellonius beym Gesner sage, der Magen des Krebses werde von einer Materie umgeben, so er Matis nennet, welche Viele fälschlich für dessen Koth, er aber für die Leber hielte; und Willis schreibet: an dem Magen seyen zu beeden Seiten zwey drüsigte Körper angewachsen, die voller Gefäse und verwickelter Gänge seyen, auch gleichsam die dünnen Gedärme vorstellen, welche sich hernach mit zwey immer spitziger zugehenden Lappen zu unterst bis in den Leib erstrecken. In diese Körper gehen aus dem Magen einige Oeffnungen, so dass, wenn man in selbigen hineinbläset, die Lufft in dieselben dringet und sie auflauffen machet. Diese Theile werden in den rindichten, wie in den hartschaligten Fischen insgemein für die Leber gehalten, und sie scheynen auch in der That statt der Leber und des Gekröses dazu seyn, den zärtern Theil des in dem Magen zubereiteten Dauungssafftes aufzunehmen, mehr zu reinigen und so denn dem Lebenssafft beyzumischen."

Den Anschauungen J. Frenzels gegenüber, der mit aller Bestimmtheit erklärte, daß die zu resorbierenden Stoffe in die Anhänge des Darmrohres, „die große Drüse (Leber) und in die dorsalen Schläuche nicht eintreten", bedeuten die Arbeiten von St. Hilaire (37, 37a) und Cuénot (17, 17a) einen wesentlichen Fortschritt.

Cuénot fütterte verschiedene Crustaceen (*Astacus, Palaemon, Carcinus, Portunus*) mit Fleisch, das mit Fuchsin gefärbt worden war, oder aber er injizierte vom Munde aus zähflüssige, Indigokarmin oder Methylgrün enthaltende Nährlösungen. Wurde der in voller Verdauung begriffene Krebs einige Tage später untersucht, so konnte festgestellt werden, daß neben der Strömung, welche das Lebersekret in den Magen leitet, auch noch eine solche existiert, welche die löslichen Verdauungsprodukte in die Leber hineinführt. „On constate facilement, que tous les coecums hépatiques sont remplis d'un liquide coloré par la substance ajoutée à la nourriture, mais qui ne renferme absolument aucune particule solide." Die Leberschläuche sind von einem Netze von Muskelfasern umsponnen, durch deren Kontraktionen die Strömungen erzeugt werden dürften. Während das Lebergewebe reichlich Farbstoff aufgenommen hatte, war bemerkenswerterweise der Darm in seiner ganzen Ausdehnung, also auch der Mitteldarm, ganz ungefärbt geblieben. Die Resorption war auf die allerdings kolossale Oberfläche der Leberschläuche beschränkt geblieben.

Zu ähnlichen Ergebnissen war bereits früher St. Hilaire gelangt, indem er bei Flußkrebsen mit Hilfe einer in den Anus eingeführten und mit einer Pravazschen Spritze verbundenen Kanüle Farbstofflösungen in den Darm injizierte.

Methylenblau wurde in beträchtlicher Menge in die Leber aufgenommen und darin festgehalten, während Vesuvin gleichfalls aufgenommen wurde, sich jedoch dann im Körper weiter verbreitete. Diese Versuche St. Hilaires können aber kaum etwas für die Annahme einer normalen resorptiven Funktion der Krebsleber beweisen; denn injiziert man Farbstofflösungen per anum bei bloßgelegtem Darm am geöffneten Tier, so sieht man, daß es auf diesem Wege verhältnismäßig leicht gelingt, die Leberschläuche mechanisch zu injizieren. Es ist daher zur Erzielung einwandfreier Resultate durchaus nötig, die Fütterung per os zu wählen, wie es auch Cuénot getan hat. Gute Resultate erzielte neuerdings Jordan auch durch „Fütterung" mit Ferrum oxydatum saccharatum. Mittels eines gebogenen Glasrohres brachte er eine starke Lösung in den Kaumagen, worauf die Tiere ins Wasser gesetzt wurden. Nach 4—5 Tagen, während welcher Zeit die „Fütterung" öfters wiederholt wurde, wurden die Tiere getötet und die Leber, Pylorus, Mittel- und Enddarm in Sublimatalkohol gehärtet. An Schnitten, mit welchen dann die Berlinerblau-Reaktion angestellt wurde, und die mit Karmin nachgefärbt waren, fanden sich in den „Fettzellen" der Mitteldarmdrüse reichliche blaue Vakuolen, im Pylorus, Coecum, Mittel- und Enddarm jedoch nichts.

Da auf Grund der Versuche Cuénots die Aufnahme gelöster Substanzen seitens der Krebsleber außer allem Zweifel stand, so richtete Jordan sein Hauptaugenmerk auf die Frage, ob auch feste Partikel in die Mitteldarmdrüse eindringen können. Zu dem Zwecke brachte er den Krebsen zunächst in Wasser aufgeschwemmtes Karminpulver in den Magen, worauf sich dasselbe in reichlicher Menge in den Leberschläuchen fand. (Fig. 172.) Kaumagen, Pylorusteil und die Ausführungsgänge der Drüse, alles war gleichmäßig mit Karminkörnchen erfüllt, so daß ein Zweifel über den Weg, den der Farbstoff genommen hat, nicht wohl möglich ist. In die Drüsenzellen selbst drangen die Körnchen niemals ein. Die nächstliegende Vermutung, daß die Farbkörnchen mechanisch in die Drüsenausführungsgänge hineingepreßt wurden, erscheint aus dem Grunde ausgeschlossen, weil die zwischen Cardia- und Pylorusteil des Magens befindliche Falte diesen von jenem beim Einblasen von Flüssigkeit fast vollständig abschließt. Eher wird man den Cardiateil zersprengen, als es gelingt, die Ausführungsgänge der Drüse vom Munde aus zu injizieren. Im günstigsten Falle gelangen winzige Mengen in den Pylorusteil, nie jedoch in der zum „Füttern" notwendigen Zeit und bei dem angewandten geringen Drucke. Um gute Resultate zu erzielen, muß man die Tiere etwa 5 Tage nach der „Fütterung" leben lassen, während welcher Zeit man gut tut, die „Fütterungen" zu wiederholen. Interessant ist die Beschaffenheit des Kotes solcher Krebse. Es lassen sich daran zwei Portionen unterscheiden, dickere wurstförmige Massen von etwa 1,5 mm Durchmesser (dem Darmkaliber entsprechend) und feinere fadenförmige Partien von 0,2—0,35 mm Durchmesser, die offenbar den unverdaulichen aus der Mitteldarmdrüse kommenden Massen entsprechen. Beides besteht in unserem Falle aus fest zusammengepreßten Karminkörnchen. „Füttert" man Krebse mit einem ziemlich dickflüssigen Brei von mit Wasser angerührtem Mehl- und Lackmuspulver, indem man während 3—5 Tagen täglich eine entsprechende Portion mittels eines Glasröhrchens durch den Mund in den Magen injiziert, so findet man nachher die



Fig. 172. *Astacus fluviatilis.* Schnitt durch die „Leber" eines mit Karmin gefütterten Krebses (nach Jordan).

Leber schon bei makroskopischer Untersuchung sehr deutlich gerötet und erkennt bei Lupenvergrößerung, daß fast jeder einzelne Schlauch mit einer roten Flüssigkeit gefüllt ist. Nur äußerst spärlich finden sich dagegen im Lumen der Drüsenschläuche kleinste Stärkekörnchen, die man durch Zusatz von Jod-Jodkaliumlösung leicht sichtbar machen kann. In den meisten Schläuchen konnte Jordan feste Stärke überhaupt nicht nachweisen. Offenbar gestatten beim Krebs die anatomischen Verhältnisse nur den Eintritt feinster körperlicher Elemente. Dem eben erwähnten Versuch kommt übrigens noch insofern eine gewisse Bedeutung zu, als er einwandfrei beweist, daß schon das normale Sekret innerhalb der Drüsenschläuche gegen blauen Lackmusfarbstoff sauer reagiert.

Die Resultate der Karminfütterung ließen erwarten, daß es sich mit einer Fettemulsion ganz ähnlich verhalten würde, so daß die Leber auch für Fett die wesentlichste Resorptionsstätte bildete. Indessen hat sich wider Erwarten herausgestellt, daß gerade in bezug auf diesen Punkt die Verhältnisse nicht so einfach liegen, als es von vornherein den Anschein hat. Füttert man, wie dies schon Cuénot tat, Krebse (*Astacus*, *Carcinus*, *Cancer*, *Portunus*, *Eupagurus*, *Palaemon*) mit fettem Fleisch oder mit einem ölhaltigen Teige, so findet man, wenn man die Tiere nach 3 Tagen öffnet, Magen und Darm von einer fetthaltigen Emulsion erfüllt. Wird nun der Verdauungstrakt nach Behandlung mit Flemmingscher Lösung untersucht, so vermißt man jede Spur von Fett in den mit einer undurchdringlichen Cuticula versehenen Chitinzellen des Magens und Enddarmes. Dagegen erweisen sich (nach Färbung mit Osmiumsäure) sämtliche Zellen des Mitteldarmes von Fetttröpfchen durchsetzt; die letzteren finden sich im Protoplasma verteilt, lassen jedoch den innersten Teil der Zelle frei. Untersucht man den Darm hungernder Tiere, so findet sich in keiner Epithelzelle auch nur eine Spur von Fett. Die Ausdehnung des Mitteldarmes, die für die Fettresorption zur Verfügung steht, ist je nach der Gattung außerordentlich verschieden. So entfällt bei *Astacus* und *Galathea* auf den Mitteldarm nur etwa ein Zwanzigstel der gesamten Darmlänge, während bei den Paguriden der Mltteldarm etwa zwei Drittel der ganzen Ausdehnung des Verdauungstraktes umfaßt und überdies durch eine reichliche Ausbildung von Blindschläuchen eine weitere Vergrößerung seiner Oberfläche erfährt. Für die Blindsäcke hat Cuénot ausdrücklich festgestellt, daß sie an der Fettaufnahme partizipieren; man wird aber, wie v. Fürth ganz richtig bemerkt, schwerlich fehlgehen, wenn man überdies eine Beteiligung der Leberschläuche annimmt, zumal dieselben ja auch nichts weiter darstellen als Ausstülpungen des Mitteldarmes. Demungeachtet stellen sich einem exakten Nachweis große Schwierigkeiten entgegen. Wie schon früher erwähnt wurde, enthalten die reifen „Leberzellen" immer schon reichlich Fetttropfen, welche teils farblos, teils gefärbt erscheinen. Es genügt, einige frische Leberschläuche unter Zusatz von Krebsblut, und geschützt vor Druck, mikroskopisch zu untersuchen, um sich selbst an lange hungernden Tieren von dem außerordentlich reichen Fettgehalt zu überzeugen. Ganz allgemein finden sich die kleinsten und spärlichsten Tröpfchen in der Spitze der einzelnen Schläuche, so daß dieselbe heller und durchsichtiger erscheint als die mehr basal gelegenen Teile. Daß es sich wirklich um Fett handelt, geht überzeugend aus dem Verhalten der Tropfen gegen Osmiumsäure, sowie gegen Alkohol und Aether hervor. Durch die erstere werden sie intensiv geschwärzt, während in Alkohol gehärtete und mit Aether extrahierte Leberstücke an Stelle der Tröpfchen Lücken (Vakuolen) erkennen lassen. Jordan erblickt in dem so reichlich angehäuften Leberfett der Krebse Reservematerial, welches zum Teil den gleichen Ursprung haben dürfte wie etwa das Fett im Darmepithel eines in der Verdauung getöteten Wirbeltieres, zum anderen Teil aber vielleicht unabhängig von resorptiven Vorgängen in den Zellen gebildet wird.

Füttert man einen gesunden lebhaften Krebs, der, wie stets, in fließendem

Wasser gehalten werden muß, mit einem dickflüssigen Brei aus Milchrahm und etwas Mehl in der schon beschriebenen Weise während 3—5 Tagen (täglich einmal), tötet dann das Tier und untersucht kleine Stückchen der frischen Mitteldarmdrüse in Krebsblut, so zeigen sich die Schläuche auffallend stark fetthaltig. Niemals konnte JORDAN Tröpfchen im Lumen der Drüsenschläuche mit Sicherheit erkennen, dagegen erweisen sich die Resorptionszellen ganz erfüllt mit Fetttropfen verschiedener Größe. Zum Zwecke einer genaueren histologischen Untersuchung wurden ganz kleine Stücke der frischen Drüse in FLEMMINGsche Lösung gebracht, nach gehörigem Auswaschen in Alkohol entwässert und, um eine weitere Lösung von Fett nach Möglichkeit zu vermeiden, einfach mit dem Rasiermesser geschnitten. Zum Vergleiche werden Drüsenstückchen von einem Hungertier (3 Wochen ohne Nahrung) ganz ebenso behandelt. Bei der darauffolgenden Untersuchung dünner Schnitte ergaben sich so auffallende Unterschiede, daß auf den ersten Blick die dem Hungertiere entsprechenden Schnitte durch den viel geringeren Gehalt an (geschwärzten) Fetttropfen erkennbar waren. Das Fett erschien in den Resorptionszellen stets vorwiegend in den basalen Abschnitten angehäuft.

Sehr bemerkenswert ist die von GÉRARD (30) untersuchte Zusammensetzung des Leberfettes einer von den Neu-Hebriden stammenden Landkrabbe (*Birgus latro*). Es ergab sich nämlich, daß dieses Fett hauptsächlich aus dem Glyzerid der Laurinsäure ($C_{12}H_{24}O_2$) besteht. Daneben finden sich nur geringe Mengen von Stearinsäure, Palmitinsäure, Caprinsäure, Caprylsäure und anderen gesättigten und ungesättigten Fettsäuren in Form ihrer Glyzeride. Die Nahrung von *Birgus latro*, dem sogenannten Palmendieb, besteht hauptsächlich aus Kokosnüssen. Das Kokosfett besteht aus einem Gemenge von Glyzeriden der Laurin-, Myristin-, Palmitin-, Capryl-, Caprin- und Capronsäure, und es liegt, wie v. FÜRTH bemerkt (l. c. p. 232), jedenfalls nahe, anzunehmen, daß die Zusammensetzung des Leberfettes in hohem Grade von der Beschaffenheit der Nahrung abhängig sei.

Bei den äußerst geringen Dimensionen des Mitteldarmes der Decapoden einerseits, der enormen Oberfläche, welche dagegen die Leberschläuche darbieten, andererseits erscheint natürlich für die physiologische Bewertung der resorptiven Funktion der Mitteldarmdrüse der sichere Nachweis von größter Bedeutung, daß der lange Enddarm überhaupt nicht zu resorbieren vermag. ST. HILAIRE trug bei Flußkrebsen die obere Partie des Panzers im Bereich der Abdominalsegmente ab; dann wurde die über dem Darm verlaufende Aorta beiseite geschoben, der abdominale Darmabschnitt mit einer Nadel umstochen, Pepton injiziert und abgebunden. Auch nach 6—8-stündigem Verweilen des Peptons im Darme konnte ein Uebergang desselben in das Blut niemals konstatiert werden, während dagegen eine Vesuvinlösung unter den gleichen Bedingungen mit Leichtigkeit in die Körperflüssigkeiten überging. Wurde der mit Pepton gefüllte und abgebundene Darm herausgeschnitten und in physiologische Kochsalzlösung gelegt, so führte er noch mehrere Stunden lang peristaltische Bewegungen aus. Doch auch nach 12 Stunden konnte kein Pepton in der umgebenden Flüssigkeit nachgewiesen werden; auch war das Pepton aus dem Inneren des Darmes nicht verschwunden.

Endlich wurde ein Krebsdarm in kleine Stücke zerschnitten und 15—20 Stunden bei Zimmertemperatur oder 6—8 Stunden bei Brutofenwärme in einer peptonhaltigen, physiologischen Kochsalzlösung belassen. In keinem Falle konnte ein Verschwinden von Pepton beobachtet werden. ST. HILAIRE gelangte so schließlich zu der Ueberzeugung, daß wie für Farbstoffe, so auch für die Eiweißverdauungsprodukte nicht der Darm, sondern die Leber als Resorptionsorgan anzusehen sei.

Was zunächst die Versuche am herausgeschnittenen oder gar zerstückelten Enddarm anlangt, so wird man ihre Beweiskraft nicht allzu hoch einschätzen dürfen, denn es können hier ganz andere Verhältnisse vorliegen als bei Warmblütern (Säuge-

tieren), und es scheint vor allem auch die Beobachtungszeit zu kurz, um einigermaßen sichere Schlüsse zu ziehen, da wir erfahrungsgemäß wissen, daß Krebse auch bei normaler Fütterung nur langsam verdauen bezw. resorbieren. Wenigstens scheint dafür das verhältnismäßig späte Eindringen von Nahrungsbestandteilen in die Leber zu sprechen, wie es Cuénot fand, und wie es auch Jordan beobachtete. Jordan bemühte sich, bei Krebsen die Ausführungsgänge der Mitteldarmdrüse zu unterbinden und dann nach „Fütterung" (d. h. Injektion per os) mit Lösungen von Witte-Pepton, wenn möglich, quantitativ, durch Bestimmung des N-Gehaltes, der Lösung der vorliegenden Frage näher zu treten, stieß aber auf sehr große technische Schwierigkeiten. Nur in einem einzigen Falle gelang es, beide Ausführungsgänge zu unterbinden und das Tier 3 Tage am Leben zu erhalten. Es zeigte sich, daß der „Magen" noch fast alles enthielt, was injiziert worden war, eine Resorption hier also nicht stattgefunden hatte. Daß aber auch der Enddarm innerhalb 24 Stunden nicht in merklichem Grade Pepton resorbiert, geht aus folgendem Versuche hervor. Einem Krebs wurde der Panzer dorsal zwischen Herz und Magen geöffnet und eine feine, gebogene Sonde unter den Darm geschoben, dieser gehoben und durch Auflegen der Sonde auf beide Wundränder festgestellt. Dicht hinter den beiden Ausführungsgängen der Mitteldarmdrüse wurde dann der Darm geöffnet, nach Einführung einer Kanüle mit Leitungswasser ausgespritzt und schließlich an beiden Seiten des Einschnittes fest abgebunden. Nach Verschluß der Wunde wurde dem Tiere per anum eine Peptonlösung von bekanntem N-Gehalt eingespritzt, der Darm am After umstochen und abgebunden. Bei Bestimmung des N-Gehaltes im Inhalte ergab sich nach 24 Stunden kein die Fehlergrenzen übersteigender Verlust.

Auf Grund aller im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen, bei deren Darstellung ich Jordan folgte, darf man wohl behaupten, daß die sogenannte „Leber" der Decapoden physiologisch und morphologisch nichts weiter ist als der in Drüsenform umgestaltete Hauptteil des Mitteldarmes. Dem Mitteldarmrest kommt im wesentlichen die gleiche Funktion zu wie der Drüse, wenigstens soweit es sich um Resorption handelt.

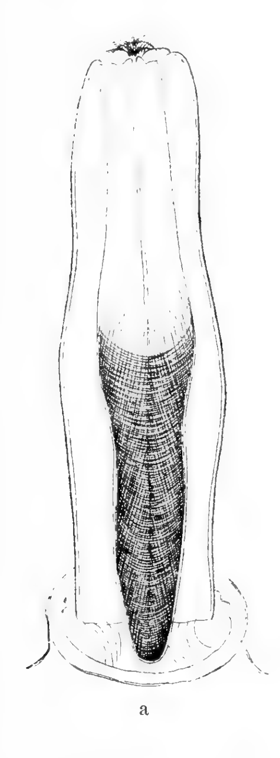
G. Die physiologische Morphologie des Pylorusabschnittes des Kaumagens.

Wenn, wie nach den mitgeteilten Erfahrungen nicht bezweifelt werden kann, der „Leber" der Decapoden neben ihrer Bedeutung als Verdauungsdrüse auch noch die Funktion zukommt, die löslichen Verdauungsprodukte zu resorbieren, wobei es natürlich notwendig ist, daß dieselben bis in die Endverzweigungen des ganzen komplizierten Kanalsystemes der Mitteldarmdrüse gelangen, so müssen auf der anderen Seite auch Einrichtungen vorhanden sein, um das Eindringen größerer, besonders unverdaulicher Nahrungspartikel in die feinen Lebergänge zu verhindern, deren zartes, sehr verletzliches Epithel mechanischer Schädigung ausgesetzt sein würde. Das letztere gilt ja freilich auch vom Darmepithel in unzähligen anderen Fällen (man denke an *Hydra* und viele der Sand und Erde in Masse verschluckenden Würmer und Echinodermen (Holothurien), doch sind die betreffenden Zellen hier immerhin widerstandsfähiger, und bietet die Weite des Darmrohres auch eher Garantien gegen solche Schädigungen.

Einer Vorrichtung, geeignet, die gröberen Teile an dem Eindringen in den eigentlichen Verdauungsdarm (Mitteldarm) zu hindern, begegnen wir schon im Vorderdarm der gewöhnlich zu den Crustaceen gerechneten Pantopoden, die so vollkommen zu

funktionieren scheint, daß feste Teile überhaupt nicht in den Darm gelangen, sondern von dem „Reusenapparat“ entweder in solcher Weise zerkleinert werden, daß sie für die Verdauungssäfte ohne Rückstand auflösbar sind oder aber schon vorher entleert werden. (DOHRN, 23.) Jedenfalls ist bei den Pycnogoniden die Abwesenheit jeder Fäkalmasse bemerkenswert.

Trotz tausendfacher Beobachtung lebender Pantopoden konnte DOHRN nie den Austritt geformter Bestandteile aus dem After bemerken und bemerkte auch niemals gefärbte Flüssigkeiten im Afterdarm. Der eben erwähnte „Reusenapparat“ nimmt die hintere Hälfte des sogenannten „Schnabels“ ein und besteht aus zahllosen langen, feinen Stacheln, welche reihenweise neben- und hintereinander stehen, und Bogenleisten aufsitzen, welche dem Schnabelgerüste angehören (Fig. 173).



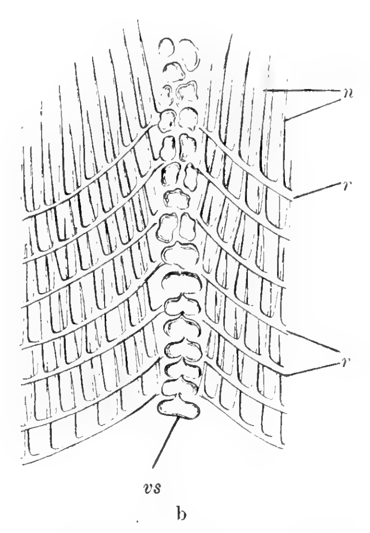


Fig. 173. *Phoxichilus vulgaris.* a Schnabel mit Reusenapparat, b ein Stück des Reusenapparates stark vergrößert. *r* Reifen desselben, *n* darauf stehende Nadeln, *vs* Verbindungsstücke an die sich Rückziehmuskeln ansetzen (nach DOHRN).

„Die Stacheln oder Nadeln dieses Reusenapparates stehen bei den meisten Pantopoden so dicht, daß es ganz unmöglich wäre für irgendeinen Gegenstand, durch ihn hindurchzukommen, ohne an den Hunderten oder Tausenden von Nadelspitzen hängen zu bleiben oder langsam zerrieben zu werden. Die Muskulatur des Reusenapparates ist offenbar ganz vortrefflich dazu eingerichtet, die einzelnen Leisten und mittels derselben die auf ihnen sitzenden Stacheln oder Nadeln gegen die übrigen ein weniges zu bewegen, also eine reibende und allmählich zerreibende Tätigkeit auszuüben und zu verhindern, daß irgendwelche feste Körper in den eigentlichen Darmkanal geraten. Zur Unterstützung dieser Funktion des Reusenapparates ist offenbar noch eine andere Einrichtung bestimmt. Bei vielen Pantopoden findet sich nämlich zwischen dem Reusenapparat und der Mundöffnung die Wandung des inneren Schnabelgerüstes mit vielen kleinen, meist rückwärts gerichteten scharfen Zähnen besetzt. Diese müssen die Wirkung haben, die Gegenstände, welche in das Innere

des Schnabels gelangen, festzuhalten und dadurch die gegen sie gerichtete stechende und reibende Aktion des Reusenapparates zu erleichtern. Offenbar hängt mit der Funktion dieser Zähnchen die Richtung der oberen Muskulatur des inneren Schnabelgerüstes zusammen. Denn während die Muskeln des Reusenapparates, welche sich direkt an die Reifen ansetzen, die Nadeln derselben nach vorwärts schieben, ziehen diejenigen Muskeln, welche sich an die vorderen, mit den rückwärts gerichteten Zähnchen besetzten Teile des inneren Schnabelgerüstes inserieren, diese Zähnchen nach rückwärts. Was also zwischen Reusenapparat und Zähnchen gerät, kann durch die gegeneinander arbeitende Muskelaktion zerrieben werden.“ (Dohrn.)

Dohrn ist, wie man sieht, weit entfernt, aus seinen Beobachtungen zu schließen, daß die Pantopoden überhaupt keine geformte Nahrung aufnehmen, sondern drückt sich in dieser Beziehung sehr vorsichtig aus. Pütter aber hat, glaube ich, sehr mit Unrecht die betreffenden Tatsachen zugunsten seiner Theorie der Ernährung der Wassertiere zu verwerten gesucht. Es scheint von vornherein undenkbar, daß sich eine so komplizierte Einrichtung, wie der Reusenapparat, entwickelt und erhalten hätte, wenn ihm nicht eine wichtige Funktion zukäme, auch ist daran zu erinnern, daß es Tiere mit wohl ausgebildetem und normal funktionierendem Darm gibt, bei welchen eine Verbindung zwischen dem verdauenden Abschnitt und dem Enddarm überhaupt nicht existiert (Larven von Hymenopteren), was bei den Pantopoden aber wohl der Fall ist. Es kann daher das Fehlen geformter Exkremente auch nicht als Beweis dafür gelten, daß der Darm nur unzulänglich funktioniert. Daß das häufige oder regelmäßige Fehlen von festen Nahrungsbestandteilen im Verdauungstraktus weder bei den Pantopoden noch sonst bei irgendeinem Tiere an sich in keiner Weise so gedeutet werden kann, als ob in solchem Falle die geformte Nahrung unzureichend zur Deckung des Stoffbedarfes wäre, zeigt am besten das Beispiel von *Hydra*, die, wie schon Trembley hervorhob, fast regelmäßig mit leerem Magen gefangen wird und dennoch eines der gefräßigsten Tiere ist. (Das gleiche gilt von *Cordilophora*.)

Ganz ähnliche Reusen- und Filterapparate, wie im Vorderdarm der Pantopoden, finden sich nun auch im Kaumagen vieler höheren Krebse sowie in den Mitteldarmdivertikeln (Leberschläuchen) der Aphroditen. Bei diesen letzteren gelangt, wie schon früher besprochen wurde, die stets reichlich mit Crustaceenpanzerstückchen und wohl auch mit Sand durchsetzte Nahrung, nachdem sie einen muskelkräftigen Zerkleinerungsapparat (Oesophagus) durchsetzt hat, in einen Darm, der an seinen Seiten 18 Paar Blindschläuche trägt, welche mit einer ziemlich breiten Ampulle am Darm aufsitzen und sich dann in die Leibeshöhle erstrecken. Der Filterapparat sitzt nun in den Ampullen, und wurde sein eigentümlicher Bau schon früher geschildert. An Stelle der 18 Paare auf die ganze Länge des Darmes verteilter Divertikel tritt bei den Decapoden die kolossal entwickelte paarige Mitteldarmdrüse (Leber), die mit je einem Ausführungsgang in den kleinen Rest des Mitteldarmes mündet, welcher sich nicht an ihrer Bildung beteiligt hat. Wie schon früher erwähnt wurde, lassen sich an dem Kaumagen zwei Abschnitte, der Cardiateil (eigentlicher Kaumagen) und der Pylorusabschnitt, unterscheiden, welcher letztere die Einrichtungen enthält, die dazu dienen sollen, die resorbierenden Teile des Inhaltes von den gröberen Rückständen abzufiltrieren und jene in die zugleich resorbierenden Drüsenschläuche zu leiten. Wir verdanken Jordan eine vortreffliche Arbeit über diesen Gegenstand, deren wesentlichste Resultate im folgenden zu besprechen sind.

Der Uebergang von der Cardia zum Pylorus ist (bei *Astacus*) überaus eng, da sich der freien Passage eine stark behaarte „Cardiopyloricalklappe" entgegenstellt. So gelangt denn in den Pylorus nur eine Nahrung, die, mechanisch (und chemisch) zerkleinert, bereits von den gröbsten Hartteilen befreit ist. Diese, etwa ganze Fischskeletteile (Hummer), werden per os ausgestoßen. Die gesiebte Nahrung nun gelangt in eine Art Vorraum (Fig. 174 *V. R.*) und aus diesem in einen zweiten, den „Stauraum", der zu beiden Seiten von je einer ovalen Platte eingefaßt ist (Fig. 174 A u. B). So leicht verhältnismäßig der Zugang zu demselben ist, so erschwert ist der Austritt.

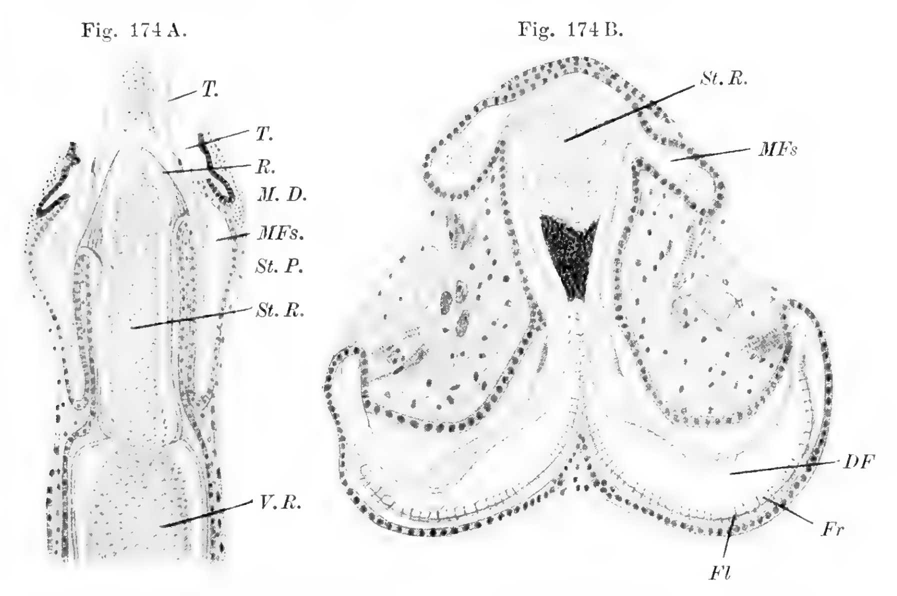


Fig. 174 A. Horizontalschnitt durch den Pylorus mit Mitteldarm und einem Teil vom Enddarm (*Astacus*). B Querschnitt durch den Pylorusteil des Magens. *MFs* Mitteldarmfilter, *DF* Drüsenfilter, *Fl* Filterleisten, *Fr* Filterröhren, *V. R.* Vorraum, *M. D.* Mitteldarm, *R.* Reuse, *T.* Trichter, *E. D.* Enddarm, *St. R.* Stauraum, *St. P.* Stauplatte (nach JORDAN).

Man hat es hier mit einer Art Presse zu tun, die alle gelöste und ganz fein verteilte Nahrung nach oben und unten in komplizierte Filterapparate abpreßt (Fig. 174 A u. B) *M. F.* u. *D. F.*). Die beiden „Stauplatten" (*St. P.*) enden nach dem Mitteldarmrest zu in Spitzen, die so aufeinander passen, daß ein konisches Rohr entsteht, und dergestalt sind die beiden Spitzen mit gegeneinander gebogenen Chitinsäumen versehen, daß es dem Inhalt nur möglich ist, den Conus an seiner recht feinen Mündung zu verlassen, eine Einrichtung, die eine kräftige Stauwirkung gewährleistet. Diesen ganzen Conus nennt JORDAN „Reuse" (*R.* Fig. 174 A). Jene Mündung nun paßt in ganz wunderbar exakter Weise in ein Chitinrohr, früher „mittlere Pylorusklappe", neuerdings Trichter (*T*) genannt, welches, dem Pylorus angehörend, den Mitteldarm (*M. D.*) durchsetzt und in den Enddarm (*E. D.*) ragt[1]). Wozu diese Einrichtung dient, ist ohne weiteres klar: Die Preßrückstände, d. h. alle die Bestandteile der Nahrung, welche die Filtervorrichtungen nicht haben passieren können, gelangen durch die Reuse in den Trichter und aus diesem in den chitinisierten Enddarm, ohne also die

1) CUÉNOT (1895, Études physiologiques sur les Crustacés Décapodes, Arch. Biol., T. 13, p. 245—303) hat wohl den Trichter, nicht aber das Ineinanderpassen von Trichter und Reuse gesehen.

empfindlichen Mitteldarmgebilde zu berühren, es kommuniziert dergestalt Ektoderm mit Ektoderm.

Wenden wir uns nunmehr dem Teile der Nahrung zu, der gelöst oder fein verteilt zur Resorption in Mitteldarmrest oder -drüse gelangen soll. Durch die erwähnte Stauwirkung, die sich, unterstützt durch die ansehnliche Darmmuskulatur, zu einer Preßwirkung steigert, wird die flüssige oder fein verteilte Nahrung in folgende Einrichtungen abgepreßt:

1. Das Mitteldarmfilter (Fig. 174 A, B, *M.F.*). Die beiden Stauplatten schließen nach oben und unten den Stauraum, wie schon erwähnt, nicht ab. Nach oben kommen sich die scharfen gegeneinander gebogenen Ränder derselben sehr nahe, und da in den engen, freibleibenden Spalt noch ein dichter Haarbesatz hineinragt, so tritt nur eine fein filtrierte Nahrung in einen Raum, der oberhalb des Stauraumes sich befindet und diesen seitlich, etwa sattelförmig umfaßt. Nach dem Darm zu verschwindet der mediane Teil dieses „Mitteldarmfilterraumes" fast vollständig, die beiden seitlichen Aussackungen aber münden als getrennte Röhren rechts und links vom Trichter in den Mitteldarm (Fig. 174).

2. Das Drüsenfilter. Entsprechend der wesentlich größeren Bedeutung der Mitteldarmdrüse für die Resorption ist auch das unter dem Stauraume gelegene Drüsenfilter (*D.F.*) viel komplizierter gestaltet als das Mitteldarmfilter. Nach unten lassen die Stauplatten gleichfalls einen Spalt frei, in den sich, die Schneide nach oben, eine längsverlaufende keilförmige Leiste schiebt. Fig. 174 B stellt einen Querschnitt dar. Man sieht, wie diese Leiste mit einer Reihe von Säulchen versehen ist, ebenso wie der sichelförmige Boden des Pylorus, in den jene Leiste kontinuierlich übergeht. Diese Säulchen nun tragen an ihrer Spitze Haare, welche dem aus dem Stauraum kommenden Flüssigkeitsstrome entgegenragen. So entstehen zwischen den einzelnen Säulchen und den Haaren Räume, in die nur ein feiner Spalt führt, der sich zwischen dem Haar und der vorausgehenden Säule befindet. Diese Anordnung bedingt zweierlei: 1) kann in den beschriebenen Raum durch den engen Spalt nur Flüssigkeit oder ganz fein verteilte feste Substanz gelangen, um so mehr, als auch die äußere Wand des Spaltes, die sichelförmig nach außen gebogene Fortsetzung der entsprechenden Stauplatte, dicht behaart ist, und in den ganzen gleichfalls sichelförmigen „Filterraum" dergestalt größere Körper nicht hineingelassen werden. 2) Es sind — das ist aus der Figur ersichtlich — die Haare der Säulen wahre Fanghaare, so daß alle fein verteilte Nahrung auch wirklich in die viereckigen Räume gelangen muß. In Wirklichkeit sind die „Säulchen" starke Lamellen, die sich in Gestalt senkrecht auf ihrer Unterlage stehender Leisten, an dem Keil und dessen Fortsetzung, dem Pylorusboden, hinziehen (Fig. 175); die Haare aber (in der Figur weggelassen) bilden dichte Kämme. So stellen denn die „viereckigen Räume" in Wirklichkeit Rinnen oder gar Röhren dar, in denen sich das Filtrat nach dem Darm zu ergießt. Hinten aber heben sich die Lamellen von ihrem Boden ab und bilden — die beiden Spalträume abschließend — einen Korb von starken Chitinstäben, während vor wie nach die Lücken zwischen ihnen durch Haarkämme für feste Körper unpassierbar gemacht werden. Das Filtrat, welches sich einmal in den Rinnen befindet, braucht dieses

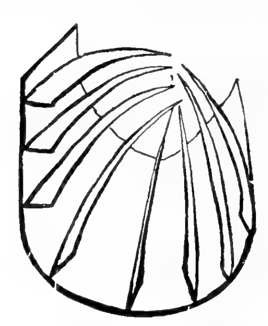


Fig. 175. Schema des Verlaufes der Drüsenfilterrinnen bei *Astacus*, und Filterkorb; hinter diesem hat man sich den Eingang in die Mitteldarmdrüse zu denken (Ergänzung zu Fig. 174 B.).

letzte Filter nicht mehr zu durchsetzen, es ergießt sich ungehindert in den Raum jenseits des Korbes, den Drüsenvorraum, von dem aus das ganze Filtrat nunmehr ohne weiteres in die Mitteldarmdrüse eintritt. Diese ganze Vorrichtung nennt JORDAN das „Drüsenfilter" (*D.F.*). Einiger Details sei noch Erwähnung getan: Beide Filtervorrichtungen kommunizieren auch direkt mit dem Vorraum, geschützt durch dichte Haarbüsche; Injektionspräparate zeigen, daß diesem Wege keine besondere Bedeutung zukommt. Ferner: Die Drüsenvorkammer kommuniziert natürlich auch mit dem Mitteldarm, so nämlich, daß der „Leberkot" in diesen und dadurch nach außen gelangen kann. Allein diese Kommunikation ist dergestalt eingeengt (durch den „zungenförmigen Fortsatz" der Mittelleiste im Drüsenfilter etc.), daß nur der ziemlich kompakte Kot, dem der Weg nach dem Filter durch den Korb abgeschnitten ist, dieselbe benutzt. Die aus dem Filter kommende Nahrung wird dagegen von dem trichterförmigen Ansatz der Drüse förmlich aufgefangen, es geht durch jene Kommunikation nichts oder so gut wie nichts verloren. Eine schematische Darstellung eines ganzen, sagittal durchschnittenen Pylorusteiles als Uebersichtspräparat zeigt Fig. 176 (nach JORDAN).

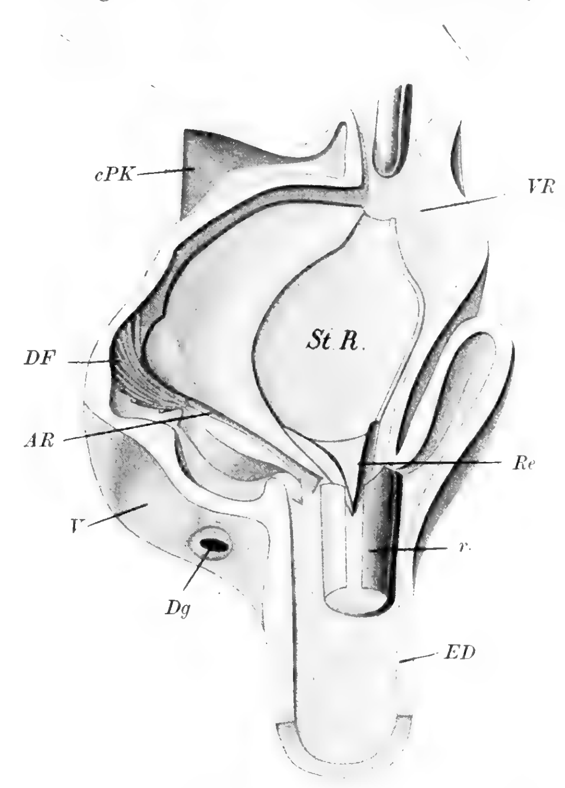


Fig. 176. *Astacus fluviatilis.* Schematische Darstellung eines ganzen sagittal durchschnittenen Pylorusteiles als Uebersichtspräparat. *cPK* Cardiopylorialklappe, *VR* Vorraum, *Re* Reuse, *r* Trichter, *ED* Enddarm, *DF* Drüsenfilter, *AR* Abführrohr der Filterkammer, *V* Einstülpung der Pyloruswand zum Abschluß der Drüsenvorkammer, *Dg* Ausführungsgang der Mitteldarmdrüse.

Neuerdings (41b) hat JORDAN seine Untersuchungen auch auf eine Reihe weiterer Vertreter verschiedener Malacostraken-Gruppen ausgedehnt und führt aus, wie eine vergleichende Betrachtung dieser Einrichtungen bei *Nebalia*, *Idothea*, *Gammarus* und *Potamobius* eine stete Fortentwicklung des Filterapparates erkennen läßt. Schon bei *Nebalia* zerfällt der Pylorusabschnitt des Magens durch zwei seitliche, das Innere verengende, mit starken Haaren besetzte Längswülste in einen oberen Preß- oder Stauraum, der durch einen schmalen, von den Haaren versperrten Spalt mit dem unteren Raum (dem Drüsenfilter) in Verbindung steht, während sich an den Preßraum jederseits ein gleichfalls durch Haare abgesperrtes „Mitteldarmfilter" anschließt. So gelangen nur die feineren Bestandteile der Nahrung in die Filterräume hinein, um durch das „Drüsenfilter" in den der Einmündung der „Leber" benachbarten Teil des Mitteldarmes durch das „Mitteldarmfilter" in den hinteren Abschnitt des Mitteldarmes zu gelangen.

Anhang.

1. Die Glykogenfunktion.

Die hervorragende Bedeutung der Decapoden-„Leber“ als Resorptionsorgan läßt vermuten, daß wohl auch ein Teil des Assimilationsmaterials in ihr gespeichert wird, und es lenkt sich hierbei der Blick fast unwillkürlich auf das Glykogen, welches ja bei so vielen wirbellosen Tieren in bisweilen kolossaler Menge als Reservestoff aufgehäuft wird. Schon Cl. Bernard (6 u. 7) hat die Krebsleber auf dieses Kohlehydrat untersucht, doch erwies sich der Gehalt daran als ein sehr schwankender. Er glaubte dies so deuten zu müssen, daß das Auftreten des Glykogens bei den Krebsen in einer innigen Beziehung zu dem schubweisen Wachstum resp. den Häutungsvorgängen dieser Tiere stehe. In dem Zeitraum zwischen 2 Häutungsperioden finde man in den Geweben der Crustaceen kein Glykogen; die „Leber“ diene hier lediglich der „sécrétion biliaire“. Zur Zeit der Häutung dagegen komme diese Tätigkeit vollständig zur Ruhe; an ihre Stelle trete die Produktion von Glykogen, welches, von der Leber aus sich verbreitend, unter dem Panzer „renfermé dans les cellules volumineuses“ eine nutritive Schicht bildet, und außerdem seien auch die anderen Gewebe, besonders aber die Muskeln „égalment impregnés“. Beim Flußkrebs beginne die Anbildung von Glykogen unter Volumzunahme der Leber etwa 20—25 Tage vor der Häutung; sie halte gleichen Schritt mit der Vergrößerung der Krebssteine, und wie diese mit der Bildung des neuen Panzers verschwinden, so schwinde auch das Glykogen. „En résumé“, schließt Cl. Bernard, „l'appareil glycogénique est, chez les crustacées, un organe temporaire, embryonnaire, n'existant pas dans l'intervalle de deux mues.“ Auch spätere Autoren fanden die Krebsleber meist arm an Glykogen. So Hoppe-Seyler und Krukenberg; bisweilen schien es ganz zu fehlen. Auch J. B. Kirch (45), der unter D. Barfurths Leitung das Glykogen in den Geweben des Flußkrebses untersuchte, fand, daß sich zwar der Krebs in Hinsicht der Glykogenbildung wesentlich so wie andere Tiere verhält, sich aber doch vergleichsweise durch eine gewisse Armut an diesem Reservestoffe auszeichnet. Am meisten davon findet man tatsächlich zur Zeit der Häutung (der Maximalwert betrug 0,82 Proz.). 4 Monate vor der Häutung beträgt beim Flußkrebs der Glykogengehalt nur etwa 0,08 Proz. des gesamten Körpergewichtes, kurz vor der Häutung bereits 0,40 Proz. und während der Häutung 0,82 Proz. (Kirch). Aehnliche Verhältnisse sind auch für *Carcinus*, *Platycarcinus* und *Maja* konstatiert. Immer enthielt die Leber prozentisch mehr Glykogen als die übrigen Organe, doch besteht die Möglichkeit, daß zur Zeit der Häutung der neue Panzer und der Darm infolge der enormen Aufspeicherung von Glykogen in der Bindesubstanz dieser Teile prozentisch noch reicher an Glykogen ist, als die Leber. Jedenfalls aber läßt sich die Mitteldarmdrüse der Crustaceen gerade in bezug auf die Glykogenfunktion tatsächlich mit der Leber der höheren Tiere (Wirbeltiere) vergleichen.

Mikroskopisch stellt Kirch (45) fest, daß die Verteilung des Glykogens innerhalb der Leber beim Flußkrebs keine gleichmäßige

ist, indem neben mehr oder weniger glykogenreichen Partien auch glykogenarme resp. ganz freie sich finden. Immer nimmt der Glykogengehalt nach dem geschlossenen Ende der einzelnen Schläuche hin bedeutend zu. Die Ablagerung findet sowohl in den Resorptionszellen wie in den Fermentzellen statt, immer aber bleiben die Kerne und die Sekretblasen davon frei. Hauptsächlich zieht es sich „in Streifen an der Zellwand hin, umgibt aber auch die Sekretblasen und zeigt daher auf Quer- wie auf Längsschnitten der Drüsenschläuche eine bald mehr, bald weniger ausgesprochene netzförmige Verbreitung. Das Bild ändert sich an dem geschlossenen Ende der Schläuche, wo in den sekretlosen Zellen durchweg eine einfach diffuse Infiltration vorherrscht, doch auch nicht selten Glykogenklümpchen zu beobachten sind. Der Glykogengehalt der Drüsenzellen erscheint im übrigen abhängig von dem Stadium ihrer Tätigkeit: in den sekretreichsten Lebern findet man verhältnismäßig am wenigsten Glykogen (Kirch).

2. Die Leber als Exkretionsorgan.

Wir haben bisher die Mitteldarmdrüse der Decapoden als ein Organ kennen gelernt, welches einmal die Aufgabe hat, die zur Verdauung der Nahrung nötigen Enzyme zu bilden d. h. als Verdauungsdrüse zu fungieren, und in diesem Sinne seiner Funktion nach ganz dem Pankreas der Wirbeltiere entspricht, weiterhin vermittelt sie aber auch — und es entspricht dies ganz ihrem morphologischen Charakter als Ausstülpung des Mitteldarmes — die Resorption der Verdauungsprodukte, und endlich speichert sie auch Reservestoffe. Schon mehrfach stießen wir auf Befunde, welche dafür zu sprechen scheinen, daß Darmzellen bei Wirbellosen unter Umständen auch der Exkretion dienen, und es erhebt sich demgemäß die Frage, wie sich in dieser Beziehung die von vornherein als „Exkretionsorgan“ angesprochene „Leber“ der Crustaceen verhält. Aus der Literatur lassen sich eine ganze Anzahl Angaben sammeln, welche zugunsten dieser Meinung zu sprechen scheinen. So gibt Kowalewsky, der sich um unsere Kenntnis der Exkretionsorgane niederer Tiere so große Verdienste erworben hat, an, daß bei *Squilla mantis* Indigokarmin nicht durch die Niere, sondern von den Leberschläuchen ausgeschieden wird, „besonders von den hinteren, welche im Telson liegen“, und de Saint Hilaire (37) vertritt sogar die Ansicht, daß die Mitteldarmdrüse von *Astacus* vornehmlich ein Exkretionsorgan sei. Farbstoffe, die in den Darm gespritzt werden, wandern in die Drüse, die sie ihrerseits wieder nach außen befördert. Injiziert man in die Leibeshöhle eines Krebses eine kleine Menge Methylenblau BB, so erhält man eine sehr distinkte Färbung der „Fermentzellen“ der „Leber“, deren große gelbe Vakuolen blau oder grünblau erscheinen und manchmal auch kleine blaue Körnchen enthalten. Nach einigen Tagen geht der Farbstoff auch in den Magensaft über und wird schließlich mit den Exkrementen nach außen befördert (Cuénot). Auch wenn man einem Krebs etwas Methylenblau in Substanz in die Leibeshöhle bringt, erscheint etwa am anderen Tage der Magensaft des Tieres schwach grün gefärbt, um beim Stehen an der Luft schwach blau zu werden (Jordan). Es darf hiernach als festgestellt gelten, daß gelöste Körper, die

man einem *Astacus* in die Leibeshöhle spritzt, im Gewebe der Mitteldarmdrüse und im Magensafte wiedergefunden werden. Auch bei Isopoden sollen nach Versuchen von Bruntz (12) die Weberschen „Fermentzellen injizierte Farbstoffe aufnehmen und ausscheiden". Jordan (41 a) injizierte bei *Astacus* 0,5 ccm einer verdünnten Lösung von Ferrum oxydatum saccharat. (hellbraun) in die Leibeshöhle und konnte dann an Schnitten, die mit gelbem Blutlaugensalz und HCl behandelt waren, Berlinerblau in feinster Verteilung in den Fermentzellen der Leberschläuche nachweisen, und zwar während einer sehr langen Zeit (36 Tage), so daß die Ausscheidung offenbar nur langsam erfolgt.

Literatur.

Crustaceen.

1. **Abelous, J.,** *et* **Bellard,** *De l'action du suc hépatique d'écrevisse sur la circulation. Compt. rend. Soc. Biol., T. 49 (1897), p. 1078, 1080.*
2. **Albert, F.,** *Das Kaugerüst der Decapoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1883).*
3. **Balbiani, E. F.,** *Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1890).*
4. **Bartsch, A.,** *Ueber Ernährungs- und Verdauungsorgane des Astacus leptodactylus. Budapester naturhistor. Hefte, Bd. 2 (1878).*
5. **Bellonci,** *Ricerche histologiche sull' apparecchio digerente dello Sphaeroma serratum. Rend. Accad. Sc. Bologna, 1881.*
6. **Bernard, Cl.,** *Recherches sur une nouvelle fonction du foie. Ann. de Sc. nat., Zool. (3. sér.) T. 19 (1853), p. 335.*
7. — *Leçons sur les phénomènes de la vie etc., 2 vol., Paris 1879, p. 110.*
8. **Biedermann, W.,** *und* **Moritz,** *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersekret der Schnecken. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 219.*
9. **Bjeloussow, N.,** *Recherches sur la digestion et la resorption chez les Crustacées décapodes. Trudni Kharkow Univ., Bd. 28 (cit. Zool. Record, 1895).*
10. **Bouvier, E. L.,** *Sur la graisse du foie des décapodes. Bull. Soc. philomatique, (7) T. 3 (1891), p. 170.*
11. **Braun, M.,** *Zur Kenntnis der Speichel- und Kittdrüsen der Decapoden. Arb. d. Zool. Inst. zu Würzburg, 1876/77.*

11a. — *Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus. Ebenda, Bd. 9 (1875), p. 144.*

12. **Bruntz, L.,** *Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. de Biol., T. 20 (1903).*
13. **Cattaneo, E.,** *Sulla struttura dell' intestino dei Crustacei decapodi e sulle funzioni delle loro glandule enzymatiche. Atti della Soc. Ital. di Sc. natur., Vol. 30 (1887), p. 238.*
14. **Chautran, J.,** *Observations sur la fonction des pierres chez l'écrevisse. Compt. rend., T. 78 (1874), p. 655.*
15. **Claus, C.,** *Zur Kenntnis der Organisation der Daphniden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 25 (1874).*

15a. — *Lehrb. d. Zool., 4. Aufl. (1887), p. 347 u. 437.*

16. **Conklin, E. G.,** *The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of land-Isopods. Contrib. from the Zool. Labor. of Univ. of Pennsylvania, No. 6, p. 69.*

16a. **Costes, M.,** *Note préliminaire sur les coecums, sur les glandes intestin. et sur une nouvelle glande des Crustacées décapodes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 42 (1880), p. 557.*

17. **Cuénot, L.,** *Sur la physiologie de l'Ecrevisse. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 116 (1893), p. 1257.*

17a. — *Etudes physiologiques sur les Crustacées décapodes. Arch. de Biol., T. 13 (1895), p. 245.*

17b. — *L'organe phagocytaire des crustacées decapodes. Compt. rend. Paris, T. 137 (1903), p. 619.*

18. **Cussans, Miss,** *Gammarus. Liverpool Marine Biol. Memoirs, 1904.*

19. **Dakin, J.**, *Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 1 (1908), p. 772.*

20. **Dastre, A.**, et **Floresco, N.**, *Fonction martiale du foie. Arch. de Physiol., (5) T. 10, Année 30 (1898), p. 177.*

20a. — — *Pigments hépatiques chez les Invertébrés. Ibid., p. 288.*

21. **Dearborne, G. V. N.**, *Notes on the Psychophysiology of the Crayfish. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900).*

22. **Delage Yves**, *Observations à propos des injections physiologiques. Compt. rend. Paris, T. 135 (1902), p. 936.*

23. **Dohrn, A.**, *Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, III. Monogr. (1881).*

23a. — *Analecta ad historiam nat. Astaci fluv. Diss. Berlin, 1861.*

24. **Dröscher-Schwerin, W.**, *Der Krebs und seine Zucht, Berlin 1890/91. (Herausg. im Auftrag des D. Fischerei-Vereins.)*

25. **Fischel, A.**, *Untersuchungen über die vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Leipzig (W. Klinkhardt) 1908.*

26. **Fredericq, Léon**, *Sur la digestion des albuminoïdes chez quelques invertébrés. Compt. rend. Acad. R. Belgique, T. 46 (1878).*

27. **Frenzel, Joh.**, *Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mitteil. d. Zool. Station in Neapel, Bd. 5 (1884), p. 50.*

28. — *Ueber den Darmkanal der Crustaceen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25 (1885), p. 137.*

28a. — *Ueber den Mitteldarm von Artemia salina. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 5 (1892), p. 249.*

29. **Frey** und **Leuckart**, *Lehrbuch d. Anatomie wirbelloser Tiere, 1847.*

29a. **Gelderd, Ch.**, *Researches on the digestive system of the Schizopoda. La Cellule, T. 25 (1909).*

30. **Gerard, E.**, *Composition de la graisse du foie d'un Crustacée décapode, le crabe du cocotier (Birgus latro). Journ. Pharm. Chimie, T. 28 (1894), p. 443.*

31. **Gerstaecker** und **Ortmann**, *Crustacea in Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 5 (1901).*

32. **Giesbrecht, A.**, *Pelagische Copepoden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, 1892, p. 387.*

33. **Gruvel, C.**, *Sur l'armature buccale et une nouvelle glande digestive des Cirripèdes. Compt. rend. Paris, T. 117 (1893), p. 858.*

33a. — *Contribution à l'étude des Cirripèdes. Arch. d. Zool. expér., (3) T. 1 (1893), p. 553.*

34. **Haller, G.**, *Beiträge zur Kenntnis der Laemadipodes filiformes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 33 (1879).*

35. **Hardy, B.**, and **McDougall, W.**, *On the structure and fonctions of the alimentary canal of Daphnia. Proceed. of the Cambridge Philosoph. Society, Vol. 8 (1893), p. 43.*

36. **Hertwig, R.**, *Lehrbuch der Zoologie, Jena (G. Fischer).*

37. **St. Hilaire, C. de**, *Sur la resorption chez l'ecrevisse. Bull. Acad. Roy. de Belgique, T. 24 (1892), p. 506.*

37a. — *Sur la fonction du foie des Crustacées et des Mollusques. Revue des Sc. nat. de St. Pétersbourg, T. 4 (1893), p. 114.*

37b. — *A propos de l'article de M. Cuénot „Etudes physiol. sur les Crustacées décapodes". Zool. Anz., Bd. 17 (1894), p. 349.*

38. **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber Unterschiede im chemischen Bau und in der Verdauung höherer und niederer Tiere. Pflügers Arch., Bd. 14 (1876), p. 395, und Physiol. Chem., II. Teil, Berlin 1878, p. 176.*

39. **Huet, L.**, *Nouvelles recherches sur les Crustacées isopodes. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. normales et pathol., 1883.*

40. **Huxley, Th.**, *Der Krebs. Intern. wiss. Bibl., Leipzig (Brockhaus), Bd. 48.*

41. **Jordan, H.**, *Beiträge z. vergl. Physiol. d. Verdauung. IV. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebses. Pflügers Arch., Bd. 101 (1904), p. 263.*

41a. — *Zur Frage nach der exkretiven Funktion der Mitteldarmdrüse (Leber) bei Astacus. Ebenda, Bd. 105 (1904).*

41b. — *Die Phylogenese der Filtervorrichtung im Pylorusmagen der Malacostraca. Verh. d. D. Zool. Ges., Bd. 19 (1909), p. 255.*

42. **Jourdaine**, *Sur les stomatorhizes de Sacculina Carevni. Compt. rend., T. 92 (1881), p. 1352.*

43. **Karsten, H.**, *Disquisitio microscopica et chemica hepatis et bilis Crustaceorum et Molluscorum. Nova Acta Leop.-Carol., Ser. 21, T. 1, p. 293.*

44. **Keeble, F.,** *and* **Gamble, F.,** *The colour-physiology of higher Crustacea. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B. Vol. 5.*
45. **Kirch, J. B.,** *Das Glykogen in den Geweben des Flußkrebses. Inaug.-Diss. Bonn, 1886.*
46. **Knörrich, J.,** *Studien über die Ernährungsbedingungen der Daphnien. Plöner Berichte, 1901.*
47. **Kobert, R.,** *Ueber einige Enzyme wirbelloser Tiere. Pflügers Arch., Bd. 99 (1903).*
48. **Krukenberg, F. W.,** *Vergl.-physiol. Beitr. z. Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Unters. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1878), p. 1—45.*
48a. — *Zur Verdauung bei den Krebsen. Ebenda, p. 261.*
48b. — *Vergl.-physiol. Studien an den Küsten der Adria, II. Abt. Ueber Reservestoffe, p. 59.*
48c. — *Weitere Studien über den Verdauungsvorgang bei Wirbellosen. Vergl.-physiol. Studien, I. Reihe, Abt. 1 (1881), p. 62.*
48d. — *Ueber das Verhältnis der Leberpigmente zu den Blutfarbstoffen bei den Wirbellosen. Ebenda, I. Reihe, Abt. 3 (1881), p. 185.*
49. **Kurz, W.,** *Ueber limicole Cladoceren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl. (1878), p. 400.*
49a. **De Lacaze-Duthier,** *Histoire de la Laura Gerardiae, type nouveau de Crustacée parasite. Arch. de Zool. expér., T. 8 (1880), p. 537.*
50. **Lampert, K.,** *Das Leben der Binnengewässer, 2. Aufl., Leipzig (Tauchnitz) 1910.*
50a. **Lereboullet, E.,** *Mémoire sur la structure intime du foie, Paris 1853.*
51. **Lindner, E.,** *Nonnlla de hepate et bile Evertebratorum. Dissert. Berlin, 1844.*
52. **Lohmann, H.,** *Neue Untersuchungen über den Gehalt des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit der verschiedenen Fangmethoden. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Bd. 7, Kiel 1903.*
52a. — *Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Ebenda, Bd. 10 (1908).*
52b. — *Ueber die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen darüber. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 2 (1909), p. 10.*
53. **Manille Ide,** *Le tube digestif des Edriophthalmes. La Cellule, T. 8 (1892), p. 160.*
54. **Mayer, P.,** *Die Caprelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, VI. Monogr. (1882), p. 152.*
55. **Meckel, F.,** *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch., 1846.*
56. **Moquard, A.,** *Recherches anat. sur l'estomac des Crustacées podophthalmaires. Ann. Sc. nat., (6) T. 16 (1883).*
57. **Müller, Fritz,** *Atyaida Patimirim eine schlammfressende Garnele. Kosmos, Bd. 9, (1881).*
58. **Munn, Mac,** *Observations on the colouring matters of the so-called bile of Invertebrates. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 35 (1883), p. 132.*
58a. — *On the gastric gland of Mollusca and decapod Crustacea, its structure and fonctions. Ibid. Vol. 14 (1899), p. 436.*
59. **Murlin, J. R.,** *Absorption and secretion in the digestive systeme of the Land-Isopods. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Vol. 54 (1902).*
59a. **Ostwald, W.,** *Experimentelle Untersuchungen über den Saisondimorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwickl.-Mechan., Bd. 18 (1904), p. 415.*
60. **Parker, J.,** *On the stomach of the freshwater Crayfish. Journ. of Anat. and Physiol., 1876.*
61. **Plateau, F.,** *Dictionnaire de Physiologie par Richet, Article „Crustacées", Bd. 4 (1900), p. 575.*
62. **Pütter, A.,** *Die Ernährung der Wassertiere, Jena (G. Fischer) 1909.*
63. **Rosenstadt, J.,** *Beitrag zur Kenntnis der Organisation von Asellus aquaticus und verw. Isopoden. Biol. Ctbl., Bd. 8 (1888).*
64. **Ruttner, F.,** *Ueber die Anwendung von Filtration und Zentrifugierung bei den planktologischen Arbeiten an den Lunzer Seen. Internat. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 2 (1909), p. 174.*
65. **Schlemm, J. F. W.,** *De hepate et bile Crustaceorum et Molluscorum quorundam. Dissert. Berlin, 1844.*
66. **Stamati, J.,** *Recherches sur le suc gastrique de l'ecrevisse. Compt. rend. Soc. Biol., T. 40 (1888) p. 16.*
66a. — *Recherches sur la digestion chez l'écrevisse. Bull. Soc. zool. de France, T. 13 (1888), p. 146.*
66b. — *Les phénomènes mécaniques, chimiques et physiol. de la digestion chez l'écrevisse. Arch. Soc. stiint. si lit. diu Jaši, T. 3 (1888).*

67. **Tursini,** *Un primo passo nelle ricerche dell' assorbimento intestinale degli Artropodi. Rend. Acad. Sc. fis. Napoli, T. 16 (1877), p. 97.*
68. **Vitzou, A. N.,** *Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacées decapodes. Arch. de Zool. expér., T. 10 (1882), p. 543.*
69. **Vogt, C.,** *und* **Yung, E.,** *Lehrbuch d. prakt. vergl. Anatomie, Bd. 2 (1889—1894).*
70. **Wallengren,** *Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogen. Intestinaldrüsen bei den Decapoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 70 (1901).*
71. **Weber, Max,** *Ueber den Bau und die Tätigkeit der sogen. Leber der Crustaceen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17 (1880), p. 388.*
72. **Weismann, A.,** *Zur Naturgeschichte der Daphniden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 28 (1877), p. 198.*
73. **Wolff, Max,** *Ein einfacher Versuch zur Pütterschen Theorie von der Ernährung der Wassertiere. Internat. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, Leipzig (W. Klinkhardt) Bd. 2 (1909), p. 715.*
74. **Woltereck, R.,** *Hydrobiologische Notizen. II. Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren. Intern. Revue d. gesamt. Hydrobiologie u. Hydrographie, Leipzig (Klinkhardt) Bd. 1 (1908), p. 871.*
75. **Zenker, A.,** *Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturgesch., 20. Jahrg., Bd. 1 (1854), p. 1.*

Achter Teil.

Die Ernährung der Arachniden.

A. Anatomie.

In ernährungsphysiologischer Hinsicht lassen sich den Crustaceen passend die Arachniden anreihen, indem es auch bei ihnen zur Bildung einer oft mächtig entwickelten Mitteldarmdrüse (Leber, Jecur) kommt, deren Funktion sich nicht bloß auf die Produktion verdauender Enzyme beschränkt, sondern auch auf die Resorption der Verdauungsprodukte erstreckt. In bezug auf die allgemeine Formgestaltung ist, als besonders bemerkenswert, hervorzuheben, daß Kopf und Brust zu einem meist ungegliederten Körperabschnitt (Kopfbrust oder Cephalothorax) verschmolzen sind. Daran schließt sich nach hinten ein aus einer verschiedenen Anzahl von gesonderten oder verschmolzenen Segmenten bestehender Hinterleib (Abdomen) an, der indessen, wie bei den Acarinen (Milben), selbst wieder mit dem Cephalothorax verschmelzen kann, so daß dann der Körperstamm weder segmentiert, noch in Regionen abgeteilt ist. Es macht sich demnach hier eine fortschreitende Konzentration des ganzen Körpers bemerkbar, und sind es nur die ursprünglicheren Formen, bei welchen noch eine reichere Gliederung hervortritt (Scorpioniden und Solpugiden). Die Arachnoidea sind typisch mit 6 Extremitätenpaaren ausgestattet, die ausschließlich dem Cephalothorax angehören. Das Abdomen ist immer gliedmaßenlos. Von den 6 Extremitätenpaaren wird das vorderste als Cheliceren (Oberkiefer, Kieferfühler, Klauenfühler), das zweite als Pedipalpen (Unterkiefer, Maxillen) bezeichnet. Die Cheliceren liegen vor und über dem Munde. Sie sind entweder 3- oder 2-gliedrig und dienen zum Ergreifen, oft auch zum Töten der Beute. Das Endglied ist klauenförmig; bei manchen Arten wird es zum Scherenfühler, wenn die Basis zu einer feststehenden Scherenbranche auswächst. Die Endklaue wird beim Angriff dem Gegner in den Körper eingeschlagen und verursacht eine gefährliche Wunde, da in dem Klauenglied eine ansehnliche Giftdrüse mündet (Fig. 177). Diese ist verhältnismäßig groß, schlauchförmig und liegt meist ausschließlich im Cephalothorax, ragt aber oft zum Teil in die Cheliceren hinein. Eine in spiraliger Anordnung die Drüse umgebende Muskulatur dient zur Austreibung des Sekretes, welches eine klare, ölige Flüssigkeit darstellt, die sauer reagiert und bitter schmeckt. Die Kiefertaster (Pedipalpen) sind gewöhnlich langgestreckt und beinähnlich. Ihr Basalglied ist fast immer zum Kauen eingerichtet (Kaulade). In manchen Fällen (Thelyphoniden, Cyphophthalmiden und

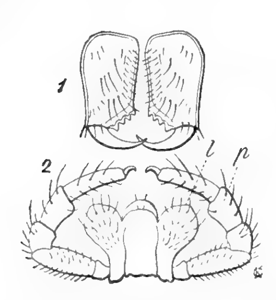


Fig. 177. Mundgliedmaßen von *Epeira diadema*, *1* Kieferfühler, *2* Kiefertaster, *l* Kaulade, *p* Palpus (nach R. HERTWIG).

Acarinen) sind die Kauladen median verwachsen in Anpassung an die Nahrungsaufnahme durch Saugen. Die übrigen 6 Glieder der Kiefertaster bilden den Palpus (*p*), der entweder ein Klauen- oder ein Scherentaster ist. Letzterenfalls (Scorpioniden, Chernetiden und manche Milben) endet es scherenförmig und fungiert als Greiforgan. Beim Klauentaster (Pedipalpen) ist das letzte Glied der Palpen zu einer scharfen einschlagbaren Klaue umgebildet. Auch die Taster der Phalangiden und vieler Acarinen tragen eine Endkralle.

In bezug auf den Bau des Verdauungskanales lassen die Arachnoidea Verhältnisse erkennen, welche, soweit es sich um den Vorderdarm handelt, an die saugenden Insekten, bezüglich des Mitteldarmes aber an die Crustaceen erinnern. Eine sehr eingehende Schilderung der betreffenden Strukturen verdanken wir F. PLATEAU (18a) und BERTKAU (4a).

Die Mundöffnung ist bei den Webespinnen (Araneidea) eine nach unten gebogene Querspalte zwischen einer Ober- und Unterlippe (Fig. 178 und 179) und

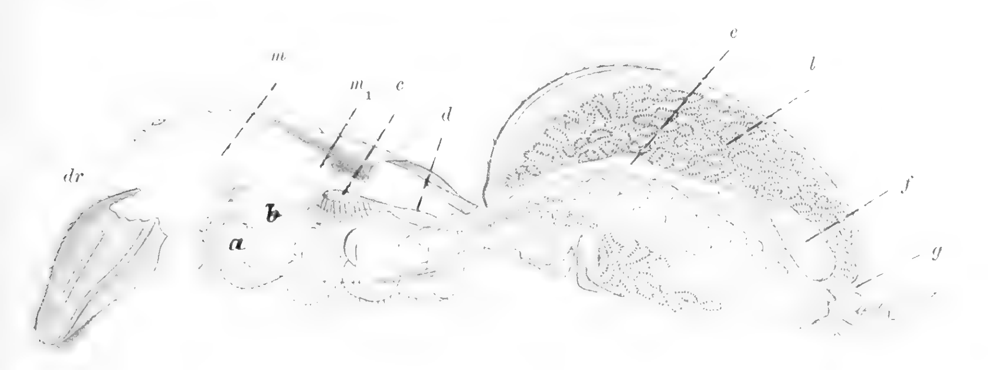


Fig. 178.

Fig. 178. *Tegenaria domestica.* *a* Pharynxregion, *b* Oesophagus, *c* Saugmagen, *d* thorakaler Teil des Mitteldarmes (Magen) ohne Divertikel gezeichnet, *e* Mitteldarm mit den durchschnittenen Leberschläuchen, *dr* Giftdrüse, *f* Enddarm (Kloake), *g* Anus, *m* Muskeln des Pharynx, m_1 Muskeln des Saugmagens (Erweiterter) (nach PLATEAU).

Fig. 179. *Tegenaria.* Mundteile und Pharynx. *a* Oberlippe, *b* vordere, *c* hintere Pharynxplatte, *d* Unterlippe (nach PLATEAU).



Fig. 179.

führt in eine geräumige, nach hinten und oben aufsteigende Mundhöhle (Pharynx PLATEAU), deren Wandung von zwei länglich-eckigen, vorn abgerundeten, hinten gerade abgestutzten, stark chitinisierten Platten gebildet wird, die an ihren Rändern miteinander durch eine zarte Haut verbunden sind (vordere und hintere Gaumenplatte WASMANN, 23). Zähne, Haare, Borsten, Leisten etc., wie sie in dem Munddarm anderer Arthropoden so allgemein verbreitet sind, fehlen bei den Spinnen gänzlich. Es schließt sich der enge Schlund an, der unter einem spitzen Winkel nach unten steigt, dann das Zentralnervensystem durchbohrt und sich dann wieder schräg nach unten wendet, so daß er fast einen Halbkreis beschreibt. Dicht vor der Rückengrube erweitert er sich zu dem „Saugmagen" (WASMANN), dessen Gestalt sich am besten einem langen, viereckigen Kasten mit dichtaneinander stehenden hohen Seitenwänden vergleichen läßt; die Bodenleisten desselben sind in ihrer Längs-

richtung gebogen, etwa wie die Schaukelleiste eines Schaukelstuhles, die des Deckels eben. Die Seitenwände, sowie Boden und Deckel sind nach innen gebogen und die 4 Längskanten flügelartig angezogen, und zwar die obere stärker als die untere (Fig. 180 a, b). Der Querschnitt (Fig. 181 a, b) ist x-förmig, und da die Seitenwände

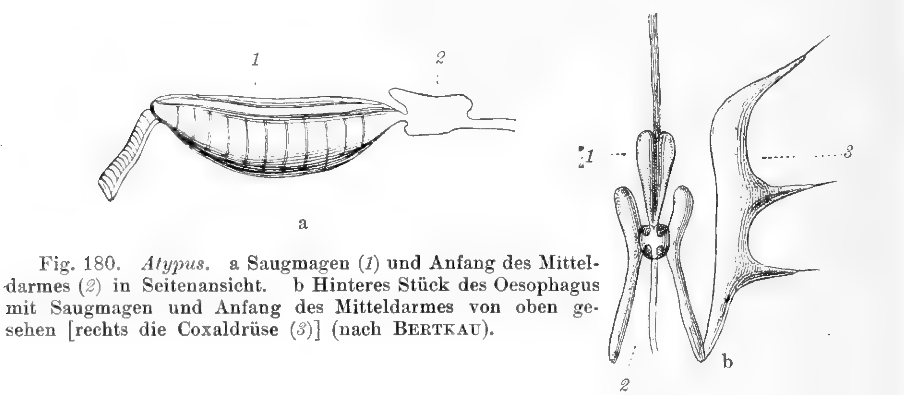


Fig. 180. *Atypus.* a Saugmagen (*1*) und Anfang des Mitteldarmes (*2*) in Seitenansicht. b Hinteres Stück des Oesophagus mit Saugmagen und Anfang des Mitteldarmes von oben gesehen [rechts die Coxaldrüse (*3*)] (nach Bertkau).

im Ruhezustande einander fast berühren, so ist das Lumen in diesem Falle ein sehr geringes. Der Saugmagen fügt sich unter einem scharfen Winkel mittels einer

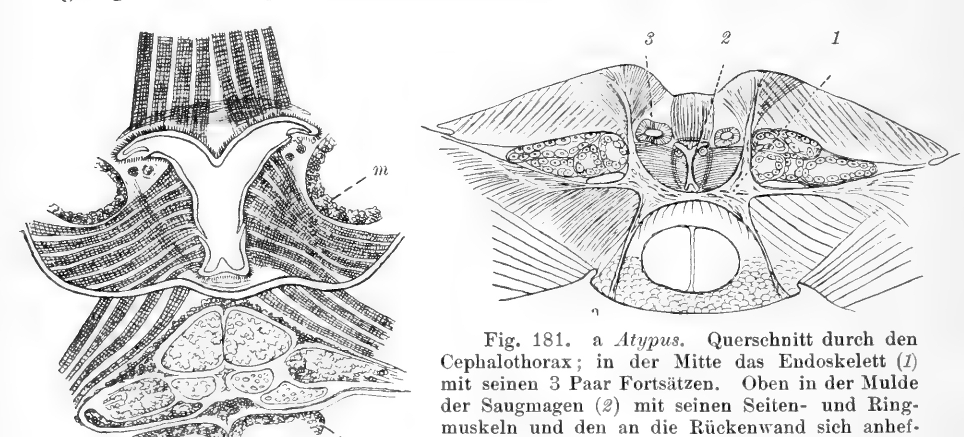


Fig. 181. a *Atypus.* Querschnitt durch den Cephalothorax; in der Mitte das Endoskelett (*1*) mit seinen 3 Paar Fortsätzen. Oben in der Mulde der Saugmagen (*2*) mit seinen Seiten- und Ringmuskeln und den an die Rückenwand sich anheftenden Fasern. Beiderseits die querdurchschnittenen vorderen Blinddärme (*3*); außerhalb dieser die Coxaldrüsen (nach Bertkau). b *Epeira diadema.* Querschnitt durch den Saugmagen mit seinen Muskeln, deren Wirkung ohne weiteres ersichtlich, stärker vergrößert. *m* Magenblindschläuche (nach Vogt und Yung).

zarten Haut an den bisherigen Schlund an und liegt horizontal. Er ruht in einer muldenartigen Vertiefung, die das Endoskelett an seiner Oberseite bildet. (Bertkau 4 a.) Dieses stellt eine horizontale Platte im Cephalothorax dar, deren Fortsätze Muskeln zum Ansatz dienen. An die Seitenwände des Saugmagens inserieren sich Muskelbündel, die den ganzen Raum zwischen ihm und dem Endoskelett ausfüllen und sich mit ihrem anderen Ende an die innere Wand der Mulde anheften. Außer diesen im allgemeinen senkrecht auf die Seite des Saugmagens und des Endoskelettes stehenden Muskeln laufen um denselben in gewissen Abständen Ringmuskeln, die an den Längskanten des Saugmagens befestigt sind. Endlich heftet sich an die obere Wand desselben ein kräftiges Faserbündel an, das in seinem vorderen Teil

an dem schneidenden Rand der durch die Rückengrube quer eingestülpten Körperhaut, an seinem hinteren Teil dagegen an der hinteren Wand der Rückengrube endet.

Hinter dem Saugmagen beginnt der bei den eigentlichen Spinnen (in Anpassung an die Aufnahme flüssiger Nahrung) durch seine Neigung zur Bildung von Blindschläuchen ausgezeichnete Mitteldarm. Bei den Webespinnen treten diese Blindschläuche in zwei verschiedenen Formen auf: im Cephalothorax sind es der Zahl und Lage nach fixierte Organe, die, abgesehen von ihrem gemeinsamen Ursprung, nicht weiter miteinander zusammenhängen, sondern durch die übrigen Organe (Endoskelett und Muskeln) voneinander getrennt sind. Im Hinterleib bildet aber jeder wieder weitere Ausstülpungen zweiter, dritter und höherer Ordnung, und alle diese werden durch ein nur hier vorkommendes Zwischengewebe zu einer großen kompakten Masse vereinigt, die außerdem gegen die übrigen Organe noch durch eine besondere Haut abgegrenzt ist („Leber"). „Der größere Teil der „Leber" liegt in der Rückenhälfte des Hinterleibes, unmittelbar bis unter die Haut desselben reichend, den Darm allseitig umhüllend, aber auf seiner Unterseite nur in dünner Schicht entwickelt und durch das Rückengefäß in zwei symmetrische Hälften geteilt. Ein kleineres Stück liegt, durch die Spinngefäße und Geschlechtsorgane von der oberen Partie getrennt, als ein medianer Lappen an der Bauchseite. Seitlich kann sich der Rückenlappen bis zur Berührung mit dem Bauchlappen ausdehnen, ohne indessen mit demselben zu verschmelzen. Der Länge nach sind auf jeder Hälfte durch die vom Herzen ausgehenden oder zu demselben zurückführenden Gefäße 3 (*Tristicta*) oder 4 (*Tetrasticta*) Furchen eingedrückt. Außerdem wird die

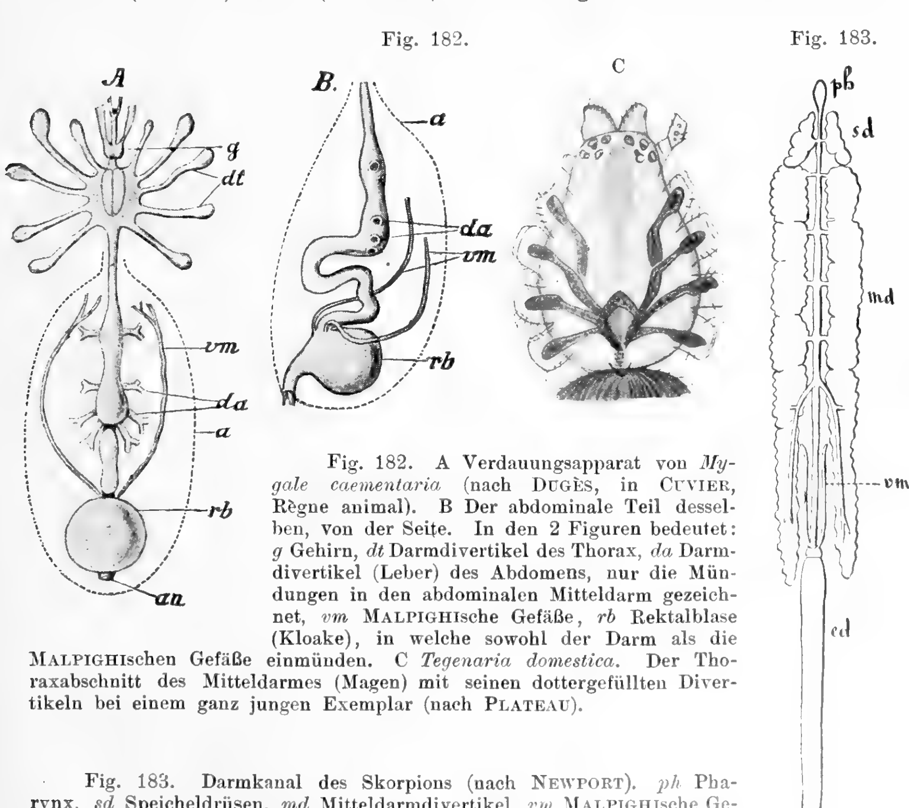


Fig. 182. A Verdauungsapparat von *Mygale caementaria* (nach DUGÈS, in CUVIER, Règne animal). B Der abdominale Teil desselben, von der Seite. In den 2 Figuren bedeutet: *g* Gehirn, *dt* Darmdivertikel des Thorax, *da* Darmdivertikel (Leber) des Abdomens, nur die Mündungen in den abdominalen Mitteldarm gezeichnet, *vm* MALPIGHIsche Gefäße, *rb* Rektalblase (Kloake), in welche sowohl der Darm als die MALPIGHIschen Gefäße einmünden. C *Tegenaria domestica*. Der Thoraxabschnitt des Mitteldarmes (Magen) mit seinen dottergefüllten Divertikeln bei einem ganz jungen Exemplar (nach PLATEAU).

Fig. 183. Darmkanal des Skorpions (nach NEWPORT). *ph* Pharynx, *sd* Speicheldrüsen, *md* Mitteldarmdivertikel, *vm* MALPIGHIsche Gefäße, *ed* Enddarm.

Leber von den Dorsoventralmuskeln durchsetzt.“ (Bertkau.) Sie mündet mit einer wechselnden Zahl von Ausführungsgängen (gewöhnlich 5) in den Darm. (Fig. 182 A, B.)

Die Zahl der Blindschläuche im Cephalothorax variiert bei den verschiedenen Arten, und erstrecken sie sich zum Teil bis in die Hüftglieder des 1., 2. und 3. Beinpaares. (Fig. 182 C.)

Vielfach sind es 5 Paare (bei *Atypus* 3). Die beiden vorderen Divertikel können miteinander über der Sternalseite der Brust anastomosieren und so einen Ring bilden. Oft (z. B. bei *Epeira*) biegen die lateralen Divertikel von der Seite her gegen die Mittellinie des Körpers unter das Thorakalganglion um, geben aber vorher je einen blinden Ast in das Coxalglied der Gliedmaßen ab.

Bei den Scorpioniden (Fig. 183) bilden die Mitteldarmdivertikel jederseits im Praeabdomen eine 5-lappige Masse, die durch 5 Kanäle („Lebergänge“) mit dem Mitteldarm in Verbindung steht. In den Mitteldarm von *Solpuga* (*Galeodes*) sollen sowohl an seinem vorderen wie an seinem hinteren Ende zahlreiche verästelte Divertikel einmünden. Bei den Pseudoscorpioniden finden sich drei Mitteldarmanhänge, zwei seitliche und ein unterer, unpaarer. Die beiden seitlichen zerfallen an ihrem Außenende selbst wieder in 8 Lappen. Der Mitteldarm bildet hier eine doppelte Schlinge. Der Mitteldarm der Phalangiden stellt eine ziemlich geräumige Tasche dar, die seitlich und oben von zahlreichen (30) Blindschläuchen bedeckt ist, die durch 6 seitliche und ein vorderes Paar Oeffnungen in das Darmrohr münden. Auch der Mitteldarm der Acarinen (Milben) weist kürzere oder längere Ausbuchtungen, Ausstülpungen oder Blindsäcke auf, deren Zahl wechselt (2—3 Paar) (Fig. 184 a, b, c).

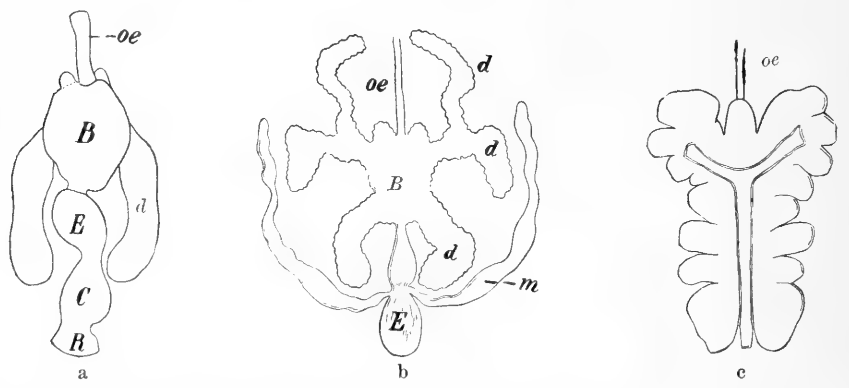


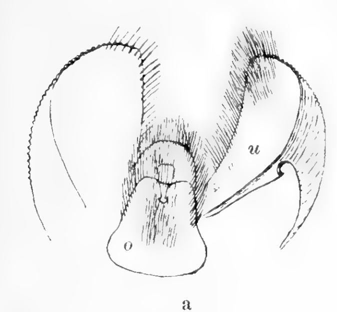
Fig. 184. Verdauungskanal verschiedener Milben. a von *Neoliodes theleproetus*. b von *Glyphopsis formicariae*. c von *Trombidium*, der Mitteldarm ist hier fast ganz in Divertikel aufgelöst. *oe* Oesophagus. *B* Mitteldarm (Magen), *d* Divertikel desselben, *E*, *C*, *R* Enddarm, Colon, Rectum, *m* Malpighische Gefäße (nach Berlese).

Der Enddarm mündet bei den eigentlichen Spinnen (Araneiden) kurz vor dem After in eine über ihm liegende Mastdarmtasche oder Kloake (Fig. 178 und 182 A, B), die keine einfache Erweiterung desselben darstellt, sondern „eine durch rückwärts gerichtete Ausdehnung des gemeinsamen Abschnittes der beiden Hauptsammelgänge der Malpighischen Gefäße entstehende Tasche, in welche sich der Darm nahe an ihrem hinteren Ende öffnet“ (Bertkau).

B. Histologie.

In der Umgebung des Mundes finden sich Drüsen entwickelt, die, so wenig sie morphologisch hervortreten, dennoch in physiologischer Beziehung eine große Be-

deutung besitzen. Schon WASMANN (23) hat in der Oberlippe eine Drüse gefunden, die er anfangs als Saugrüssel zu deuten geneigt war, eine genauere Beschreibung verdanken wir aber erst BERTKAU (4 a). Bei *Atypus* findet sich ihm zufolge an dem höchsten Punkt der Oberlippe eine Einstülpung in Form eines in die Quere gezogenen Spaltes. Dieser führt in einen Hohlraum, der von oben nach unten stark linsenförmig zusammengedrückt ist (Fig. 185 a, b). Die Wand dieses Raumes ist sehr stark ver-



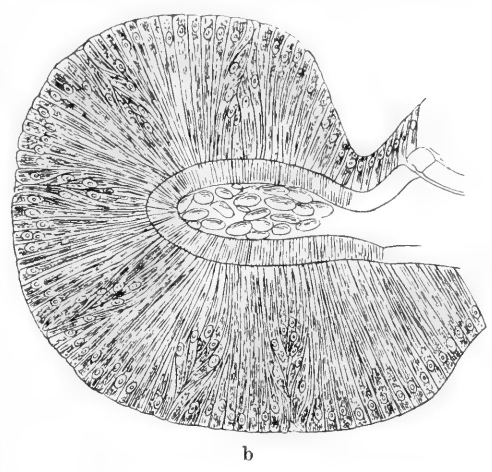


Fig. 185. a *Amaurobius ferox.* Oberlippe (*o*) und Unterkiefer (*u*) von oben gesehen. An jener bemerkt man die von einem 4-eckigen Lappen bedeckte Einstülpung, die zur Oberlippendrüse führt. Der rechte Unterkiefer, etwas zur Seite geschlagen, läßt an seiner Innenseite die „Siebplatte" erkennen. b *Atypus.* Sagittalschnitt durch die Oberlippendrüse (nach BERTKAU).

hornt, braun gefärbt und läßt bei starker Vergrößerung eine Unzahl feiner Streifen (Porenkanäle) erkennen, die senkrecht zur Dicke der Wand verlaufen. Diese Tasche ist nun von einer viellappigen Drüsenmasse umgeben, indem von ihrem, im allgemeinen mit der Tasche konzentrischen Umkreise Septen nach der Tasche streben, ohne dieselbe indessen zu erreichen. Die Sekretionszellen sind sehr hoch und schmal-kegelförmig, die Spitzen der Kegel nach der Tasche gerichtet und an derselben endend. Sie besitzen in ihrer Basalhälfte ein zähes, körnchenreiches Plasma, nach der Spitze hin ist ihr Inhalt klar, nur von einzelnen Fäden durchzogen. Das Sekret füllt unter Umständen die Tasche in Gestalt fester durchscheinender Konkremente (Fig. 185 b), doch handelt es sich dabei sicher nur um nachträglich durch Verdunstung der ursprünglich flüssigen Absonderung erzeugte feste Gebilde. Aehnlichen Verhältnissen begegnete BERTKAU auch bei anderen Spinnen.

Neben dieser „Oberlippen-Speicheldrüse" finden sich nun noch andere „Speicheldrüsen", welche zuerst V. GRABER erwähnte, indem er bemerkt (Insekten, I, p. 60, Anm.), „daß die bisher vergeblich gesuchten Speicheldrüsen der Webespinnen auf einer winzigen Siebplatte der Maxillen ausmünden und aus einer größeren Anzahl an letzterer zusammenlaufender, einzelliger flaschenförmiger Schläuche beständen".

Bei *Atypus* liegen die fraglichen Drüsen nach BERTKAU, dem wir auch hier wieder die genauesten Angaben verdanken, an der Innenseite, in der oberen Hälfte der langgestreckten Unterkiefer, am reichlichsten im Basalteil entwickelt (Fig. 186). Es handelt sich um mehrzellige, schlauchförmige Drüsen mit hohen, sezernierenden Zellen, deren Plasma an der Basis „zähflüssig blaßgelb und durch Körnchen getrübt" erscheint, während nach dem Lumen zu nur noch einzelne Plasmastränge erhalten sind, deren Zwischenräume vom Sekret ausgefüllt werden. Dieses gerinnt in absolutem Alkohol, löst sich aber in Glyzerin auf. Die Zellen machen nach BERTKAU im ganzen denselben Eindruck wie die der Oberlippendrüse.

Die Mündungen dieser Drüsen liegen bei *Atypus* unregelmäßig zerstreut auf der Oberfläche der Unterkiefer, der Innenseite genähert, aber doch noch zum größten

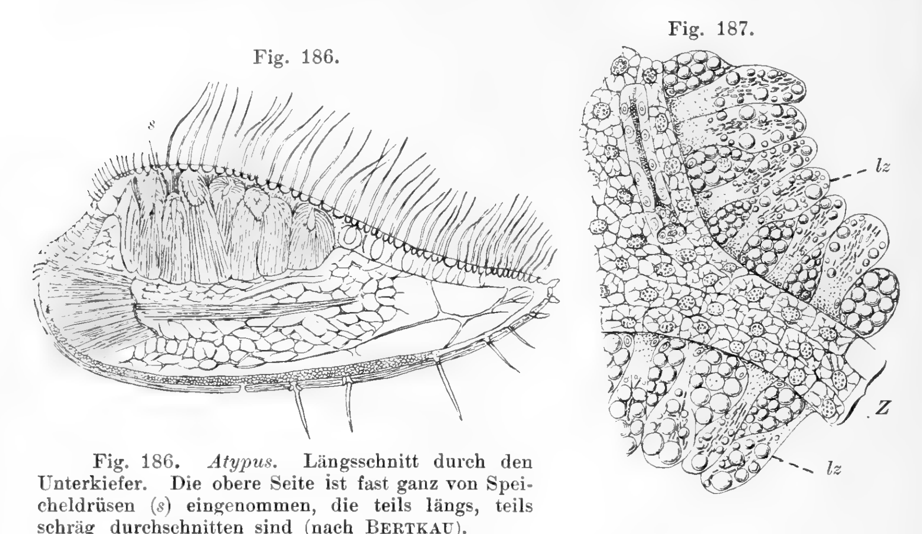


Fig. 186. *Atypus*. Längsschnitt durch den Unterkiefer. Die obere Seite ist fast ganz von Speicheldrüsen (*s*) eingenommen, die teils längs, teils schräg durchschnitten sind (nach Bertkau).

Fig. 187. *Amaurobius ferox*. Teile eines Querschnittes durch die „Leber". *Z* Zwischengewebe, *lz* Leberzellen (nach Bertkau).

Teil außerhalb des Bartes roter Haare, der sich längs der ganzen Innenseite findet. Bei den *Tristicta* ist die Zahl der Drüsen geringer, die einzelne Drüse aber ist dafür vollkommener entwickelt, auch ist zu bemerken, daß ihre Ausführgänge, wie schon Graber angab, auf einer eng umschriebenen Stelle ausmünden (Siebplatte) (Fig. 185 a).

In bezug auf den histologischen Bau der im Cephalothorax liegenden Mitteldarm-(Magen)-Divertikel gibt Bertkau an, daß ihr Epithel aus hohen, kegelförmigen Zellen besteht, welche durchweg drüsigen Charakter zeigen. „Sie enthalten unter Umständen eine feinkörnige oder vielmehr staubartige Masse, die ihnen ein graues Aussehen verleiht, und bei wohlgenährten Exemplaren reichliche Fetttropfen in ihrem Endteile".

Die größte Wichtigkeit besitzt nächst den „Speicheldrüsen" für die Verdauung der Spinnen die sogenannte „Leber", d. h. die Gesamtheit derjenigen Divertikel des Mitteldarmes, welche fast den ganzen Hinterleib ausfüllen.

Schon bei Betrachtung mit der Lupe zeigt die Leber an ihrer Oberfläche nach Entfernung der Körperhaut drei verschiedene Bestandteile:

1) Mehr oder weniger regelmäßige Halbkugeln, die in verschiedenen Nuanzierungen gelb oder braunrot, selten grün oder weiß gefärbt sind und einen dunkleren Zentralteil umschließen. Der Zwischenraum zwischen diesen Halbkugeln, den letzten blinden Verzweigungen der eigentlichen Drüsenschläuche, ist angefüllt mit

2) einem fast glashellen Gewebe, in welchem

3) feine, reich verästelte Kanäle mit weißem, seltener braunem Inhalt verlaufen (Malpighische Gefäße).

In den Drüsenschläuchen finden sich zweierlei Arten von Zellen. Die einen, eiförmig und kleiner, sitzen der zarten Tunica propria mit breiter Basis auf. Ihr Inhalt besteht fast nur aus dicht gedrängten, farblosen, fast gleichgroßen homogenen Kugeln (Fig. 187), die sich mit Hämatoxylin blau, mit Jod-Jodkalium orange

bis rotbraun färben. Dennoch glaubt BERTKAU Glykogen ausschließen zu dürfen, weil die Kugeln in Wasser unlöslich sind. (An anderer Stelle erwähnt BERTKAU aber, daß die Kugeln in Glyzerin und Wasser sehr rasch zerfallen.) Zwischen diesen Zellen kommen größere flaschenförmige vor, die mit dünnem, oft fadenförmigem Fuße der Propria aufsitzen und, sich zwischen den ersteren durchzwängend, über dieselben hinausragen und sich über ihnen zusammenschließen. Der Inhalt dieser „Keulenzellen" ist weit mannigfaltiger. „Am Fuße sind sie mit einer Menge feiner Körnchen und Tröpfchen angefüllt, die diesen Teil bei auffallendem Lichte weiß, bei durchfallendem dunkel erscheinen lassen. Da jene ersteren Zellen zur Zeit lebhaftesten Stoffwechsels ziemlich dicht stehen und an der Basis nur wenig Zwischenraum zwischen sich lassen, so erscheint durch jene Körnchen in den Zellen der zweiten Art der Durchschnitt eines solchen Blindschlauches flammenartig gestreift. Weiterhin treten in den Zellen größere Kugeln, oft zu mehreren in einer Blase eingeschlossen, auf; zwischen diesen sind endlich im Endteile noch zahlreiche stark glänzende, gelb oder grün schimmernde Kügelchen eingestreut (*Atypus*). In den meisten Fällen fand BERTKAU, gewöhnlich auf den zentralen Teil der Endhälfte der Zellen beschränkt, eine Unmasse kleiner säulenförmiger Kristalle, die bisweilen in eine kugelige, helle Blase eingeschlossen erscheinen. Sie sind wasserlöslich, werden aber von Essigsäure, Aether oder Alkohol nicht gelöst. Das grünliche, gelbe, lederfarbige oder rote Pigment, das der ganzen Drüse ihre charakteristische Farbe verleiht, ist ebenfalls auf diese Zellen beschränkt, und zwar auf deren Spitzenteil, wo es entweder diffus im Plasma verteilt oder an die Fetttröpfchen und Kristalle gebunden erscheint.

BERNARD (3) welcher 1893 die Zellen der Leber bei verschiedenen Arachniden untersuchte, findet sie erfüllt mit zunächst kleinen, später größeren Kugeln, welche schließlich unter Zurücklassung kleiner kristallinischer Konkretionen gelöst werden. Jene Kügelchen sind in Wasser und Glyzerin löslich, in Alkohol oder Aether unlöslich, und bestehen wahrscheinlich aus Eiweißstoffen. Die Kriställchen sollen sich am freien Ende der Zellen ansammeln, um dann ausgestoßen zu werden. BERLESE (2), dem wir vortreffliche Arbeiten über die Verdauungsvorgänge bei Arachniden verdanken, unterscheidet in den Zellen der Mitteldarmdrüse viererlei geformte Einschlüsse und zwar:

1) Kügelchen aus einer Eiweißsubstanz, 2) Fetttröpfchen, 3) Fermenttröpfchen und 4) Kristalle.

Die ersteren finden sich besonders reichlich entwickelt bei Arten, welche, wie es ja für die Mehrzahl der Spinnentiere gilt, tierische Nahrung aufnehmen, viel spärlicher dagegen bei Phytophagen. Sie zeigen je nach dem Entwicklungsstadium verschiedene Eigenschaften, indem sie, zunächst unlöslich in Wasser, später löslich werden. BERLESE bringt dies in Zusammenhang mit einer „Peptonisation" derselben im Innern der Zellen. Obschon fest, scheinen diese farblosen oder schwach gefärbten Einschlüsse doch von weicher Beschaffenheit zu sein; in schwachen Säuren unlöslich, werden sie von Alkalien rasch gelöst, um beim Neutralisieren als amorpher Niederschlag wieder auszufallen. Allen Fettlösungsmitteln gegenüber verhalten sie sich ganz indifferent. Ihre Eiweißnatur ergibt sich zweifellos aus dem Verhalten gegen die üblichen Eiweißreagentien. Durch konzentrierte HNO_3 werden sie gelb, beim Kochen mit konzentrierter HCl violett gefärbt. MILLONs Reagens färbt sie rot, ebenso Zucker und H_2SO_4, Jodlösung gelb. Durch Pepsin und HCl werden sie rasch verdaut, nachdem sie vorher wasserlöslich geworden sind. In älteren Zellen, namentlich in solchen, welche sich frei im Innern der Leberschläuche finden, handelt es sich nach BERLESE nicht mehr um feste Eiweißkugeln, sondern um zähflüssige Tropfen, welche in Wasser aufquellen und in ihrem Innern (namentlich deutlich bei *Trombidium*) gelbbraune, stark lichtbrechende Kügelchen enthalten, die sich auch frei in den Zellen finden und von BERLESE als Fermentkügelchen gedeutet

werden (Fig. 188). Bei *Trombidium* von beträchtlicher Größe, sind dieselben bei den Gamasiden und höheren Spinnen sehr klein und durchsetzen die ganze Masse der Eiweißkugeln gleichmäßig. In Wasser sind sie schwer, in Alkalien sehr leicht löslich. Die allmähliche Verflüssigung der Eiweißkügelchen soll sich unter dem Einfluß des Fermentes vollziehen und würde es sich demnach um einen Vorgang intracellularer Verdauung handeln, etwa vergleichbar der Auflösung der Proteïnkörner in keimenden Pflanzensamen.

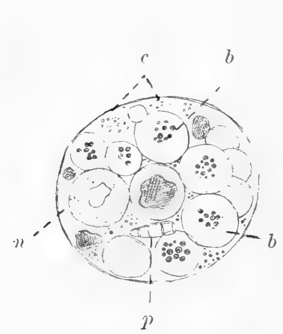


Fig. 188. *Trombidium fuliginosum.* Freie (abgerundete) Epithelzelle aus einem Darmdivertikel in Wasser untersucht. *n* Kern, *b* Eiweißkugeln mit Fermenttröpfchen im Innern, *c* freie Fermentgranula, *p* eine Pilzspore (nach Berlese).

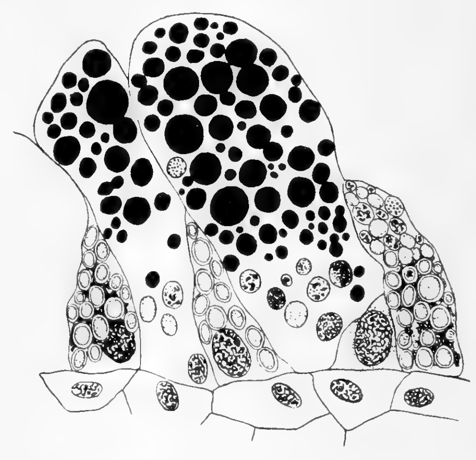


Fig. 189. *Tegenaria domestica.* „Leber"-Epithel. (Heidenhains Hämatoxylinfärbung) mit Eiweißkugeln in verschiedenen Stadien der Entwicklung (nach Berlese).

Nach Henking (13) enthalten die größeren Zellen des „Lebermagens" von *Trombidium* meist dunkel erscheinende Körnchen, namentlich im Vorderende, welches sich dadurch scharf von dem helleren Teil der Zelle sondert. „Nun beginnt sich die Zelle unter der Spitze einzuschnüren, die Einschnürung wird tiefer und tiefer und schließlich muß es zur völligen Abtrennung kommen, denn man trifft solche rundliche Zellkuppen frei in dem Hohlraum des Lebermagens." Henking bezieht diesen Vorgang hauptsächlich auf die Ausscheidung von Endprodukten des Stoffwechsels.

Bei Phalangiden sollen sich nach Rössler (19) die Zellen der Coeca des Mitteldarmes (Leberschläuche) allmählich mit Fettkugeln füllen und sich schließlich an der Basis einschnüren; „sie sind dann, vorzüglich an ihren Enden vollgepfropft mit Granulationen, schnüren sich jedoch nicht ab, sondern die Zellmembran zerreißt und entleert ihren Inhalt."

An mit Karmin gefärbten Schnitten der Mitteldarmdrüse von Skorpionen und Spinnen lassen sich nach Berlese leicht zwei verschiedene Zellarten unterscheiden, große, sehr schwach gefärbte Zellen mit kleinen, basal gelegenen roten Kernen und zwischen ihnen in geringerer Zahl kleine, intensiv gefärbte Elemente mit auffallend großen Kernen. In beiden finden sich in der Regel (bei guter Ernährung) auch mehr oder weniger zahlreiche Eiweißkugeln, die sich anscheinend allmählich in den kleinen Zellen aus resorbiertem Nahrungseiweiß bilden, ein Vorgang, bei dem der Kern wesentlich beteiligt zu sein scheint. Nach Berlese hätte man es in den großen Zellen nur mit weiterentwickelten kleinen zu tun, und er stützt sich dabei hauptsächlich auf das verschiedene Verhalten der Eiweißkugeln in beiderlei Elementen der Heidenhainschen Hämatoxylinfärbung gegenüber. Während sich die jüngsten, eben entstandenen Eiweißkugeln in den kleinen Zellen gar nicht färben, erscheinen die ältesten und, wie Berlese meint, durch die Zellenzyme bereits

mehr oder weniger „peptonisierten“ Kugeln tief schwarz gefärbt, während zwischendurch Stadien zur Beobachtung gelangen, wo in den der Hauptsache nach noch ungefärbten Gebilden schwarze Flecken auftreten (Fig. 189). Jedenfalls weist dieses Verhalten auf chemische Veränderungen hin, welche jene Eiweißkugeln im Innern der Zellen allmählich erleiden, doch bleibt es fraglich, welcher Art dieselben sind. Was BERLESE dann weiter über das Austreten von Fermenten aus den Zellkernen und ihre Verteilung zwischen den Eiweißkugeln in den kleinen, jungen Zellen (von *Tegenaria*) berichtet und abbildet, bedarf wohl noch sehr der weiteren kritischen Prüfung. Bei *Epeira diademata* sollen nach BERLESE die gelbgrünen Fermenttröpfchen in einem oder auch in mehreren scharf abgegrenzten Zellbezirken (Vakuolen?) zusammengedrängt liegen, und auch BERNARD gibt an, daß beim Skorpion in jeder Zelle eine große Vakuole zentral gelegen sei, innerhalb deren sich eine intracellulare Verdauung der aufgenommenen Eiweißkörper vollziehe.

Das bisher geschilderte Aussehen bietet die Mitteldarmdrüse (Leber) der Spinnen nur in der Zeit dar, wo die Nahrungs*aufnahme* die Haupttätigkeit der Tiere ausmacht. Zur Zeit der Winterruhe, noch mehr aber zur Zeit der Fortpflanzung erleidet das Organ jedoch tiefgreifende Veränderungen. Dies verrät sich letzterenfalls schon durch eine sehr auffallende Volumabnahme, indem das enorme Wachstum der Eierstöcke hauptsächlich auf Kosten der Leber erfolgt.

Bei *Atypus* fand BERTKAU dann von den zwei Zellarten der Schläuche nur noch die flaschenförmigen erhalten, indem der die basalen elliptischen Zellen sonst erfüllende Inhalt ganz geschwunden ist. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind undeutlicher geworden und oft nur noch am freien Saum zu erkennen. Aehnliche Veränderung haben auch am Zwischengewebe Platz gegriffen. Die einzelnen Zellen sind zusammengeschrumpft, das Plasma zu Strängen verdickt und die früher erwähnten Kugeln geschwunden. Ganz analoge Degenerationserscheinungen, die bei *Atypus* durch eine darauffolgende Regeneration der Leber während der Winterruhe wieder ausgeglichen werden, konnte BERTKAU auch bei allen anderen untersuchten Spinnen konstatieren. Auch BERLESE fand die Leberzellen nach längerem Hungern frei von jeglichen sichtbaren Einschlüssen (Fig. 190).

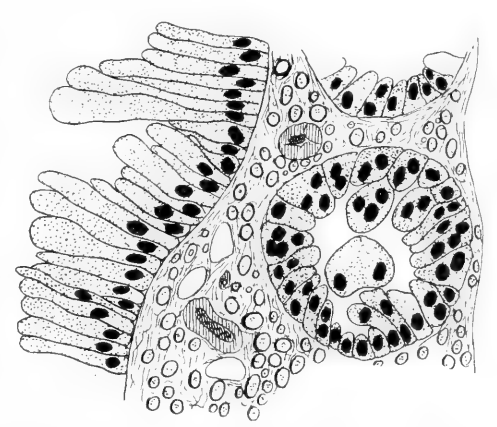


Fig. 190. *Tegenaria domestica.* (Hungerzustand.) Die Zellen der Leber sind völlig frei von Einschlüssen; in der Grundsubstanz zahlreiche Guanin-Konkremente (nach BERLESE).

Die Ausstülpungen des Darmes (Leberschläuche) werden von dem schon erwähnten hellen Zwischengewebe zusammengehalten, welches bei *Amaurobius* aus großen polygonalen oder rechteckigen Zellen besteht, deren Plasma von dem zentral gelagerten Kern aus in netzartigen Streifen nach der Wand ausstrahlt (Fig. 187). Zur Zeit reichlicher Nahrungsaufnahme ist das Zwischengewebe (bei *Atypus*) dicht mit kleinen konzentrisch geschichteten Kugeln erfüllt, die sich mit Osmiumsäure rasch schwärzen. Der Zellkern, das Zellplasma und sonstiger Inhalt wird in diesem Zustande von ihnen vollkommen verdeckt.

C. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

I. Die Araneïden.

Was zunächst die eigentlichen Spinnen (Araneïden) betrifft, so ist ihre Ernährung eine ausschließlich tierische, und es gehören die Vertreter der Klasse zu den entschiedensten und gefräßigsten Raubtieren. In erster Linie sind es Insekten, welche gefangen und verzehrt (ausgesogen) werden, und es findet sich speziell für deren Fang hier eine wunderbare Fülle von Einrichtungen entwickelt (Netze und Fallen der mannigfaltigsten Art), auf welche leider nicht näher eingegangen werden kann, deren Erörterung aber wohl sicher eines der interessantesten Kapitel der Biologie der Tiere darstellt. Die lebend erbeuteten Opfer werden in der Regel durch einen Biß mit den Kieferfühlern (Cheliceren) getötet. „Alle Spinnen, mögen sie sich nach Piratenart direkt auf eine Beute stürzen und sie im Sprung attackieren oder sie in einem besonders dazu aufgestellten Netz fangen, beißen mit den Klauen ihrer Kieferfühler zu und lähmen oder töten das gefangene Tier auf diese Weise. Ihr Gift steht in direktem Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme und verfehlt da nie seinen Zweck.“ (Taschenberg, 21.)

Es verdient ausdrücklich bemerkt zu werden, daß die Spinnen vom Ausschlüpfen aus dem Ei an eine sehr lange Zeit hindurch überhaupt keine Nahrung von außen aufnehmen, indem sie zunächst von dem in ihrem Verdauungskanal noch reichlich vorhandenen Dotter leben. (Vgl. Fig. 182 C.)

Schon die anatomische Beschaffenheit der Mundteile, sowie die große Enge des Vorderdarmes (Oesophagus) läßt im Verein mit der so vielen, von den Körpersäften der Beutetiere lebenden, Würmern und Arthropoden eigentümlichen Divertikelbildung des Magendarmes darauf schließen, daß die eigentlichen Spinnen (ganz abgesehen von den blutsaugenden Milben) ihre Opfer lediglich aussaugen, nicht aber größere Stücke oder überhaupt feste Teile derselben verzehren. Gleichwohl ist das letztere oft behauptet worden. De Geer (1778) glaubte, sich überzeugt zu haben, daß die Spinnen mit Hilfe ihrer Mundwerkzeuge Papier zu zernagen vermögen. Geoffroy (zit. bei Plateau) will gesehen haben, wie Argyroneten Insekten derart aufzehren „qu'il restait à peine quelque vestige des animaux, qu'elles avaient mangés“. Auch Walkenaer (ibid. zit.) behauptet das gleiche („Cependant l'araignée ne digère que les parties molles des Insectes et dans ses excréments d'un blanc de lait on aperçoit souvent des portions de pattes des mouches et autres parties dures non digérées“). M. Menge (15), sowie Will und Gorup-Besanez (9) wollen in den Spinnenexkrementen ebenfalls Chitinteile von Insekten nachgewiesen haben.

Erst Plateau (18) hat diesen Irrtum endgültig beseitigt und, obschon er in einem gewissen Grade eine Art von „Kauen“ zugibt, festgestellt, daß die Spinnen ihre Opfer lediglich aussaugen. Bei *Argyroneta* beobachtete er direkt, wie eine Fliege „est mise en pièces, mais que tous ses fragments, après avoir été sucés, sont fixés à l'aide de fils, à la paroi du bocal, le tout formant, hors de l'eau, une toile plate, blanche et irrégulière. Des Tegenaires, des Amaurobies, des Epeires etc., que j'ai nourries, se sont toujours bornées à sucer les Insectes et ne les mangeaient pas.“ Auch die mikroskopische Unter-

suchung des Darminhaltes oder der Exkremente ergab niemals feste Ueberreste von Insekten.

Demungeachtet ist es, wie später BERTKAU gezeigt hat, keineswegs richtig, daß, wie PLATEAU sich ausdrückte, die Spinnen „n'absorbent que les parties réellement liquides", d. h. nur das Blut, sondern sie verfügen über Mittel, auch die Gewebe der gefangenen Tiere zu verflüssigen, um sie dann ebenfalls aufzusaugen. Man kann sich davon leicht durch Untersuchung eines ausgesogenen Insektes überzeugen, z. B. einer Fliege. „Während eine tote Fliege noch nach Jahren die vertrockneten Muskeln und andere eingetrocknete Teile deutlich erkennen läßt, zeigt eine von einer Spinne ‚ausgesogene' Fliege nur die ganz leere Chitinhülle."

Wir verdanken BERTKAU den Nachweis, daß es sich hier um eine richtige Verdauung außerhalb des Körpers handelt, wie wir solche Fälle schon bei gewissen Turbellarien (Planarien) und bei den Seesternen kennen lernten, nur verfahren die Spinnen noch radikaler, indem sie den verdauenden Saft, der von den „Speicheldrüsen" geliefert wird, direkt nach außen entleeren und dann dessen Wirkung abwarten. BERTKAU nahm einen *Amaurobius*, der etwa 10 Minuten lang an einer *Musca vomitoria*, und zwar am Thorax, gesogen hatte, die Beute weg und überzeugte sich, daß der größte Teil der kräftigen Thoraxmuskeln noch unverändert war. „Nach 6 Stunden bereits war aber die gesamte Thoraxmuskulatur in eine einzige zähflüssige Masse verwandelt, in der die Tracheenintima die einzigen unveränderten festen Teile waren; die Muskulatur einer gleichzeitig getöteten und sich selbst überlassenen Fliege zeigte nach Verlauf derselben Zeit keine nennenswerten Veränderungen." Da sich BERTKAU überzeugt hatte, daß durch ein Stückchen „Leber", welches auf die Muskeln gelegt wurde, eine solche „Verdauung" bewirkt werden kann, war er zunächst der Meinung, „daß die Flüssigkeit, welche die Spinne über ihre Beute ergießt und wodurch die Fleischteile derselben verflüssigt werden, das Sekret der Leber ist".

Es stellte sich später heraus, daß dem nicht so ist, sondern daß es sich hier um eine Wirkung der „Speicheldrüsen" handelt. Wahrscheinlich sind dabei nicht nur die Drüsen der Maxillen, sondern auch die Oberlippendrüse beteiligt. Was die ersteren betrifft, so liegen sie in der Tat gerade an einer Stelle, wo das aus ihnen austretende Sekret mit der Nahrung, die sich zwischen den Mundteilen befindet, in Berührung kommen muß.

BERTKAU übergoß die Unterkiefer von 2 Taranteln (*T. inquilina*) mit einer geringen Menge destillierten Wassers und zerquetschte dieselben darin. Dann brachte er in die Mischung die eine Hälfte des Thorax einer Fliege, dessen andere Hälfte zum Vergleich in Wasser gelegt wurde. Nach 12 Stunden zeigten die Muskeln der ersten Hälfte Andeutungen von Zerfall, und nach weiteren 12 Stunden waren sie in eine zähe breiige Masse verwandelt, während die Kontrollmuskeln noch gut erhalten waren. Derselbe Versuch wurde mit den Unterkiefern anderer Arten und immer mit demselben Erfolg wiederholt.

„Man darf sich", wie BERTKAU bemerkt, „nicht wundern, daß hier die Wirkung eine so lange Zeit in Anspruch nimmt, während eine Spinne mit dem Aussaugen einer großen Fliege oft schon in wenigen Stunden fertig ist. Denn einmal ist hier das Sekret viel konzentrierter,

und dann ist doch auch die mechanische Zerkleinerung durch Quetschen und Zerreißen zwischen den Mandibeln und Maxillen nicht außer acht zu lassen, wodurch die Wirkung sehr beschleunigt wird."

Nach Bertkau würde sich demnach der Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den echten Spinnen (Webespinnen) folgendermaßen gestalten: „Die Spinne nimmt nur flüssige Nahrungsstoffe auf, indem sie mittels des Sekretes ihrer Drüsen die Muskeln usw. ihrer Opfer auflöst. Beschleunigt wird die Auflösung der festen Nahrungsstoffe durch die rein mechanische quetschende und zerrende Tätigkeit der Mundteile. Durch diese werden die von der Spinne gefangenen Insekten in eine breiige Masse verwandelt, welche aufgesogen wird, wobei nur die Chitinteile zurückbleiben. Beim Sauggeschäft wirkt als der wichtigste Teil der Saugmagen. Auch die Mundhöhle ist durch die Bewegungen der Maxillen, durch die Kontraktion der an die Gaumenplatte sich inserierenden Muskeln einer Volumveränderung fähig, die beim Vorgang der Nahrungsaufnahme auch wohl zur Verwendung kommt. Auf die hierdurch und zum Teil auch nur durch die Kapillarität in die Mundhöhle aufgestiegene Flüssigkeit wirkt nun der Saugmagen während seiner Erweiterung als Saugpumpe." (Bertkau.) Auf die Erweiterung des Saugmagens, welche durch Kontraktion der sich an seine Wände und an die Innenfläche des Entoskelettes inserierenden Muskeln bewirkt wird, folgt seine Verengerung, die beim Nachlassen der Muskelkontraktion teilweise schon durch die Elastizität seiner Wände bewirkt wird, in weit höherem Grade aber noch durch Kontraktion der Ringmuskeln. Dabei verläuft, wie man bei durchscheinenden Arten direkt sehen kann, eine Kontraktionswelle in der Richtung von vorn nach hinten über den Saugmagen ab. Diese peristaltischen Kontraktionen wiederholen sich in regelmäßigem Rhythmus, namentlich beim Trinken, in ununterbrochener Folge, so daß trotz der Enge des Schlundes selbst ein größerer Tropfen innerhalb 2—3 Minuten aufgesogen ist.

2. Die Phalangiden.

Wesentlich abweichend gestaltet sich die Ernährung bei den Phalangiden, sowohl hinsichtlich der Beschaffenheit der Nahrung wie auch bezüglich der Art ihrer Aufnahme. In ersterer Beziehung hat schon Menge (15a) darauf aufmerksam gemacht, daß die Vertreter dieser Gruppe wenigstens in Gefangenschaft auch verschiedene vegetabilische Stoffe nicht verschmähen, wie z. B. geweichtes Brot und gekochte Bohnen. Plateau hat diese Angaben zwar bestätigt, betont aber andererseits doch, daß normalerweise die Phalangiden, wie die echten Spinnen lebende Tiere fangen und verzehren (kleine Fliegen und Mikrolepidopteren). Er will die Aufnahme von feuchten Substanzen unter den erwähnten Bedingungen auf das große Bedürfnis der betreffenden Tiere nach Wasser beziehen. Sowohl Menge wie auch Hammer haben Phalangiden direkt Wassertropfen aufnehmen sehen.

Schon das Fehlen eines „Saugmagens" weist darauf hin, daß die Afterspinnen die erbeuteten Tiere nicht aussaugen, sondern richtig auffressen, was durch die relative Weite des Oesophagus ermöglicht wird. Tulk wies in den Exkrementen Trümmer des Chitinskelettes von Insekten nach, und auch Plateau fand darin Tracheen, Haare und Schmetterlingsschuppen. Die Kleinheit dieser Reste läßt auf ein sehr ausgiebiges „Kauen" schließen.

3. Die Skorpione.

Ueber die Nahrungsaufnahme der Scorpione (*Buthus occitanus*) hat neuerdings A. SCHNEIDER (20) Mitteilung gemacht. Er hatte Gelegenheit, die Tiere in Gefangenschaft zu beobachten, wo sie mit Mehlwürmern gefüttert wurden, doch werden auch Fliegen und kleine Regenwürmer angenommen, während Küchenschaben zwar angebissen, aber dann liegen gelassen wurden. Die Skorpione kauen ihre Nahrung sehr gründlich. Das Aufzehren des Mehlwurmes beginnt stets an dessen Kopfe, nachdem das Tier mit den großen Armscheren ergriffen und vielleicht durch einen Stich gelähmt wurde. Alsbald greifen dann die mit doppelten Zahnreihen versehenen Mundscheren (Kieferfühler) zu, welche gewöhnlich bis auf einen kleinen Teil unter den Vorderrand des Cephalothoraxschildes zurückgezogen liegen, nun aber hervortreten und den Mehlwurm langsam trotz seiner derben Chitinhaut zu einem bräunlichen Brei zerschneiden und zerkauen, was etwa 8 Stunden in Anspruch nimmt. „Hierbei findet eine reichliche Aufwendung von Speichel statt, der aus den in der Mundhöhle gelegenen Speicheldrüsen ausgeschieden und nach den Mundscheren hin gepreßt wird, wie dies an einzelnen durch den Druck sich bildenden Luftbläschen zu erkennen ist. Da auf diese Weise die Kauarbeit gewissermaßen außerhalb der Mundhöhle vor sich geht und ein Muskel zum Hinunterschlucken des Speisebreies, wie ihn die verwandten Araneïden zum Hinunterschlürfen der Nahrungsstoffe haben (Saugmagen B.), nicht vorhanden ist, so wird schließlich der Speiseklumpen mit der großen Schere eines Kiefertasters gepackt und tief in den weiten offenen Rachen eingeführt, dessen Randmuskeln, einen lippenartigen Wulst bildend, ringsum mit starken nach innen gerichteten Borsten, welche die eingeführte Nahrung zurückhalten, besetzt sind. In ganz gleicher Weise erfolgt das Verzehren von Stubenfliegen, die samt Flügel und Beinen zu Brei zerschnitten werden. Der bewegliche, zugleich der größere Finger der Mundscheren, der wie bei den Armscheren der äußere ist, hat einen großen Ausgreifwinkel von etwa 80° und wird mit beträchtlicher Hebelkraft gegen den feststehenden kleineren Finger gepreßt. Die Mitwirkung der Maxillarpalpen, bezw. der an der Basis des 1. und 2. Beinpaares vorhandenen sogenannten Kauladen beim Fressen war durch äußerst kleine, kaum bemerkbare Längsbewegungen des 1. Beinpaares angedeutet, die mit einem sehr geringen Vor- und Rückwärtsschieben der geschlossenen Kauladen korrespondieren. Es dürfte sich demnach weniger um eine Zerkleinerungsarbeit handeln als vielmehr um eine Unterlage und Verschiebung des Speisebreies, vielleicht verbunden mit einer innigen Vermischung des letzteren mit dem notwendigen Speichel.“ (SCHNEIDER.) Es ist zu bedauern, daß keinerlei Versuche gemacht wurden, um zu erfahren, ob auch hier, wie bei den Spinnen der „Speichel“ bereits eine verdauende Wirkung auf die Eiweißsubstanzen ausübt, was nicht unwahrscheinlich ist.

4. Die Milben.

a) Zecken.

Typische „Sauger“ sind dann wieder die vom Blute der Wirtstiere lebenden ektoparasitischen Zecken, deren neuerdings festge-

stellte große Bedeutung als Krankheitserreger (Hämoglobinurie der Rinder) auch zu sehr eingehenden Untersuchungen ihres Baues und ihrer Lebensweise geführt hat. Ich wähle als Beispiel die in Deutschland wie in ganz Europa heimische Rinderzecke (*Ixodes reduvius*), die mit *Ixodes ricinus* (Latreille) identisch ist, und benutze die große Arbeit über die Hämoglobinurie der Rinder (in den Arbeiten des Kaiserlichen Gesundheitsamtes 1904). Außer dem Rinde befällt dieser Ixode mit Vorliebe die Ziege und das Schaf, ferner kommt er auf Pferd, Hirsch, Reh, Hund, Frettchen, Fuchs und der Katze vor und greift auch den Menschen an. Die Nymphen und Larven finden sich oft reichlich auf Eidechsen, Vögeln, Hasen, Eichhörnchen, auf dem Iltis, Frettchen, Igel, Maulwurf und der Fledermaus. Die hungrige Zecke im Larven- und Nymphenstadium greift anscheinend jedes ihr erreichbare Tier an. Die geschlechtsreifen Zecken bevorzugen aber größere Tiere.

Die Larven und Nymphen sitzen beim Rindvieh vorzugsweise am Kopf, in der Umgebung des Schwanzes, an den Augenlidern und an den Ohren, ferner am Euter. Wurden bei den künstlichen Infektionsversuchen Larven in großer Zahl auf Rinder gebracht, so setzten sie sich an allen Körperstellen ohne Auswahl fest. Die erwachsene Zecke bevorzugt die Leistengegend, die Innenfläche der Schenkel, den Hals, das Euter und die Grube um After und Scham. Nur die Larven, Nymphen und Weibchen saugen Blut. Die Männchen laufen frei auf der Haut der Tiere umher oder sie sind der Bauchseite des Weibchens angeheftet (Kopulation) und nähren sich vielleicht von Pflanzensäften. Die Zahl der Zecken auf den Rindern ist in manchen Gegenden Deutschlands, besonders im Frühjahr auf den Weiden, so groß, daß die Bauern des Abends die vollgesogenen Weibchen literweise sammeln und den Hühnern als Nahrung vorwerfen.

An den Stellen der Haut, wo die Zecken ihren Stachel (Rüssel) einbohren, entsteht eine Rötung und oft auch eine deutliche Schwellung. Vermutlich wird, ähnlich wie bei den Mücken, ein reizender Stoff mit dem Speichel eingeführt und dadurch eine stärkere Gefäßfüllung der Haut an der Bißstelle bewirkt, was natürlich die Entnahme von Blut erleichtert. Zuweilen bohren sich die Larven und Nymphen auch mit ihrem ganzen Körper unter die Haut ein, was bei anderen Milben (Krätzmilbe u. a.) bekanntlich die Regel ist. Die Zecken können sehr lange Zeit leben, ohne Blut zu saugen. Larven, in ein Gefäß mit Sand und Fließpapier gesetzt, konnten monatelang am Leben erhalten werden. Bedingung ist jedoch, daß stets genügend Feuchtigkeit herrscht.

Während bei den eigentlichen Spinnen die Mundteile trotz der Nahrungsaufnahme durch Saugen nicht zu einem Saugrüssel umgebildet erscheinen, ist dies bei Ixodinen (Zecken) der Fall. Der Rüssel (Rostrum) besteht hier aus den beiden in der Mittellinie verwachsenen Unterkiefern, den zwei darüber befindlichen Kieferfühlern und endlich den zu jeder Seite des Unterkiefers liegenden Kiefertastern oder Palpen (Fig. 191 a, b). An der Spitze trägt der Rüssel zwei kreisförmig angeordnete Reihen von kleinen, nach hinten gerichteten Zähnen, dann folgen auf jeder Rüsselhälfte drei Längsreihen von größeren Zähnen, die in der Mitte des Unterkiefers am größten sind und nach der Spitze wie nach der Basis desselben gleichmäßig an Größe abnehmen. Dorsal vom Rüssel liegen die beiden Kieferfühler (Cheliceren), die im Ruhezustande vorn die Spitze des Unterkiefers nicht erreichen, ihn aber in seinem hinteren Abschnitt von oben her decken. Man unterscheidet an jedem

Kieferfühler das Basalglied und das sich nach vorn anschließende Hakenglied. Das erstere enthält im Innern Muskeln, welche die kräftigen Bewegungen der Haken-

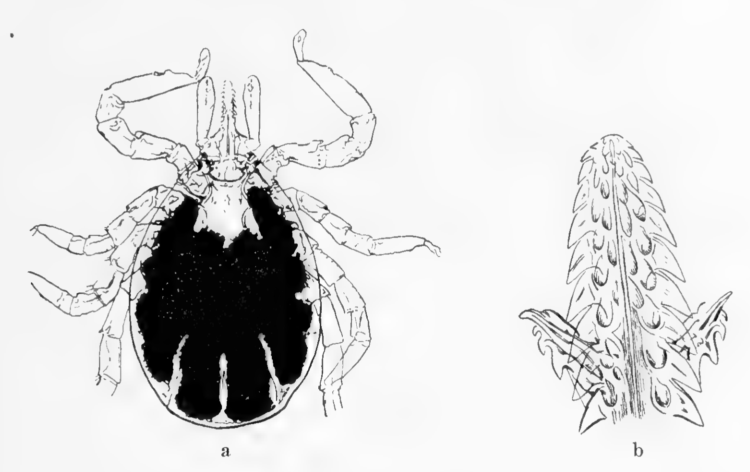


Fig. 191. *Ixodes reduvius* (Zecke). a Nymphe. Man erkennt den Mitteldarm mit seinen Divertikeln, sowie den Rüssel (Rostrum) und die Cheliceren. b Rostrum, stärker vergrößert (Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamte, Bd. 20, 1904).

glieder zum Zwecke des Einbohrens in die Haut eines Wirtstieres vermitteln. Mit dem Basalglied ist das Hakenglied gelenkig verbunden, welches letztere aus einem inneren und einem äußeren Schenkel besteht. Der erstere endet mit einer nach außen gebogenen Spitze und trägt in seiner Mitte einen Zahn. Der äußere Schenkel trägt an seiner Außenseite 4 nach hinten gerichtete Zähne. Das Rostrum zeigt bei Larven, Nymphen und entwickelten Weibchen im wesentlichen gleichen Bau. Beim Männchen erfährt es eine teilweise Rückbildung.

Der Verdauungskanal beginnt mit dem Schlunde, der nach vorn in den Unterkiefer übergeht. An den Schlund schließt sich ein ziemlich weiter Magensack, von dem wieder nach allen Richtungen Blindschläuche ausstrahlen. Zwei davon laufen nach vorn und teilen sich jederseits wieder in einen vorderen, mittleren und hinteren Blindschlauch. Vier solche zweigen sich von dem gemeinsamen Stamm ab und gehen nach hinten. Sobald die Divertikel den Rand des Körpers erreicht haben, biegen sie sich nach unten um und laufen in derselben Richtung, in der sie gekommen sind, zurück, um schließlich blind zu endigen. An den Magen schließt sich ein kurzer Enddarm an. Neben dem Schlunde und Magensack liegen zu jeder Seite 3 Speicheldrüsen, welche durch einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang miteinander verbunden sind. Der letztere führt nach vorn in den Schlund.

Die Darmschläuche wie überhaupt das ganze Tier sind enorm ausdehnbar, und kann ein mit Blut vollgesogenes Weibchen eine Länge von 10—15 mm und eine Höhe wie Breite von 5—8 mm erreichen. Die Darmdivertikel haben an einzelnen Stellen einen Durchmesser von 2—3 mm und entsprechen der Körperlänge, während der zentrale Magensack selbst nur 4 mm mißt. Sie bilden dann nicht gleichmäßig weite Schläuche, sondern sind in bestimmten Zwischenräumen etwas eingeschnürt, wodurch, wie die Verff. meinen, „eine leichtere und energische Kontraktion der Darmwandung und damit eine regere Bewegung des Inhaltes“ ermöglicht werden soll.

Bei der Entwicklung der Eier wird beim Weibchen der Darminhalt allmählich aufgebraucht und dementsprechend der Darm selbst wieder kleiner, so daß nach dem Legen aller Eier die Zecke wieder zusammenschrumpft und endlich abstirbt.

b) Trombidium.

Ueber die Ernährung von *Trombidium fuliginosum*, der bekannten roten Milbe, verdanken wir Henking (13) genauere Angaben.

Hauptsächlich gestützt auf Pagenstechers Angaben, galt diese Milbe ziemlich allgemein für vegetarisch lebend. „Nach der Art, wie die Trombidien die Pflanzen absuchen, möchte ich", sagt der genannte Forscher, „glauben, daß ihre Nahrung in sehr kleinen vegetabilischen Produkten bestände, vorzüglich in Pilzfädchen und Sporen, woraus dann die massenhafte und rasche Pilzbildung aus den festen Exkrementen leicht zu erklären wäre." Aehnlich äußerte sich auch der um die Erforschung der Milben so verdiente Megnin (vgl. die Literatur bei Henking, l. c.).

Ohne zu leugnen, daß gelegentlich auch süße Pflanzensäfte aufgenommen werden, behauptet nun Henking, daß wenigstens die erwachsenen Trombidien Raubtiere sind, die sich fast ausschließlich vom Fange kleinerer Tiere, hauptsächlich weichhäutiger Arten von Blattläusen (*Aphis rosarum*, *tiliae*, *sambuci* und *ribis*) nähren. Sie greifen sich aber auch gegenseitig an, wobei außer den Cheliceren auch die mit kräftigen Klauen ausgestatteten Maxillartaster mitwirken. Die Folgen eines solchen Bisses ließen sich an der nachgiebigen, fast plastischen Haut der Trombidien immer leicht nachweisen. „Zwischen den Angriffspunkten der Cheliceren auf der einen Seite, der Maxillartaster auf der anderen erhob sich jedesmal eine Querfalte. Wurde das ergriffene Tier losgelassen und an einem anderen Punkt des weichen Körpers gepackt, so schob sich an der ersten Stelle die Falte meist wieder glatt, während sich an dem neuen Platze eine neue erhob." Trotz heftiger Gegenwehr wurde das schwächere Tier immer überwältigt. „Der Sieger hatte dann einen beträchtlich gefüllten Leib, der Besiegte aber war gänzlich ausgesogen. Kopfteil und Beine des letzteren hatten zwar, dank der Starrheit ihrer chitinösen Bedeckung, die alte Form beibehalten, der Leib aber war leer und bestand nur aus den zusammengefallenen Häuten."

Henking fand, daß sich die Tiere in Ermangelung von Blattläusen auch mit Fleisch ernähren lassen. „Geräucherte Schlackwurst verschmähten sie nicht und füllten ihren Leib damit, soweit es die Ausdehnungsfähigkeit ihrer Haut zuließ." Untergerührtes, fein gepulvertes Karmin fand er bei der mikroskopischen Untersuchung in ihrem Verdauungstraktus wieder auf.

D. Die Funktion des Mitteldarmes und die Verdauung der Spinnentiere.

Wie schon erwähnt wurde, zeichnet sich der Mitteldarm bei allen Arachniden durch seine auffallende Neigung zur Divertikelbildung aus, die, schon im Thoraxabschnitt sehr ausgeprägt, ihre größte Entwicklung im abdominalen Teile erfährt, wo es dadurch zur Bildung eines der „Leber" der Krebse (Decapoden) zu vergleichenden mächtigen Organes kommt. Will man bei den Spinnen von einem „Magen" sprechen, so könnte diese Bezeichnung noch am ehesten für den im Cephalothorax gelegenen Teil des Mitteldarmes Anwendung finden. Die meisten Autoren betrachteten denselben im wesentlichen als ein

Reservoir für die aufgenommene flüssige Nahrung, und BLANCHARD (6) hat speziell darauf aufmerksam gemacht, daß die Coeca bei Thelyponen ihr Volumen in auffälliger Weise ändern („Dans certains cas on les voit très dilatés; au contraire, chez les individus qui ont subi un long jeûne, ils sont plus ou moins flasques et aplatis"); auch ist daran zu erinnern, daß, wie schon früher erwähnt wurde, bei ganz jungen Spinnen, welche noch keine Nahrung von außen aufnehmen, der in Rede stehende Teil des Verdauungsapparates immer reichlich mit Reservenahrung (Dotter) gefüllt ist (vgl. Fig. 182 C). Es kann dagegen kaum geltend gemacht werden, daß es PLATEAU (18) nicht gelungen ist, das Eintreten flüssiger Nahrung in jene Divertikel direkt nachzuweisen. Er veranlaßte Spinnen, an Fliegen zu saugen, welchen er vorher Karminlösung in das Abdomen injiziert hatte, in der Hoffnung, auf diese Weise die Frage entscheiden zu können. Es fand sich der Inhalt der Coeca nicht gefärbt. Die Versuche scheinen aber nicht hinlänglich variiert worden zu sein. Der von PLATEAU in den Vordergrund gestellte drüsige Charakter der Divertikel kann nach unserem derzeitigen Wissen, namentlich in Hinblick auf die Erfahrungen an Krebsen und manchen Würmern (*Aphrodite*), ebenfalls nicht mehr als hinreichender Grund angesehen werden, das Eindringen von Nahrungsbestandteilen in jene Coeca zu leugnen. Alles spricht dafür, daß es sich hier um einen an der sekretiven Verdauung zwar nicht unbeteiligten, aber doch in der Hauptsache als Nahrungsreservoir dienenden Abschnitt des Darmkanales handelt. Jedenfalls spielt nicht sowohl der „Magen" als vielmehr die „Leber" der Spinnen die wichtigste Rolle bei dem Verdauungsvorgang, dient aber sicher auch zugleich der Resorption der Verdauungsprodukte.

Die Ansichten über die Bedeutung des umfangreichen Organes, welches das Abdomen der Spinnen vollständig ausfüllt und auf Divertikelbildung des Mitteldarmes zurückzuführen ist, haben im Laufe der Zeit sehr gewechselt. Während RAMDOHR die Drüse für einen „Magen" hielt und TREVIRANUS sie anfangs als „Fettkörper" bezeichnete, hat zuerst MARCEL DE SERRES sie als „Leber" gedeutet, eine Auffassung, die in der Folge herrschend blieb. DUGÈS (8) spricht von einer unzweifelhaften Abscheidung von „Galle", schreibt dem Organ aber außerdem auch noch die Bedeutung eines zweiten Magens zu („réservoir aux sucs alibiles"). WASMANN (23) nennt die Drüse zwar Fettkörper, sieht in ihr aber eine „appendikuläre Drüse des Darmkanales", deren Follikel sich mit der flüssigen Nahrung füllen und deren Chylifikation vollziehen. Abgesehen von WASMANN, der wenigstens die chemische Konstitution des „Fettkörpers" experimentell zu begründen suchte, unterließen es, wie BERTKAU (4a) bemerkt, die übrigen Autoren, ihre Ansichten über die sekretorische Natur der Drüse durch irgendwelche Versuche zu stützen. Erst F. PLATEAU zog in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Verdauung der Arthropoden zuletzt auch die Spinnen in den Kreis seiner Studien und wies nach, daß die „Leber" die eigentliche Verdauungsdrüse ist, der Leber der Wirbeltiere aber in keiner Weise verglichen werden kann.

Indem PLATEAU die Drüse mit etwas Wasser verrieb und filtrierte, erhielt er eine Flüssigkeit von gelbbräunlicher Farbe. Bei *Epeira umbratica* fand er den Inhalt der Schläuche unter dem Mi-

kroskop grün; die Reaktion der Drüse war ausnahmslos schwach sauer (auf Lackmus). Ohne Schwierigkeit ließ sich nachweisen, daß sowohl Muskelfasern von Insekten, wie auch koaguliertes Eiereiweiß und Fibrin von einem wässerigen Extrakt der Mitteldarmdrüse angegriffen und energisch verdaut werden. BERTKAU zerkleinerte die getrockneten Lebern von 12 ausgewachsenen Exemplaren von *Tegenaria domestica* und teilte die Masse in 3 Teile. Der eine Teil wurde bloß mit Wasser und Fibrin zusammengebracht, den anderen Mischungen wurde 0,075-proz. HCl- bezw. 1-proz. Sodalösung zugesetzt. „Nach 18—24 Stunden war der größte Teil des Fibrins aufgelöst, und die Flüssigkeit zeigte deutliche Peptonreaktion", am stärksten in der alkalischen, am geringsten in der neutralen Lösung. Aehnlich wie KRUKENBERG schließt BERTKAU aus diesem Befunde, „daß die Drüse zweierlei Fermente, ein tryptisches und ein peptisches, liefert, die, weit entfernt, durch verdünnte Säuren oder Alkalien zerstört zu werden, an fermentierender Wirkung gewinnen". „Bei einem wässerigen und einem Glyzerinauszug von 8 resp. 10 frischen Lebern ergab die angesäuerte Flüssigkeit die stärkste Reaktion." Ich kann diese Angaben BERTKAUS auf Grund eigener Versuche nicht bestätigen und fand die Wirkung wässeriger Extrakte stets am günstigsten ohne jeden Zusatz. Hinsichtlich der „Zweienzymtheorie" BERTKAUS gilt dasselbe, was schon bezüglich der ihr zugrunde liegenden gleichsinnigen Angaben KRUKENBERGS für die Crustaceenleber gesagt wurde.

PLATEAU hatte gefunden, daß das Sekret der Mitteldarmdrüse auch eine deutlich amylolytische Wirkung habe, doch liegen hier besondere Verhältnisse vor, auf die ich noch zurückkomme; auch ein Invertin scheint vorhanden zu sein. Zweifelhaft ist noch die steatolytische Wirkung des Sekretes.

Ohne sich auf den Verdauungskanal oder einzelne Teile desselben zu beschränken, hat R. KOBERT (13a) den Enzymgehalt von Spinnen an Extrakten ganzer Tiere untersucht. Er fand, daß Auszüge frischer (junger wie alter) Kreuzspinnen Fibrinfäden schon nach 4—5 Stunden lösten. Getrocknete Exemplare geben ein 4—5mal langsamer wirkendes Extrakt. Auch der Auszug einer großen lebenden italienischen Tarantel erwies sich erst nach 20 Stunden als wirksam. Die keimfreien Auszüge von russischen Spinnen (*Trochosa singoriensis* und *Lathrodectes Erebus*), die 6—7 Jahre lang trocken aufbewahrt worden waren, lösten noch Fibrin unter Bildung von Albumosen. Von sonstigen Enzymwirkungen ließ sich an Spinnenextrakten noch Zerlegung von H_2O_2 (Katalase), Milchgerinnung (Chymosin, Labferment) und Verzuckerung von Stärke (Amylase) nachweisen. In bezug auf die letzterwähnte Wirkung war es schon BERTKAU aufgefallen, daß unter Umständen der Zuckernachweis nicht gelingt, obgleich Stärke als solche nicht mehr vorhanden war. Zu dem gleichen Ergebnis führten auch die Versuche KOBERTS. Ein mit Toluolwasser oder Fluornatriumlösung bereiteter und filtrierter Auszug aus lebenden Exemplaren von *Epeira diademata* gab, mit 0,1-proz. Stärkelösung versetzt, beim Erwärmen auf 38—40° C schon nach 4 Stunden mit Jodjodkalium keine Bläuung mehr, doch gelang es nach 1—2 Tagen, weder durch Kochen mit FEHLINGscher Lösung, noch durch Gärung oder mit Phenylhydrazin den vermuteten Zucker nachzuweisen. Wesentlich anders verhielt sich ein Auszug aus getrockneten (6—7 Jahre alten) Kreuzspinnen. Jod reagierte nach 24-stündiger Einwirkung auf Stärke nicht mehr; dagegen war Zucker gut nachweisbar. „Es zeigt sich also, daß die durch die Diastase der lebenden *Epeira* bewirkte Fermentation auch beim Trocknen der Tiere bestehen bleibt; dagegen verschwindet

dabei das den Zucker wieder zerstörende Prinzip" (KOBERT). Analoge Resultate erhielt KOBERT auch mit einer lebenden italienischen Tarantel und getrockneten russischen Taranteln. Betreffs der Lokalisation dieser Enzymwirkung ist es von Interesse, daß ein Extrakt, welches nur aus dem Vorderteil (Cephalothorax) von *Trochosa singoriensis* hergestellt war, dieselbe verdauende Wirkung auf Stärke zeigte, wie ein nur aus Hinterleibern bereitetes, eine Tatsache, die wohl darauf hinweist, daß die großen thorakalen Mitteldarmdivertikel (Magenschläuche) den „Leberschläuchen" funktionell gleichwertig sind.

KOBERT vertritt die Ansicht, daß es sich bei dem erwähnten Verschwinden des Zuckers um die Wirkung einer tierischen „Zymase" handelt, welche den gebildeten Zucker wie die Hefezymase in Alkohol und CO_2 spaltet. Auf alle Fälle wäre eine genauere Untersuchung dieser „Glykolyse" sehr erwünscht. Das Vorhandensein eines kräftig wirkenden diastatischen Enzyms bei den ausschließlich von Tieren lebenden Spinnen erscheint auf den ersten Blick auffallend, findet aber seine Erklärung wohl in dem Umstande, daß dasselbe Enzym auch Glykogen hydrolytisch spaltet. Nach KOBERT wandelte ein Extrakt aus lebenden erwachsenen Kreuzspinnen Glykogenlösung binnen 20 Stunden um. Extrakt aus jungen lebenden Kreuzspinnen leistete dasselbe binnen 24 Stunden; auch Auszüge von Spinnen, die vor 7 Jahren getrocknet worden waren, erwiesen sich noch, wiewohl schwächer, wirksam. „Tarantelextrakt (aus einer lebenden *Lycosa*) war von starker Einwirkung auf Glykogen, desgleichen verdauten Extrakte aus vor 6—7 Jahren getrockneten *Trochosa*-Exemplaren Glykogen in 24 Stunden vollständig, so daß keine Jodreaktion mehr eintrat.

Wenn das erwähnte Verschwinden des Zuckers, dessen Nachweis in den ersten Stadien der Einwirkung der Extrakte man sowohl bei BERTKAU wie bei KOBERT vermißt, wirklich auf der Wirkung eines glykolytischen Enzyms beruhen sollte, so erscheint es nicht wahrscheinlich, daß dasselbe im Sekret der Mitteldarmdrüse enthalten ist, eher ließe sich an die Zellen oder an das Blut denken; denn es ist nicht anzunehmen, daß der Zucker vor seiner Resorption weiter gespalten wird.

Wie bei der Crustaceenleber, so taucht auch bei der ihr morphologisch und funktionell so ähnlichen Mitteldarmdrüse der Spinnen wieder die Frage auf, ob sie, wie PLATEAU annimmt, ausschließlich der Absonderung eines Verdauungssaftes dient, oder ob es sich zugleich um ein „Resorptionsorgan" handelt.

PLATEAU ist der Meinung, daß „du moment, où il était parfaitement prouvé, que l'organ abdominal, dont nous parlons, est une glande sécrétant en abondance le liquide digestif principal, toute hypothèse d'estomac accessoire, de réservoir, etc. se trouvait naturellement réfutée", und daß demnach auch die flüssige Nahrung weder in die thorakalen Divertikel noch in die vielverzweigten Schläuche der „Leber" jemals eindringe. Dem stehen schon ältere Behauptungen entgegen. DUGÈS drückte sich schon 1838 bezüglich dieser Frage sehr bestimmt aus. „Certains faits", sagt er, „porteraient à le regarder (die Drüse) comme pouvant aussi jouer le rôle d'estomac secondaire, de réservoir aux sucs alibiles." Er macht weiterhin darauf aufmerksam, daß das Volumen des Hinterleibes einer Spinne oft mächtig während des Sauggeschäftes anschwillt. („Donnez à une araignée à jeun depuis longtemps, une proie volumineuse et bientôt son ventre se renflera considérablement, et certes ce n'est pas la replétion du canal intestine seul, qui peut produire de pareils effets.") Auch WASMANN (23) kommt zu gleicher Ueberzeugung. „Betrachtet man", sagt er, „die große Weite der Gänge, die bedeutender ist, als die Fortsetzung des Darmkanales nach hinten, und den Umstand, daß die Verzweigungen dieser

Gänge noch weit in den Fettkörper (als solchen deutete er die „Leber“) hinein beständig mit demselben milchweißen Contentum, welches im Darm befindlich ist, sich gefüllt zeigen (außer bei Tieren, die lange gefastet haben), so muß man zu der Ueberzeugung kommen, daß diese Gänge kein in der Drüse bereitetes Sekret zum Darmkanal hinführen . . . . . Der Chymus verbreitet sich vom hinteren Magen (so nennt Wasmann die Erweiterung des Darmes am Anfang des Hinterleibes) in die nach allen Richtungen verzweigten Gänge des Fettkörpers, und wenn in den letzten Endigungen derselben, den Drüsensäckchen, derselbe nicht mehr gefunden wird, so rührt dies daher, weil in ihnen jener Form und Stoff ändernde chemisch-vitale Prozeß vor sich geht, dessen Endresultat die Bildung eines für die Assimilation tauglichen Chylus ist . . . . . Schwierig bleibt es freilich, zu erklären, wie die bei der Assimilation als exkrementiell ausgeschiedenen Stoffe wiederum auf denselben Wegen zurückwandern können, um in die weitere Fortsetzung des Darmkanales zu gelangen, eine Schwierigkeit, die übrigens bei anderen niederen Tieren, wo bei vorhandenem After ein verzweigter Darmkanal sich findet, dieselbe ist.“ (Wasmann.)

Faßt man zunächst die Beschaffenheit des Inhaltes der „Leberschläuche“ näher ins Auge, so zeigt sich bald, daß derselbe nicht überall das gleiche Aussehen zeigt. Nach Bertkau finden sich fast zu jeder Zeit in den verschiedenen Teilen der Drüse, und selbst in dem erweiterten Stück des Darmes, Anhäufungen von größeren und kleineren gefärbten Kügelchen, wie sie auch im Inhalt der „flaschenförmigen“ Zellen vorkommen. „Die aufgenommene Nahrung präsentiert sich auf Querschnitten gehärteter Exemplare als eine schwach gelbliche oder rosafarbige, bröcklige Masse, in der kleine Körnchen dicht aneinander gelagert sind. Befinden sich beide Massen zugleich in dem Drüsenlumen, so nimmt die Nahrung das Zentrum ein. Endlich kommen noch unregelmäßige, gewöhnlich aber eiförmige Ballen im Drüsenlumen vor, die aus einer hellen Grundmasse bestehen, der kleinere und kleinste Kügelchen eingebettet sind, und die durch einen gewöhnlich grünen Farbstoff gefärbt sind.“ Bertkau hält diese Ballen „für den als unbrauchbar ausgeschiedenen Teil der Nahrung“. In den hinteren Ausführungsgängen der Leber und dem darauf folgenden Darmabschnitt finden sich ähnliche, aber zu größeren Brocken zusammengeballte Massen.“ Plateau führt an, daß man im Hinterleibsteil des Mitteldarmes „eine Säule von bräunlicher Masse findet mit Seitenzweigen, die in die großen exzernierenden Kanäle der Drüse sich hineinerstrecken“; Plateau hält diese Massen aber nur für „Produkte der Drüse selbst“ und nicht für in Verdauung begriffene Stoffe: „Mit Leichtigkeit kann man dieselben braunen Granula in den unmittelbar benachbarten Zellen der drüsigen Blindschläuche wiederfinden, und nicht selten sieht man Sekretionszellen, losgelöst und sphärisch geworden, sich der Gesamtmasse in den exzernierenden Kanälen und dem Darm zugesellen.“

Das schon von Dugès mit Recht hervorgehobene so auffallende Anschwellen des Hinterleibes saugender Spinnen versuchte Plateau durch eine Anhäufung von Blut zu erklären. Er findet, daß, wenn man die Haut des Abdomens einer wohlgenährten Spinne mit Vorsicht ritzt, „augenblicklich eine beträchtliche Menge farbloser Flüssigkeit ausströmt, worauf ein allgemeines Zusammenfallen der Haut des

Hinterleibes erfolgt." Wäre die Flüssigkeit, folgert Plateau, in der Vielheit der Zweige der exzernierenden Drüsenkanäle eingeschlossen, so könnte sie bei einer Verletzung nur langsam ausfließen und würde auch nicht so durchsichtig sein, wie es der Fall ist.

„Diese Flüssigkeit ist das Blut des Tieres, welches in Strömen zwischen den Eingeweiden kreist, und welches man auch in hellen Tropfen aus der Schnittfläche eines mit der Schere abgeschnittenen Gliedes hervorquellen sieht .... Bei den Spinnen geschieht genau dasselbe, wie bei den übrigen Articulaten. Die flüssigen Verdauungsprodukte filtrieren durch einen osmotischen Vorgang durch die Darmwände hindurch, um sich direkt mit der Blutflüssigkeit zu mischen, und man braucht keineswegs wie Dugès vorauszusetzen, daß sie in die exzernierenden Kanäle der Hinterleibsdrüse aufgenommen werden, um das verhältnismäßig rapide Wachstum des Volums einer Spinne zu erklären." (Plateau.)

Mit Recht hat Bertkau demgegenüber hervorgehoben, daß diese Deutung Plateaus ein fast augenblickliches Filtrieren flüssiger Nahrung durch die Darmwandung zur Voraussetzung hat, was sicher nicht angenommen werden kann. Er lieferte außerdem den direkten experimentellen Beweis dafür, daß aufgenommene Flüssigkeit tatsächlich in die Schläuche der Mitteldarmdrüse eindringt. Es wurde schon früher erwähnt, daß sich Plateau vergeblich bemühte, das Eindringen von Karmin in die Magencoeca (im Cephalothorax) nachzuweisen, indem er Fliegen den Farbstoff injizierte und sie dann den Spinnen verabreichte. Bertkau verfuhr nun viel einfacher, indem er verschiedene Spinnen mit durch Karmin gefärbtem Wasser tränkte, wobei man an besonders günstigen Objekten (*Segestria*, *Micrommata*) die rote Farbe schon durch die Haut des Hinterleibes durchschimmern sieht, und zwar in Form von Punkten entsprechend den Enden der Blindsäckchen.

Deutlicher wurde das Bild nach Entfernung der Haut des Abdomens. „Wurde dabei die Leber verletzt, so strömte aus der Wunde die rote Flüssigkeit aus; läßt man das Tier leben, so bleibt das Karmin noch nach Tagen, ja Wochen in den Blindsäcken eingeschlossen. Wurde ein Exemplar unmittelbar nach dem Trinken getötet, gehärtet und hernach zerschnitten, so zeigte sich die ganze Leber, auch der am Bauche liegende Lappen bis in die letzten Ausläufer hinein mit Karmin erfüllt; auch in dem Cephalothoraxteil des Darmes befand sich dasselbe, nicht aber im Enddarm, d. h. in dem zwischen der letzten Einmündungsstelle der Leber und dem After gelegenen Teil."

Es geht aus diesen leicht zu bestätigenden Versuchen Bertkaus demnach mit aller Sicherheit hervor, daß die Spinnenleber der Krebsleber nicht nur morphologisch, sondern auch funktionell durchaus entspricht, indem Nahrungsbestandteile in die Drüse eindringen, um hier weiter verdaut, d. h. der Einwirkung des Sekretes unterworfen zu werden. In gleicher Weise fungieren auch die Magenausstülpungen im Thorax, deren Hauptbedeutung aber wohl die von Reservoiren für die aufgesaugte flüssige Nahrung sein dürfte.

Auch Bernard (3) fand in den Mitteldarmschläuchen noch unverdaute Nahrung in reichlicher Menge, die sich an den Präparaten in Form von großen Coagulis darstellt, desgleichen Berlese (2). Bei gewissen Milben (*Trombidium*) fand dieser letztere die Coeca des Mitteldarmes ganz erfüllt mit pflanzlichem

Detritus, ja es konnte hier sogar die Aufnahme geformter fester Nahrungspartikel seitens der Zellen der Blindschläuche nachgewiesen werden. Bei *Trombidium fuliginosum* finden sich Sporen verschiedener Myxomyceten, bei *Rhyncholophus phalangioides* solche von Uredineen und Mucorideen in den Zellen oft in großer Zahl (vgl. Fig. 188). In welcher Weise die Aufnahme so großer, fester Körper sich vollzieht, sowie über deren weiteres Schicksal liegen bis jetzt keine Beobachtungen vor. Ein solches Erhaltenbleiben phagocytärer Eigenschaften von Darmepithelzellen steht bei Arthropoden nach den bisherigen Erfahrungen ziemlich isoliert und verdient schon aus diesem Grunde alle Beachtung.

Daß bei den blutsaugenden Zecken (*Ixodes*) das ganze System der Mitteldarmschläuche mit Blut gefüllt wird, ist fast selbstverständlich. Das Sekret der hier mächtig entwickelten Speicheldrüsen bewirkt schon vor dem Eintritt des aufgesaugten Blutes eine völlige Zerstörung der roten Blutkörperchen. Im Mitteldarm selbst kommt es dann, wie zuerst Grützner (11) gezeigt hat, zu einer massenhaften Bildung von Hämoglobinkristallen, auch in Fällen (Mensch, Hund), wo sonst die Kristallisation nur schwer erfolgt. Das Oxyhämoglobin scheint vollkommen reduziert zu werden.

Bei Berücksichtigung dieser Erfahrungen sowie der anatomischen Verhältnisse kann es gar nicht zweifelhaft sein, daß die Mitteldarmdivertikel (Leberschläuche) der Arachniden, insbesondere auch die der echten Spinnen nicht nur ein verdauendes Sekret bereiten, sondern auch der Resorption der Nährstoffe dienen.

Denn anderenfalls bliebe nur der enge Darmabschnitt von der Mündung des letzten Paares der Ausführungsgänge der Leber bis zur Kloake übrig, der häufig schon von Exkrementen erfüllt gefunden wird. Die enorme Vergrößerung der Oberfläche läßt ja außerdem ebenso wie die Beschaffenheit der Zellen die Spinnenleber für die Resorption höchst geeignet erscheinen. Desgleichen spricht der wechselnde Inhalt der Drüsenzellen sehr zu gunsten einer solchen Annahme. Wie in dem histologischen Abschnitt bereits erwähnt wurde, finden sich in den Drüsenzellen außer Fermentkügelchen und Kristallen regelmäßig auch runde, tropfenförmige Gebilde, welche nach Berlese aus Eiweißsubstanzen in verschiedenen Stadien der Verdauung („Peptonisation") bestehen sollen. Dieser Autor hat speziell über die Eiweißresorption seitens der Epithelzellen der Mitteldarmdrüse verschiedener Arachniden (Milben, Spinnen, Skorpione) auf Grund histologischer Untersuchungen sehr detaillierte Angaben gemacht, doch scheint mir die Deutung der wechselnden Bilder, die er erhielt, noch recht zweifelhaft und jedenfalls der Nachprüfung bedürftig. Eines aber dürfte wohl als sicher gelten können, nämlich das Vorkommen geformter Eiweißeinschlüsse (Eiweißkugeln), die bei gut genährten Tieren sehr zahlreich bei längerem Hungern schwinden und offenbar gespeichertes resorbiertes Nahrungseiweiß darstellen, wie man es so häufig im Darmepithel wirbelloser Tiere findet.

Berlese stellt sich vor, daß die betreffenden Epithelzellen Eiweiß zunächst in Form einer Lösung aufnehmen, um es dann in feste Form überzuführen und schließlich durch einen Vorgang intracellularer Verdauung wieder zu verflüssigen. „Le cellule epiteliali della grossa glandola o tasca epatica 1) assorbono sostanze albuminoidi e le coagulano nel loro interno, dove rimangano più o meno lungamente in deposito, 2) trasformano nel loro interno le dette sostanze in peptoni."

Dem mag wohl so sein. Ich kann aber nicht umhin, auf die große Unwahrscheinlichkeit der weiteren Annahme Berleses hinzuweisen, daß die resorbierten und in den Zellen als „Eiweißkugeln" gespeicherten Substanzen nach ihrer „intracellularen Verdauung" zugleich mit den abgestoßenen Zellen frei werden, um nun erst dem Gesamtorganismus zugute zu kommen, was doch nur unter der Voraussetzung einer abermaligen Resorption denkbar wäre. Daß sich Berlese den Vor-

gang wirklich so denkt, darüber läßt der folgende Satz keinen Zweifel: „finita la digestione intracellulare la cellula si stacca ed i prodotti digeriti, che contiene, vengono assorbiti o nella ghiandola stessa o nel colon seguente“.

Auf alle Fälle bedürfen alle diese Angaben noch weiterer Prüfung.

Ohne allen Zweifel entsprechen auch die Mitteldarmdivertikel der Phalangiden und Milben funktionell durchaus der „Leber“ der eigentlichen Spinnen. In der Tat konnte PLATEAU zeigen, daß dieselben ein Sekret liefern, welches auf Eiweißkörper, Fette und Kohlehydrate (Stärke) wirkt. Wässerige Extrakte der Blindschläuche erwiesen sich ganz ähnlich, nur schwächer wirksam als entsprechende Auszüge aus Spinnenlebern. Obschon die Phalangiden feste Nahrung aufnehmen, so kann es mit Rücksicht darauf, daß der Mitteldarm ähnlich wie bei den Decapoden unter den Crustaceen und auch bei den echten Spinnen fast ganz in jenen Schläuchen aufgeht, kaum zweifelhaft sein, daß dieselben auch in diesem Falle neben ihrer sekretorischen Tätigkeit der Resorption der aus dem Darm in sie eindringenden gelösten Nährstoffe dienen, und es bliebe nur zu untersuchen, ob und wie das Eintreten fester Nahrungspartikel verhindert wird, wie dies bekanntlich bei *Aphrodite* und bei vielen Krebsen der Fall ist. Bei den Cryptostigmata- (Oribatidae, Sacroptidae), Milben, bei welchen die Schläuche überhaupt verhältnismäßig wenig entwickelt sind, wird durch eine Art von Klappe am Ursprung aus dem Mitteldarm das Eintreten fester Partikel in die Coeca verhindert, und findet man in denselben nur flüssigen Inhalt, auch wenn der Mitteldarm (Magendarm) mit vegetabilischem Detritus ganz erfüllt ist (BERLESE). Dagegen sind bei *Trombidium* und anderen Vertretern der Prostigmata (Trombibidae, Hydrachnidae) auch die Blinddärme oft ganz mit Pflanzentrümmern ausgefüllt.

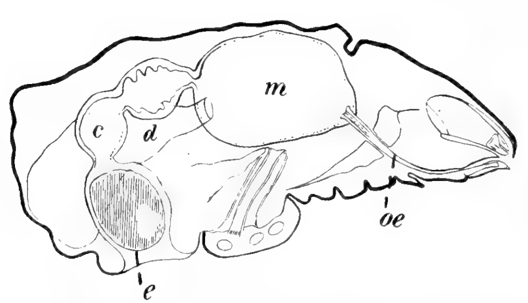


Fig. 192. *Angelia palustris.* Medianschnitt durch den Körper. *oe* Oesophagus, *m* Mitteldarm mit einem der Divertikel (*d*), *c* Colon, *e* Exkrementballen im Rectum (nach BERLESE).

Bei manchen Milben (Cryptostigmata) scheint auch dem mittleren Abschnitt des Enddarmes, den BERLESE als „Colon“ bezeichnet, für die Resorption Bedeutung zuzukommen (Fig. 192).

Die Struktur desselben erinnert lebhaft an analoge Bildungen im Enddarm gewisser phytophager Insekten, auf welche im folgenden Abschnitt näher einzugehen sein wird. Untersucht man das Colon jener Milben (z. B. *Neoliodes theleproctus*) im Längsschnitt, so erkennt man leicht eine eigentümlich zottige Beschaffenheit der auskleidenden Epithelschicht, die darauf beruht, daß jede einzelne Zelle mit kürzeren cilienartigen (in der Ruhe) oder (im tätigen Zustande bei gefülltem Darm) mit oft sehr langen pseudopodienähnlichen Fortsätzen ausgestattet erscheint (Fig. 193), die sich zwischen die Inhaltsmassen hineinerstrecken und, wie BERLESE annimmt, der Resorption gelöster Stoffe dienen.

Als eines der wertvollsten Ergebnisse der Arbeiten Berleses darf wohl der sichere Nachweis einer exkretorischen Funktion der Leberschläuche bei den Arachniden gelten.

Es wurde schon früher der so sehr auffallenden kristallinischen Einschlüsse der Zellen der Mitteldarmdivertikel gedacht, deren chemische Natur sie

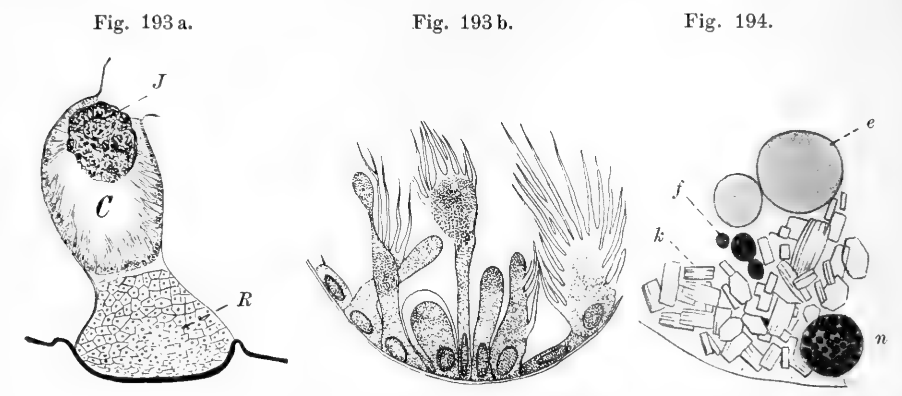


Fig. 193 a u. b. *Neoliodes theleproctus*. a Längsschnitt durch das Colon (*C*), *R* Rectum, *I* Inhaltsmasse des Colon. b Epithelzellen des Colons in voller Aktivität (nach Berlese).

Fig. 194. *Tegenaria domestica*. Teil einer „Leberzelle" mit dem Kern (*n*), Eiweißkugeln (*e*), (braunen) Fermenttröpfchen (*f*) und zahlreichen Kristallen (Harnsäure) (*k*) (nach Berlese).

mit aller Bestimmtheit als zur Ausscheidung bestimmte Endprodukte des Eiweißumsatzes charakterisiert. Untersucht man die Leber von *Tegenaria domestica*, so wird man normalerweise kaum eine Zelle finden, die nicht in der Nähe des freien Endes eine Unmasse kleiner farbloser Kristalle in ihrem Inneren erkennen ließe, von denen einige die Form typischer Harnsäurekristalle zeigen (Fig. 194).

Auch bei *Trombidium fuliginosum* fand Berlese oft massenhaft kleine Harnsäurekristalle im Innern der Zellen der Coeca. Andersartige kristallinische Bildungen (geschichtete Sphäriten) finden sich bei *Epeira* nach kurzer, beim Skorpion nach längerer Hungerzeit (Fig. 195 a, b) sowohl in den Leberzellen, wie auch im Lumen

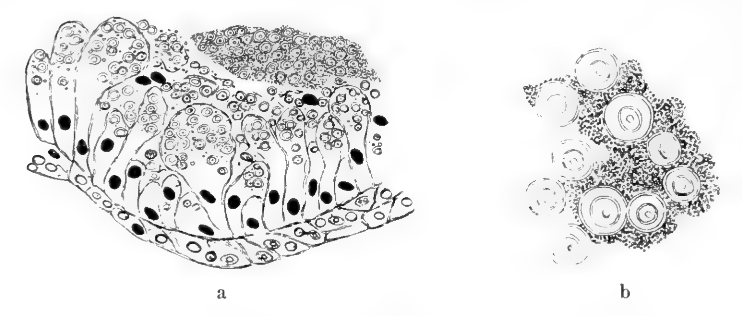


Fig. 195. *Scorpio*. a Leberzellen nach langem Hunger. Sie sind, wie auch das Lumen des Schlauches, mit kleinen geschichteten Sphäriten erfüllt. b Dieselben Konkremente stärker vergrößert (nach Berlese).

der Schläuche; gleiche Befunde sind auch an den Mitteldarmdivertikeln sehr vieler Milben zu machen. Bei Behandlung ganz frischer Coeca von *Neoliodes theleproctus*

mit HCl oder HNO_3 lösten sich die Konkretionen, und es entstanden kleine Kriställchen von Harnsäure (Murexidreaktion positiv), so daß es sich im gegebenen Falle wohl um ein Urat handelt.

Bei *Trombidium* finden sich in den späteren Stadien der Verdauung in den Zellen der Schläuche zahlreiche kleine, durchsichtige 8-förmige Gebilde, untermischt mit rundlichen, geschichteten Körpern, die bisweilen bräunlich gefärbt sind und in ähnlicher Form schon von PLATEAU im Rectum und in den MALPIGHIschen Gefäßen bei Spinnen gesehen und auf Guanin bezogen wurden.

Das Vorkommen von Guanin in der Spinnenleber ist seit lange bekannt (9). Es findet sich in Form einer feinkörnigen weißen Substanz in den der oberflächlichen Schicht des Drüsenkörpers angehörigen Zellen des Zwischengewebes. Am reichlichsten ist es nach BERTKAU in den Familien der Epeiriden, Tetragnathiden, Theridiaden und Thomisiden verbreitet, fehlt aber auch den Lycosiden und Ageleniden nicht ganz (bei *Atypus* fehlt es). Bei den Micrommata ist es in den Zellen der Darmausstülpungen selbst, und zwar in den von BERTKAU als „flaschenförmig" bezeichneten Elementen der blinden Enden der Schläuche enthalten. PLATEAU sah bei *Epeira*-Arten die ganzen Blindschläuche der Oberfläche von dieser Substanz, die er, wie WASMANN, für Fett hielt, erfüllt. Dagegen hatte schon LEYDIG wahrgenommen, daß die fragliche Masse „aus sehr kleinen, lebhafte Molekularbewegung zeigenden Plättchen oder Flitterchen besteht". BERTKAU wies dann nach, daß es sich um Guanin handelt. Trägt man die weiße Oberflächenschicht vorsichtig ab und behandelt sie mit rauchender Salpetersäure und Kalilauge, so erhält man eine Purpurfärbung.

Ein Wort muß noch über die sehr charakteristischen Darmausscheidungen (Exkremente) der Spinnen gesagt werden.

Nach PLATEAU besteht der Kloakeninhalt bei den echten Spinnen gewöhnlich aus einer weißen, an Kalkmilch erinnernden Flüssigkeit, in der kleine braune oder schwarze Körperchen schwimmen. Die Spinnen entleeren die Exkremente in Form von zahlreichen Tröpfchen, die rasch zu weißen Flecken eintrocknen, in deren Mitte dann jene dunklen Partikel liegen. Bei den Wasserspinnen (*Argyroneta*) sieht man die in Wasser unlöslichen Bestandteile des Kloakeninhaltes nach der Entleerung in Form eines kleinen weißen Wölkchens zu Boden sinken. Was nun zunächst jene geformten, dunkel gefärbten Körperchen betrifft, so handelt es sich dabei, wie aus den früher schon mitgeteilten Erfahrungen über die Nahrungsaufnahme hervorgeht, nicht um Reste gefangener Insekten, woran man zunächst glauben könnte, sondern um Produkte der Mitteldarmdrüse (Leber). Nur selten fehlen diese Gebilde im Inhalt der Analtasche gänzlich, meist sind sie sogar



Fig. 196. Spinnenkonkremente. a und c von *Argyroneta*, b von *Epeira umbratica*, d von *Tegenaria domestica* mit 3 Einschnürungen (nach PLATEAU).

sehr zahlreich. Plateau zählte bei einer *Clubiona holosericea* deren 75. Auch Form und Größe derselben variiert sehr (Fig. 196). Bald sind es rundlich-eiförmige Körper, bald Kegel, oder sie erscheinen an verschiedenen Stellen eingeschnürt. Sehr groß (bis zu 1 mm) sind sie bei *Tegenaria*, erreichen aber meist nur die Hälfte dieser Länge. Bei mikroskopischer Untersuchung dieser auch im frischen Zustande ziemlich harten Gebilde erkennt man leicht eine äußere strukturlose durchsichtige Membran, welche, in Wasser und Säuren (Essigsäure) unlöslich, in Alkalien (NaOH) nach mehreren Stunden sich löst und einen dunklen undurchsichtigen Inhalt umschließt, der aus gelblichen, grünlichen und rötlichen Körnchen sowie gelben Fetttröpfchen besteht, wie sie sich in den Drüsenzellen finden; eine dunkle Säule, aus gleichem Material bestehend, findet sich auch im Innern des Mitteldarmes. Niemals umschließen jene Körper die charakteristischen Granulationen der Malpighischen Schläuche, welche in ungeheurer Masse im flüssigen Inhalt der Kloake suspendiert sind. Es beweist dies, daß die Hüllmembran schon fertig gebildet wird, bevor die Körper aus dem Mitteldarm in die Kloake eintreten. Ihrer Entstehung entsprechend könnte man sie wohl als „Leberkot" bezeichnen, da sie ausschließlich aus Produkten oder Resten von Zellen der Mitteldarmdrüse bestehen. Ueber die chemische Natur der Granulationen macht Plateau keinerlei Mitteilung, doch dürfte es nach den Beobachtungen von Berlese kaum zu bezweifeln sein, daß sich unter ihnen auch Urate resp. Guanin befinden, obschon es Wasmann nicht gelungen ist, Harnsäure nachzuweisen.

Dagegen findet sich Guanin, wie man seit lange weiß, in der entleerten Gesamtmasse der Exkremente vieler Spinnen in Menge. Speziell für *Epeira* (Kreuzspinne) darf es als sichergestellt gelten, daß der größte Teil der Exkremente aus Guanin besteht, und daß Harnsäure nur in geringen Mengen daneben auftritt. Es wird an anderer Stelle dieses Werkes hierauf näher einzugehen sein. (Vgl. v. Fürth, Vergl.-chem. Physiol. d. niederen Tiere, 1903, p. 298f.).



Fig. 197. *Phalangium cornutum*. Exkremente (nach Plateau).

Bei Phalangiden findet man nach Plateau, wenn sich der Verdauungsprozeß seinem Ende zuneigt, den Darm selbst erfüllt mit einer ziemlich voluminösen weichen, braunschwarzen Masse, die immer deutlich spiralig gedreht erscheint (Fig. 197) und in der bei mikroskopischer Untersuchung zahlreiche sehr kleine, braune Körnchen neben spärlichen prismatischen Kristallen, Sandkörnchen und Resten des Chitinskelettes verzehrter Insekten nachzuweisen sind. Später wird dann die ganze Masse von einer durchsichtigen Haut umschlossen, um welche schließlich noch eine dickwandigere Kapsel gebildet wird (Fig. 197). Beide Hüllen bestehen anscheinend aus einer chitinartigen Substanz, welche nach Plateau von den Zellen des Mitteldarmes abgesondert wird. Derselbe Beobachter vermochte aus den Exkrementen Harnsäure in Form von Kristallen abzuscheiden.

Literatur.

Arachniden.

1. **Batelli, A.,** *Note anatomo-fisiologiche sugli Ixodini. Bull. Soc. Entomol. Ital., Anno 23 (1891), p. 218.*
2. **Berlese, A.,** *Circa il mesointestino di alcuni Aracnidi. Rivista di Patol. vegetale, Anno 7 (1899), p. 1.*

2a. — *Ricerche sugli organi e sulla funzione della digestione negli Acari. Ibid. Anno 5 (1896), p. 129.*

3. **Bernard, J.,** *Notes on some of the digestive process in Arachnids. Journ. of the Roy. Microsc. Soc., Vol. 19 (1893).*
4. **Bertkau, Ph.,** *Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 24 (1885), p. 398.*

4a. — *Ueber den Bau und die Funktion der sogenannten Leber der Spinnen. Ibid. Bd. 23 (1881), p. 214.*

5. **Blackwell, E.,** *Researches into the structure, functions and oeconomy of the Araneïda. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 15 (1845), p. 237.*
6. **Blanchard, E.,** *Des fonctions du foie chez les Arachnides. Compt. rend. Acad. Paris, T. 51 (1855), p. 1256.*

6a. — *Organisation du règne animale (Arachnides), 1853—1860, Paris.*

7. **Dorthes,** *Observations on the structure and oeconomy of some curious species of Aranea. Transact. of the Linnean Soc. London, Vol. 2 (1792).*
8. **Dugès, A.,** *Observations sur les Araneïdes. Ann. de Sc. nat. (2), Zool., T. 6 (1836), p. 180.*

8a. — *Traité de Physiol. comparée, T. 2 (1838), p. 399.*

9. **Gorup-Besanez** und **Will,** *Guanin, ein wesentlicher Bestandteil gewisser Sekrete wirbelloser Tiere. Gelehrte Anzeigen, herausg. v. Mitgliedern der Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 27 (1848), No. 233, 1848, p. 825.*
10. **Griffiths, A. B.,** and **Johnstone, A.,** *Physiology of Invertebrata, 1892, and Proceed. of the Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 15, p. 113.*
11. **Grützner, P.,** *Ueber Hämoglobinkristalle im Darm der Zecken. Deutsche med. Wochenschr., 1902.*
12. **Haller, B.,** *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Dermaleichen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1877).*

12a. — *Ueber den Bau der vogelbewohnenden Sarcoptiden. Ibid. Bd. 36 (1881).*

13. **Henking, E.,** *Beiträge zur anatomischen Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882), p. 553.*

13a. **Kobert, R.,** *Ueber die Enzyme wirbelloser Tiere. Pflügers Arch., Bd. 99, 1903 p. 174.*

14. **Megnin,** *Note sur la faculté qu'ont certains Acariens avec ou sans bouche de vivre sans nourriture. Compt. rend. Paris, T. 80 (1876).*
15. **Menge, M. A.,** *Ueber die Lebensweise der Arachniden. Neueste Schriften d. Naturforsch. Ges. in Danzig, Bd. 4 (1843), p. 19.*

15a. — *Ueber die Lebensweise der Afterspinnen (Phalangida), Danzig 1850.*

16. **Michael,** *Observations on the anatomy of the Oribatidae. Journ. Roy. Micr. Soc. (2), Vol. 3 (1883).*
17. **Nalepa,** *Die Anatomie der Tyroglyphen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 90 u. 92 (1884 u. 1885).*

17a. — *Die Anatomie der Phytopten. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 96 (1887).*

18. **Plateau, F.,** *Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Araneïdes dipneumones. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, (2), T. 44 (1877), p. 1.*

18a. — *Notes sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Phalangides. Ibid. T. 42 (1876), p. 1.*

19. **Rössler, R.,** *Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 36 (1881).*
20. **Schneider, A.,** *Zur Biologie des Skorpions. Naturwiss. Wochenschr. v. Potonié, 1908, No. 35.*
21. **Taschenberg, O.,** *Die giftigen Tiere. Stuttgart, F. Enke 1909.*
22. **Vogt** und **Yung,** *Lehrb. d. prakt. vergl. Anat., Bd. 2 (1889—94), p. 193.*
23. **Wasmann, A.,** *Beiträge zur Anatomie der Spinnen. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwiss., herausg. v. d. Naturwiss. Verein in Hamburg, Bd. 1 (1846).*
24. **Winkler,** *Anatomie der Gamasiden. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. 7 (1886).*

Neunter Teil.

Die Ernährung der Insekten (Hexapoda).

Indem wir uns nunmehr dieser weitaus umfangreichsten Klasse des Arthropodenstammes zuwenden, erscheint es von vornherein ausgeschlossen, bei der Besprechung der Ernährungsphysiologie streng systematisch zu verfahren, dies verbietet schon die große Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse, denn es liegen physiologische Untersuchungen nur über wenige Repräsentanten der Klasse vor, und auch diese sind nichts weniger als erschöpfend. Dabei erreicht die Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen und speziell der Ernährungsverhältnisse hier einen Grad, wie sonst nirgends in der Tierwelt, und es stellen in der Tat, wie V. Graber sagt, die Insekten, „sowohl an sich genommen, wie in ihrer Allgemeinheit in der Großartigkeit und Mannigfaltigkeit ihres Daseins betrachtet, eine besondere, selbständige Welt dar“.

Während der Morphologe in der glücklichen Lage ist, dank den zahlreichen Arbeiten einer großen Zahl von Forschern, über ein ausgedehntes Material wohl gesicherter Tatsachen zu verfügen, befindet sich der Physiologe hier, wie überhaupt in bezug auf wirbellose Tiere leider nicht in ähnlicher Situation. Er ist oft nicht einmal in der Lage, hinlänglich gesichtete Tatsachen einfach beschreiben, geschweige denn dieselben in einen inneren Zusammenhang bringen zu können. Nirgends kann von einer vergleichenden Physiologie zurzeit noch weniger die Rede sein, als gerade auf dem Gebiete der Insektenernährung, und doch liegt gerade hier eine Ueberfülle der interessantesten Probleme und Fragen vor, deren Bearbeitung noch kaum in Angriff genommen wurde. Es ist sehr charakteristisch für die fast ausschließlich morphologische Richtung der heutigen Zoologie, daß, abgesehen von den Untersuchungen F. Plateaus, fast alle etwas eingehenderen Arbeiten über Insektenverdauung aus älterer Zeit stammen, und nur gelegentlich oder in Hinblick auf ganz spezielle Zwecke (Bienenverdauung, Verdauung von *Anopheles* u. a.) hat sich das Interesse (dann aber meist nicht der Zoologen) derartigen Fragen in neuerer Zeit zugewendet.

In Anlehnung an Langs Vergleichende Anatomie der Wirbellosen soll zunächst ein kurzer Ueberblick der morphologischen Verhältnisse des Verdauungsapparates der Insekten im allgemeinen gegeben werden, während manche Einzelheiten noch im folgenden Berücksichtigung finden werden.

I. Morphologie des Verdauungsapparates.

A. Anatomie.

Bekanntlich erscheint der Körper der entwickelten Hexapoden immer deutlich in drei Hauptabschnitte, Kopf, Brust und Hinterleib, gegliedert. Die beiden ersteren bestehen aus verschmolzenen (4 resp. 3) Segmenten, während das Abdomen gewöhnlich 10—11 gesonderte Segmente erkennen läßt. Der Mund liegt am Kopf zwischen den äußerst verschiedenartig gebauten Mundteilen, der After immer am Endsegment des Hinterleibes.

„Der Darm nimmt bei den ungeflügelten Insekten (Apterygota) einen ge streckten Verlauf durch den Körper, ist also nicht länger als der letztere. Bei den geflügelten Insekten (Pterygota) zeigt er meist mehr oder weniger ausgesprochene Windungen, die bei den Larven fehlen oder doch nicht so stark entwickelt sind. Ueberall zerfällt er in die bekannten drei Abschnitte: den ektodermalen Vorderdarm, den entodermalen Mitteldarm und den wieder ektodermalen Enddarm. Diese drei Abschnitte sind meist deutlich voneinander abgegrenzt. Jeder derselben kann wieder in weitere Unterabteilungen zerfallen und besondere Anhangsorgane (Divertikel) darbieten. Ganz besonders charakteristisch (nur bei einzelnen Apterygoten fehlend) sind faden- oder schlauchförmige Divertikel des Enddarmes, die in wechselnder Zahl auftreten, als Exkretionsorgane fungieren und als MALPIGHIsche Gefäße bekannt sind.“ (LANG.)

a) Mundwerkzeuge.

Eine erstaunliche Mannigfaltigkeit des Baues, größer als in irgendeiner anderen Tierklasse, bieten die Mundteile der Insekten dar, und mit Recht bezeichnet es A. LANG als eine der schönsten Leistungen der vergleichenden Anatomie, daß es gelungen ist, die so verschiedenartig umgestalteten Mundteile der verschiedenen Hexapodenordnungen auf 3 Mundgliedmaßenpaare: Mandibeln, vordere und hintere Maxillen, zurückzuführen. Aber auch für den Physiologen bietet das Studium der Insektenmundteile mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Aufnahme der teils festen, teils flüssigen Nährstoffe der verschiedensten Art das allergrößte Interesse.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den kauenden Insekten, namentlich den Orthopteren. Wir finden hier die Mundöffnung im Kreise umstel-

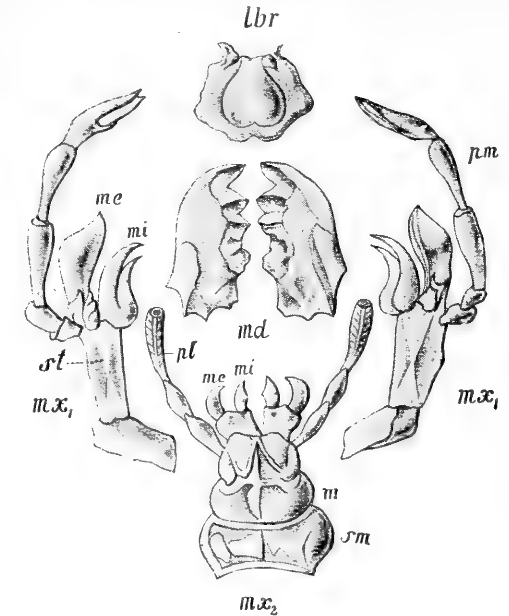


Fig. 198. Mundteile von *Blatta (Orthoptera)* (nach SAVIGNY). *lbr* Labrum (Oberlippe), *md* Mandibel, mx_1 vorderes Maxillenpaar, mx_2 hinteres Maxillenpaar = Unterlippe (Labium), *st* Stipes (Stamm), *m* Mentum, *sm* Submentum, *mi* und *me* innere und äußere Lade des 1. und 2. Maxillenpaares, *pm* Palpus maxillaris, Taster der vorderen Maxillen, *pl* Palpus labialis, Taster der hinteren Maxillen.

lend, zunächst die mit dem Kopfschild durch eine dünne Zwischenhaut beweglich verbundene Oberlippe, welche das Dach der Mundhöhle bildet, während die aus der Verschmelzung der beiden hinteren Maxillen hervorgegangene Unterlippe (Fig. 198) zum Boden derselben wird. Zwischen diesen beiden vertikal gegeneinander beweglichen Mundteilen wirken nun die Mandibeln (Oberkiefer) und die vorderen Maxillen (Unterkiefer) horizontal gegeneinander, wie die Laden einer Schere. Die Oberlippe (Labrum) bildet bald eine halb kreisrunde, bald eine drei- oder viereckige Platte, die durch besondere Muskeln in die Höhe gezogen werden kann. Die Mandibeln bestehen immer nur aus einem einzigen Stück, doch ist die Mannigfaltigkeit der Form und der Bezahnung eine außerordentliche, und ist es von größtem Interesse, die Anpassung der Form an die jeweilige Funktion im einzelnen Falle zu beobachten. „Während der Borkenkäfer mit meißelartigen Mandibeln die mäandrisch gewundenen Holzschachte ausbohrt, werden sie bei den fleischfressenden Kerfen zu gewaltigen, teils glatten, teils mit schneidenden und reißenden Zähnen bewehrten Scherenmessern und gleichen bei den pflanzenfressenden Heuschrecken mit ihren breiten, feilenartig ausgeschnittenen Kauflächen den Backenzähnen herbivorer Säugetiere (Fig. 199a). Auch beim Maikäfer springt die Zweckmäßigkeit der

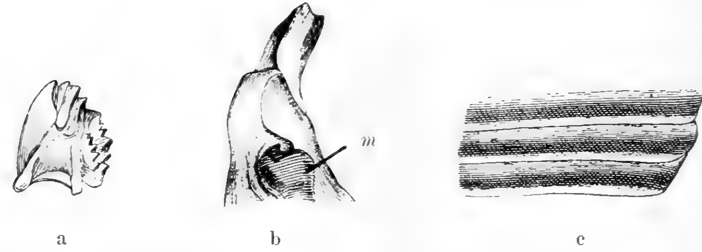


Fig. 199. a Oberkiefer einer Heuschrecke (*Pneumiora variolosa*). b Oberkiefer einer Holzlaus (*Philotarsus flaviceps*), von der Innenseite gesehen. *m* die geriefte Mahlfläche. c ein Teil der Mahlfläche, stark vergrößert (nach Kolbe).

Struktur sofort ins Auge. Jede Mandibel hat hier die Form einer dreiseitigen Pyramide. Die nach innen gedrehte Kante hat einen schneidenden, eingekerbten Vorderrand und trägt auf ihrem Hinterrande ein rundes Schild, welches gegen dasjenige des gegenüberstehenden Kiefers reibt. Die Mahlfläche ist mit vertikalen schneidenden Rippen besetzt und von einer Art Bürste umgeben, deren kurze Haare dicht zusammengedrängt sind. Bei den Holzläusen (*Psocus, Philotorsus*) erscheint die Fläche der übergreifenden Mahlzähne am Grunde der Oberkiefer zierlich parallel gerippt (Fig. 199b).

Trotz der vielseitigen Verwendbarkeit haben die Mandibeln der Kauinsekten doch nur eine beschränkte Beweglichkeit. Wie Fig. 200 zeigt, artikulieren die Kiefer mit der Kopfkapsel mittels zweier, seltener dreier Gelenkköpfe. Nach innen entspringen die meist flügelartig sich ausbreitenden Chitinsehnen, an welchen die kräftigen Beißmuskeln wirken. Zwei davon ziehen die Mandibeln gegeneinander, während 2 andere die fest geschlossene Zange wieder aufmachen.

Gegenüber den harten, festen Mandibeln sind die vorderen Maxillen im allgemeinen von mehr weicher, zarthäutiger Beschaffenheit und von um so geringerer mechanischer Bedeutung, je kräftiger die ersteren hervortreten. Jede derselben besteht bei den Kauinsekten aus einem zweigliedrigen Basalteil (Fig. 198), welcher erstens einen fünfgliedrigen Taster (*pm*) und zweitens 2 ungegliederte Kauladen, eine äußere (*me*) und eine innere (*mi*) trägt. Die Hauptfunktion der vorderen Maxillen ist weniger das Kauen als vielmehr das Halten der Nahrung, die zwischen den Innenladen eingeklemmt wird, während die Mandibeln Stück für Stück davon

abbeißen. Im übrigen variiert namentlich die innere Kaulade in ihrer Form und Beschaffenheit je nach der besonderen Funktion sehr wesentlich. So erscheint bei den räuberischen Cicindelen die innere Kaulade (Fig. 200) „gleichsam nur als

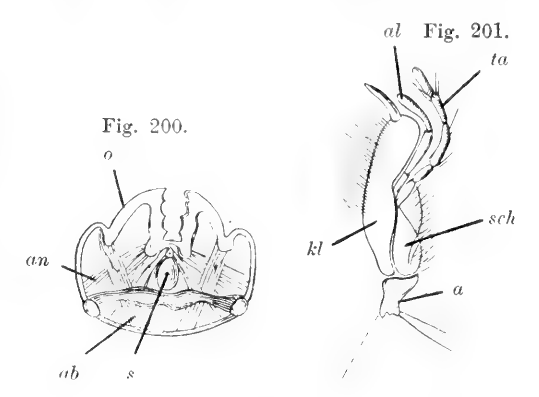


Fig. 200. Querschnitt durch den Kopf einer Blattwespenraupe (*Cimbex variabilis*). *s* Schlund, *ab* Abziehmuskel der Oberkiefer (*o*), *an* Anziehmuskel derselben (nach V. GRABER).

Fig. 201. Rechter Unterkiefer von *Cicindela*. *al* Angel, *kl* innere (Kau-)Lade, *sch* Schaft (stipes), *ta* Taster (nach V. GRABER).

eine reduzierte Ausgabe der Mandibeln: ein breites scharfes Messer, welches aber noch ein zweites kleineres Instrument, die harte, spitze Endklaue, trägt". Solcher Eckzähne haben gewisse Raubinsekten mehrere, *Locusta* 3 oder 4, manche Libellen sogar 6. Gewöhnlich ist aber die Innenlade nur mit steifen Borsten oder weichen Haaren besetzt. Zu einer förmlichen Bürste wird sie aber bei jenen Bockkäfern, welche man oft auf Doldenpflanzen beschäftigt findet, mit ihren rauhen Maxillen den Blütenstaub abzuscheuern. Die äußere Kaulade ist oft ganz nach dem Vorbilde der inneren geformt. Bei den Schrecken und Libellen legt sie sich wie ein Helm über die letztere. Beim Sandläufer (*Cicindela*) aber gleicht sie bis auf die geringere Gliederzahl ganz den typischen Tastern, „welche die Unterlage und die ergriffene Nahrung sorgfältig begreifen und betupfen, zu welchem Behufe ihr Endglied sehr praktisch geformt ist". (V. GRABER, 88.)

Was die Unterlippe betrifft, so wurde schon erwähnt, daß dieselbe aus der Verwachsung der beiden hinteren Maxillen hervorgegangen ist, und es gelingt in einzelnen Fällen leicht zu zeigen, daß jede Teilhälfte aus denselben Stücken besteht, wie eine vordere Maxille, Basalteil, dreigliedriger Taster, äußere und innere Kaulade, (Fig. 198.) Dagegen sind die beiden Basalteile auch in den Fällen, wo die Endstücke vollkommen getrennt bleiben, zu einer einheitlichen Platte verwachsen. Vielfach verschmelzen die beiden inneren Laden zu einem unpaaren medianen Stück, welches wohl auch als „Zunge" bezeichnet wurde. In der Tat fungiert dieses Gebilde nicht bloß bei den Immen (Hymenopteren) als ein wirkliches Leckorgan, sondern dient auch bei manchen echten Kaukerfen (Hirschkäfer) und bei einigen Bockkäfern zum Aufpinseln flüssiger Nährstoffe. Bisweilen begegnen wir sehr merkwürdigen Umwandlungen der Unterlippe in funktioneller Beziehung. Zunächst bei den Libellenlarven. „Diese verhüllen ihr Gesicht von unten her mit einer Art Visier oder Larve. Zieht man diese herunter, so sieht man eine hohlhandförmige Platte, die eine kräftige Greifzange trägt, und welche nach hinten in einen langen, zweigliedrigen Stiel übergeht, der sich wie ein Taschenmesser einklappen läßt." Das ganze Gebilde läßt sich mit einem Arm vergleichen, der obere Teil, der mit seinem Wurzelende dem „Kinn" (den beiden verschmolzenen Basalteilen der hinteren Maxillen) eingelenkt ist, entspricht dem Oberarm; mit einem Scharnier fügt sich ihm der dreieckige Unterarm an, der in der Ruhe dem Oberarm angedrückt ist, und wie der Unterarm mit der Hand, so endigt dieser Teil der Unterlippe der Libellenlarve mit einem, mit scharfen Zangen versehenen, zweiteiligen Greifinstrument.

Erblickt die Larve eine Beute, so wird der ganze Apparat infolge der Scharnierverbindung zwischen Ober- und Unterarm nach vorn geschnellt, und scharfe Zangen erfassen das unglückliche Opfer. (K. Lampert, 130.)

Tiefgreifende Umwandlungen erleiden die primitiven Mundteile und namentlich die Unterlippe der Kauinsekten bei den leckenden und saugenden Formen. „Den kauenden Mundgliedmaßen stehen am nächsten, mit ihnen durch vielerlei Uebergänge verbunden, die leckenden Mundteile der Hymenopteren (Bienen und Hummeln). (Fig. 202.) Oberlippe und Mandibeln bleiben bei den Umformungen ganz ausgeschlossen, dagegen strecken sich die vorderen Maxillen und die Unterlippe sehr in die Länge und verbinden sich an der Basis zu einem federnden Apparat, der nach Bedürfnis unter den Kopf eingeschlagen oder in die Länge gestreckt werden kann. Die Unterlippe beginnt mit einem kleinen herzförmigen Submentum (*sm*) und einem langgestreckten Mentum (*m*). Daran reiht sich der funktionell wichtigste Teil, die unpaare Zunge (*gl* Glossa), die den verschmolzenen Innenladen der hinteren Maxillen entspricht. Neben ihr liegen noch Rudimente der äußeren Laden (Paraglossen) und gut entwickelte Palpi labiales (*pl*). In entsprechender Weise sind auch bei den vorderen Maxillen die Basalstücke und die inneren Laden (Außenladen fehlen) langgestreckt, während Taster rudimentär bleiben. Die Innenladen sind zugleich wie scharf schneidende Messerklingen geformt und dienen zum Anritzen der Nectarien, damit aus ihnen die Zunge den Honig saugen kann.“ (R. Hertwig.)

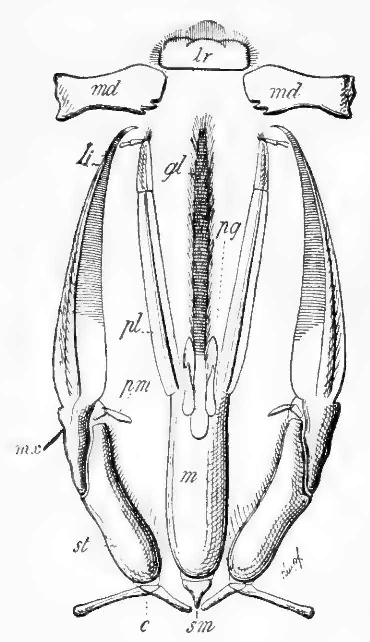


Fig. 202. Leckende Mundgliedmaßen der Hummel (*Bombus terrestris*). *lr* Oberlippe, *md* Mandibeln, *c* Cardo, *st* Stipes, *li* Lobus internus, *pm* Palpus maxillaris der Maxille *mx*, *sm* Submentum, *m* Mentum, *gl* Glossa, *pg* Paraglossen, *pl* Palpus labialis der Unterlippe (nach Hertwig).

„An die Mundgliedmaßen der Bienen (Hymenopteren) lassen sich die stechenden und saugenden Mundteile der Dipteren und Rhynchoten (Fliegen und Wanzen) anreihen, indem auch hier die Unterlippe die Grundlage des Ganzen abgibt“. Bei den Dipteren bilden die Mundteile in der Regel einen Rüssel, welcher entweder starr und dann weit vorgestreckt oder geknickt, unter den Kopf gezogen sein kann. Er wird gebildet von 3 stark verlängerten Hauptteilen, erstens der Oberlippe (*lbr*), zweitens der Unterlippe und drittens einer als Stechborste entwickelten Verlängerung der unteren Schlundwand (Hypopharynx *hp*). Die vorderen Maxillen bilden 2 schlanke Borsten, die zusammen mit den ebenfalls borstenförmigen Mandibeln im Saugrüssel eingeschlossen liegen. Als Typus dürfen die Mundteile von *Tabanus* und *Culex* gelten, welche in den beistehenden Figuren dargestellt sind (Fig. 203 A, B).

Ersterenfalls bildet die Oberlippe eine lanzettförmige Platte an der Basis der Rüsselrinne, die Spalte, die hier bleibt, hermetisch verschließend. Bei *Culex* aber verlängert sie sich bis zur Spitze der Unterlippe, so daß ein Doppelhalbrohr entsteht, bei dem aber das untere Stück, der Rüssel im engeren Sinne, prävaliert. In der Mehrzahl der Fälle dient das von der Ober- und Unterlippe gebildete Rüsselrohr als Scheide oder Futteral, in welchem die meist zu einem einzigen

Stachel sich vereinigenden Stechwaffen verborgen liegen, zugleich aber auch zur „Führung", wenn er hervorgestoßen wird. So sagt SWAMMERDAM, welcher *Culex*

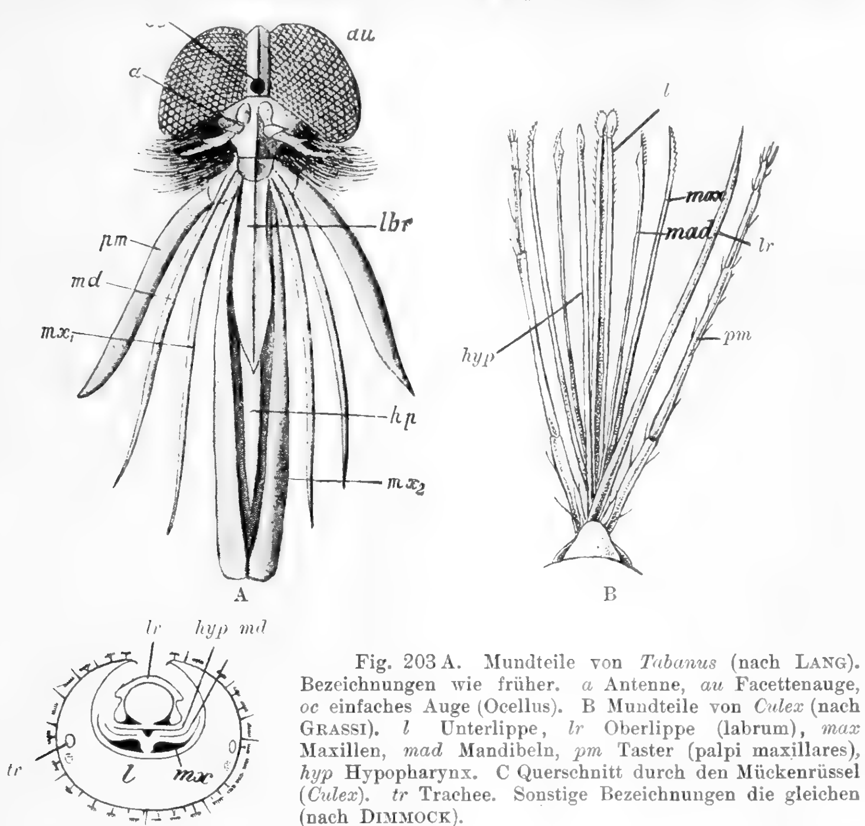


Fig. 203 A. Mundteile von *Tabanus* (nach LANG). Bezeichnungen wie früher. *a* Antenne, *au* Facettenauge, *oc* einfaches Auge (Ocellus). B Mundteile von *Culex* (nach GRASSI). *l* Unterlippe, *lr* Oberlippe (labrum), *max* Maxillen, *mad* Mandibeln, *pm* Taster (palpi maxillares), *hyp* Hypopharynx. C Querschnitt durch den Mückenrüssel (*Culex*). *tr* Trachee. Sonstige Bezeichnungen die gleichen (nach DIMMOCK).

schon 1668 studierte, in der Bibel der Natur: „Ich halte dafür, diese 5 Angelgen (Borsten) dienen dazu, als mit so viel spitzigen Pfriemgen die Oeffnung in den Schweißlöchern der Haut zu machen. Wenn das getan, so ziehen sie sich wiederum in die innere Scheide zurück. Diese dringt dann mit ihrer spitzigen Höhle in die Wunde hinein, und die Mücke saugt durch sie das Blut in sich, das neben und zwischen den kleinen Angeln hin in den Bauch der Mücke hinaufsteigt." Die gegenseitige Lage der Teile im Mückenrüssel ergibt sich am deutlichsten aus der Betrachtung eines Querschnittes (Fig. 203 C, Fig. 204). Man sieht, wie die Oberlippe (*lr*) eine Rinne bildet, welche durch Anpressen des in der Mitte verdickten Hypopharynx (*hyp*) zum geschlossenen Rohre wird, in welchem das von dem Tier aufgesaugte Blut emporsteigt. Das Vorderende der Oberlippe gleicht einer dreispitzigen Feder. Die beiden Mandibeln bilden zwei sehr dünne durchsichtige lanzettliche Chitinlamellen, deren Spitze leicht verdickt ist. Aehnlich sind auch die Maxillen gestaltet, nur ist ihre innere Hälfte stark verdickt (Fig. 204 a, b), die Spitze zierlich gesägt. Alle diese teils stechenden, teils saugenden Teile liegen nun fast völlig umschlossen in der tief ausgehöhlten Rinne der dicken Unterlippe, welche im Innern Muskeln enthält und an der Spitze in zwei Lippen (Labellen) ausläuft.

Bei den Musciden (Fig. 205 a b) (*Musca, Eristalis, Syrphus*) ist der sogenannte Rüssel viel plumper gebaut und in der Ruhe geknickt. Er gleicht einem

Hämmerchen, dessen Kopf ein zweilappiges Gebilde darstellt, das einer geöffneten zweiklappigen Muschel gleicht, im übrigen jedoch in seiner Form der Ernährungs-

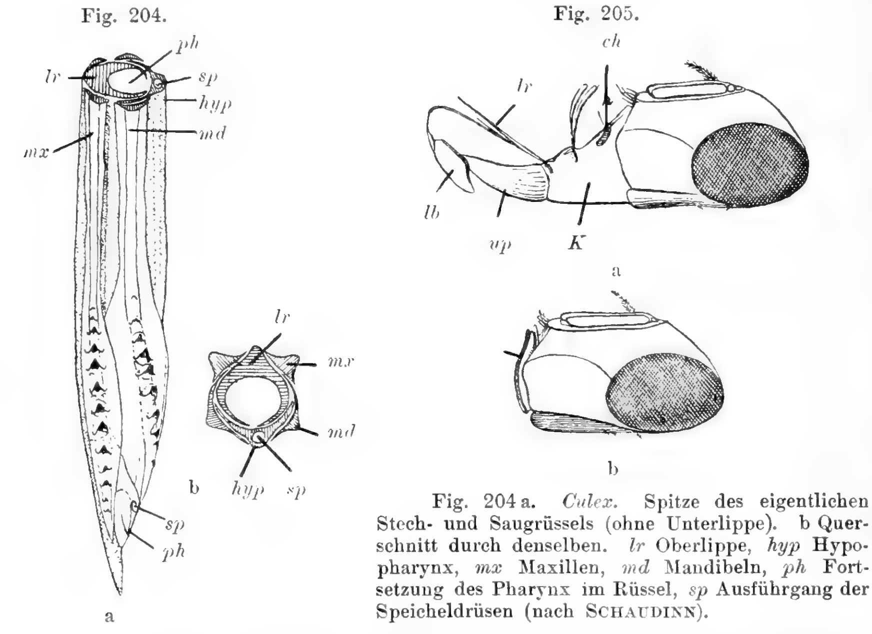


Fig. 204 a. *Culex.* Spitze des eigentlichen Stech- und Saugrüssels (ohne Unterlippe). b Querschnitt durch denselben. *lr* Oberlippe, *hyp* Hypopharynx, *mx* Maxillen, *md* Mandibeln, *ph* Fortsetzung des Pharynx im Rüssel, *sp* Ausführgang der Speicheldrüsen (nach Schaudinn).

Fig. 205. Kopf von *Musca vormitoria* a mit vorgestrecktem, b mit eingezogenem Knäuel. *lr* Oberlippe, *lb* Labellum, *up* untere Unterlippenplatte, *K* Kopfkegel, *ch* Chitinhufeisen, der Wölbungsteil des „Fulcrums“ (nach Kraepelin).

weise des Tieres immer angepaßt erscheint. In der Hauptsache besteht der walzige Rüssel wieder aus der dicken Unterlippe, welche, wie ein Querschnitt (Fig. 206)

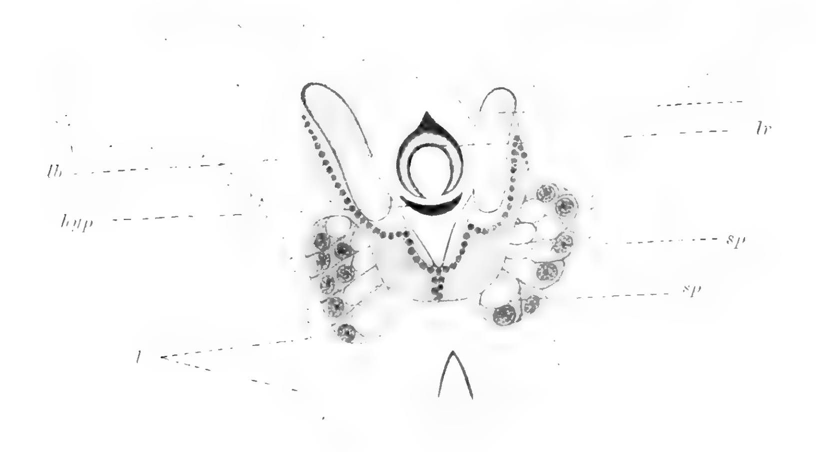


Fig. 206. Querschnitt durch den Rüssel von *Syrphus pyrastri.* *lb* Labellen der Unterlippe (*l*), *lr* Oberlippe, *hyp* Hypopharynx, *sp* Rüsselspeicheldrüsen (nach Knüppel).

lehrt, eine dicke, tiefe Halbrinne bildet, in welche von oben die Oberlippe mit dem Hypopharynx einpaßt. Alle drei genannten Bestandteile des „eigentlichen Rüssels“ (im Sinne von KRAEPELIN) entspringen an der Spitze einer rüsselförmigen weichhäutigen Verlängerung des Kopfes („Kopfkegel“ KRAEPELINS).

Sowohl die Oberlippe wie der Hypopharynx bilden je eine tief ausgehöhlte Halbrinne (Fig. 206), deren Ränder einander zugekehrt sind. Beide Organe bilden somit wieder ein aus zwei durch Falz und Nute verbundenen Halbrinnen bestehendes Rohr, dessen Hohlraum an der Spitze des Rüssels ausmündet und, wie bei *Culex*, den Anfang des Nahrungskanals (das Saugrohr) darstellt. Das Innere des Hypopharynx wird in seiner ganzen Länge von dem Ausführungsgange der im Thorax gelegenen Speicheldrüsen durchzogen, welcher von hinten her in den hohlen Hypopharynx eintritt und an der Spitze desselben sich öffnet.

Auch der „Schnabel“ der Schnabelkerfe (*Rhynchota*, Fig. 207) zeigt im wesentlichen den gleichen Bau wie der Fliegenrüssel. Formbestimmend ist auch hier die

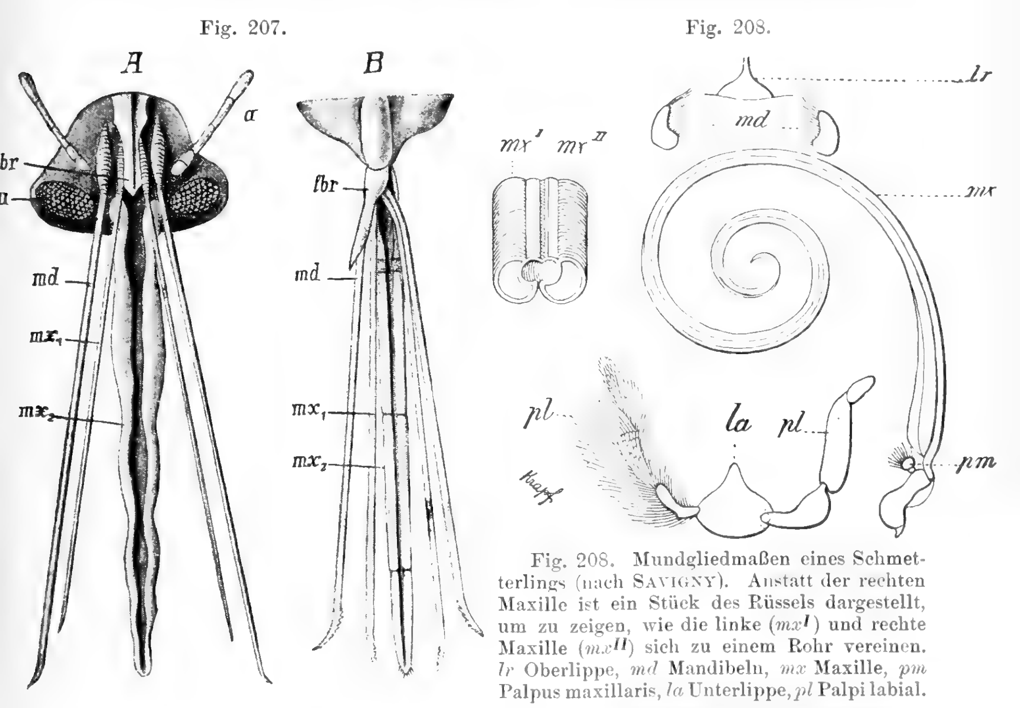


Fig. 208. Mundgliedmaßen eines Schmetterlings (nach SAVIGNY). Anstatt der rechten Maxille ist ein Stück des Rüssels dargestellt, um zu zeigen, wie die linke (mx^I) und rechte Maxille (mx^{II}) sich zu einem Rohr vereinen. *lr* Oberlippe, *md* Mandibeln, *mx* Maxille, *pm* Palpus maxillaris, *la* Unterlippe, *pl* Palpi labial.

Fig. 207. Mundteile von Hemipteren. A von *Pentatoma*, B von *Pyrrhochoris*. Bezeichnungen wie früher.

Unterlippe, ein bald kurzes, bald selbst im eingeschlagenen Zustand bis zum Bauch zurückreichendes, von Muskeln erfülltes und oberseits rinnenförmig ausgehöhltes Chitinrohr, in welchem die zu Borsten umgewandelten Mandibeln und vorderen Maxillen verborgen liegen und das an seiner Basis von der kurzen, zungenförmigen Oberlippe bedeckt wird. Das Ende dieses Rüssels ist niemals knopfartig aufgetrieben. Sehr oft sind die vier an der Spitze mit Widerhaken versehenen Stechborsten mittels Falzen im Innern des Rüsselkanals zu einem einzigen Stachel vereinigt.

Die größte Vereinfachung, zugleich aber auch die größte Spezialisierung zeigen die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Nur bei den Microptery-

ginen, einer kleinen Familie der Microlepidopteren, finden wir noch die für die Kauinsekten typischen Mundteile: kaufähige bezahnte Mandibeln, vordere Maxillen mit sechsgliederigen Palpen und zwei getrennten Kauladen, und endlich eine Unterlippe (hintere Maxillen), deren verschmolzene Basalstücke noch deutlich gesonderte (dreigliedrige) Palpen und Kauladen tragen. Die beiden Innenladen sind miteinander zu einem kurzen Röhrchen verwachsen. Bei den übrigen Microlepidopteren verlieren die Mandibeln ihre Zähne und werden rudimentär. An den vorderen Maxillen findet sich nur eine Lade. Indem die Laden beider Maxillen sich aneinanderlegen, bilden sie schon einen leicht rollbaren Saugrüssel. Bei den Macrolepidopteren (Fig. 208) sind die Mandibeln ganz verkümmert, desgleichen spielen Ober- und Unterlippe nur eine ganz untergeordnete Rolle. Von der letzteren sind nur die Palpi labiales gut entwickelt und stehen an der Basis des Rüssels, der ein langes Rohr bildet, welches wie eine Uhrfeder spiralig aufgerollt unter dem Kopfe liegt und aus zwei Halbrinnen besteht, deren Ränder fest aufeinandergefügt sind und die den von allen Mundteilen in diesem Falle allein gut entwickelten vorderen Maxillen entsprechen. Es ist dieser Bau der Mundteile der Schmetterlinge um so überraschender, als die Raupen ganz in Uebereinstimmung mit ihrer völlig abweichenden Lebensweise äußerst kräftig entwickelte Mandibeln als Kauzangen besitzen, während die Maxillen nur kleine Höcker darstellen und die Unterlippe nur in den mit den Spinndrüsen verbundenen Teilen besser ausgebildet ist. Es ist von großem Interesse, daß, wie Fritz Müller (174) gezeigt hat, bei einigen amerikanischen Käfern der Gattung *Nemognatha* (Meloidae) die äußeren Laden der Unterkiefer, sich, wie bei den Lepidopteren, enorm verlängern und rinnenförmig aushöhlen, so daß sie, zusammengelegt, als Saugrüssel dienen können. Die betreffenden Käfer gebrauchen denselben wie die Schmetterlinge, um Nektar aus tiefen und engen Blumenkelchen zu gewinnen.

b) Darm.

Infolge der schon gelegentlich der Mundbewaffnung besprochenen verschiedenen Ernährungsweise der Insekten zeigt auch der Darm ein sehr mannigfaltiges Aussehen. Bei Fleischfressern meist kurz (manchmal nur von Körperlänge), stellt er bei Pflanzenfressern oft ein in viele Windungen gelegtes Rohr dar, das manchmal 6—7mal länger ist als der Körper (*Melolontha, Scarabaeus*). In interessanter Weise zeigt dies die Vergleichung des Darmes der Hydrophilen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Während die teilweise fleischfressenden Larven einen kurzen geraden Darm haben, besitzt der entwickelte Käfer einen außerordentlich langen gewundenen Darm.

Noch interessanter ist der Vergleich des Darmes von *Hydrophilus* und *Dytiscus*. Dieser letztere Käfer hat als typischer Fleischfresser einen kurzen Darm, dessen Länge etwa der Körperlänge entspricht; dagegen weist die Länge des Darmes bei *Hydrophilus* entschieden auf vorwiegende Pflanzennahrung hin. Demungeachtet herrscht bezüglich der Frage, was gerade dieser Käfer frißt, eine sehr bemerkenswerte Unsicherheit in den Angaben der einzelnen Autoren. „Viele nennen ihn einen Pflanzenfresser, nach andern ist er omnivor, noch andere machen ihn zum Fleischfresser, ja sogar zum Kannibalen“. Rengel (202) gibt eine ganze Sammlung solcher zum Teil sich widersprechender Behauptungen. Er selbst sah den Käfer in der freien Natur niemals andere als pflanzliche Nahrung aufnehmen. Im Darminhalt keines einzigen frisch gefangenen Individuums ließen sich tierische Bestandteile mit Sicherheit nachweisen. Nur Mangel an geeigneter Pflanzenkost (hauptsächlich *Elodea* und Fadenalgen, wie z. B. *Spirogyra*) kann die Tiere gelegentlich dazu treiben, Fleisch anzunehmen.

Hier gibt also die anatomische Untersuchung des Darmkanals sofort einen

Fingerzeig für die Beurteilung der Ernährungsweise. In anderen Fällen bewährt sich die Regel aber nicht, und man würde auf Grund des anatomischen Befundes leicht zu falschen Schlüssen kommen. So besitzen (vergl. die Tafel I der Abhandlung von L. DUFOUR (57) die Acridier, welche unter den Orthopteren zu den entschiedensten Pflanzenfressern zählen, einen ganz geraden kurzen Darmkanal. Auch Raupen haben trotz der Pflanzennahrung einen relativ kurzen geraden Darm. In allen diesen Fällen ersetzt aber eine größere Weite die fehlende Länge. Auch weiß man, daß gerade Orthopteren und Raupen sich durch ihre Gier auszeichnen; durch eine große Menge von Nahrung müssen sie ersetzen, was ihnen durch unvollständige Ausnützung derselben verloren geht. Anderseits gibt es auch Raubinsekten, welche ungeachtet der Fleischnahrung einen sehr langen (aber dünnen) Darm haben, und gerade dafür liefern wieder Orthopteren ausgezeichnete Beispiele. Es ist bekannt, daß von unseren Heuschrecken eine große Anzahl von Arten entweder ausschließlich oder doch zum größeren Teil sich von anderen Insekten nähren, also Raubtiere sind (Locustiden, Mantiden). Und gerade diese zeichnen sich nun durch einen teilweise recht langen Darm aus, der dann meist schneckenförmig aufgerollt ist (*Barbitistes serricauda*, *Phaneroptera*). Bei der erstgenannten Locustiden-Art beträgt das Verhältnis der Körperlänge zur Darmlänge 5 : 11, bei letzterer 7 : 11. Mit den Locustiden stimmen noch Gryllodeen und Blattiden überein, bei denen das betreffende Verhältnis etwa 1 : 2 beträgt und der Darm ganz auffallend gerollt ist. *Mantis* dagegen besitzt zwar einen sehr hochentwickelten, mit zahlreichen Divertikeln ausgestatteten, aber durchaus nicht sehr langen Darm. Ihr schließen sich noch zwei Locustiden (*Locusta* und *Decticus*) an, die gleichfalls Raubtiere sind und einen relativ kurzen Darm besitzen. (WERNER, 240.) WERNER will daher die Verschiedenheit der Darmlänge bei den Orthopteren weniger auf die Ernährungsweise als auf die Körperform beziehen. „Lange, schlanke Tiere haben einen wenig gewundenen Darm (Schlangen, Blindschleichen), kurze, gedrungene einen stark gewundenen, daher auch relativ längeren Darm.“ Er weist darauf hin, daß die Locustiden und gerade die mit dem längsten Darm versehenen Formen eine kurze, gedrungene Gestalt besitzen und daß Gryllodeen und Blattiden in dieser Beziehung mit ihnen übereinstimmen, während Mantiden und Acridier, die einen wenig oder gar nicht gewundenen Darm haben, auch ein mehr oder weniger langgestrecktes Abdomen besitzen.

Es soll die Bedeutung dieses Umstandes keineswegs unterschätzt werden, und man wird WERNER beipflichten dürfen, wenn er daran erinnert, daß ein kurzer, gedrungener Rumpf, der für die Sprungbewegung eine wichtige Vorbedingung ist (Cicaden, Flöhe, *Haltica*-Arten etc.), um die für die Verdauung nötige Darmlänge einzuschließen, diese in zusammengeknäueltem oder gerolltem Zustand enthält, doch bildet er ebensowenig den einzigen Grund für die beobachteten Verschiedenheiten der Darmlänge, wie der Unterschied und die Menge der aufgenommenen Nahrung. Es wirken eben auch hier mehrere Faktoren bestimmend. Unter allen Umständen aber muß sich die Kapazität des Darmrohres der Menge der aufgenommenen Nahrung, die wieder von der Ausnützbarkeit wesentlich bedingt wird, angepaßt zeigen. Leider hat WERNER über die Weite des Darmes in dem von ihm untersuchten Fällen keine näheren Angaben gemacht. Die Quantität der aufgenommenen Nahrung bedingt offenbar auch bei den Fliegenlarven und den völlig entwickelten Insekten die auffallende Differenz der Länge des Darmkanales. Nach WEINLAND (235—237) ist der Darm der *Calliphora*-Larve verhältnismäßig sehr lang (bei ausgewachsenen Larven 7,2 cm im Mittel). Bei der entwickelten Fliege mißt derselbe Darmabschnitt nur etwa 2,3 cm. Die Gesamtlänge des Darmtraktus beträgt bei der ausgewachsenen Larve etwa 11 cm, dagegen nur etwa 3 cm bei der Fliege. Es wird, wie WEINLAND bemerkt, gewiß berechtigt sein, diese auffallende Verkürzung mit der sehr reichlichen Nahrungs-

aufnahme seitens der außerordentlich rasch wachsenden Larve in Zusammenhang zu bringen. Weinland fand bei den Eiern ein mittleres Gewicht von 0,15 mg, dagegen wogen die Tiere am Ende der Larvenzeit 0,09—0,11 g, also etwa das 700-fache ihres Anfangsgewichtes. Dieses kolossale Wachstum findet statt in wenigen Tagen (bei sehr warmer Witterung im Sommer etwa in 5 Tagen). Aehnlich fand Henneberg bei der Bienenlarve am 6. Tage (beim Bedeckeln) das 1000-fache Gewicht des Eies, und Kellner beobachtete, daß die spinnreife Seidenraupe (mit etwa 2,22 g) in 35 Tagen fast das 5400-fache ihres ursprünglichen Gewichtes erreicht hatte.

Eine sehr interessante Beziehung zwischen der Länge des Darmes und dem Nährwert der aufgenommenen Pflanzenstoffe hat Mingazzini (169) an Lamellicorniern feststellen können; es stellt sich, wie die folgende Tabelle (p. 737) zeigt, heraus, daß die koprophagen Lamellicornier immer einen sehr viel längeren Darm haben, als die phytophagen.

Es wurde schon erwähnt, daß der Darm meist schon äußerlich die bekannte Gliederung in den Vorder-, Mittel- und Enddarm erkennen läßt, deren verschiedene Entwicklung durch Vergleichung der von K. A. Ramdohr (197) und

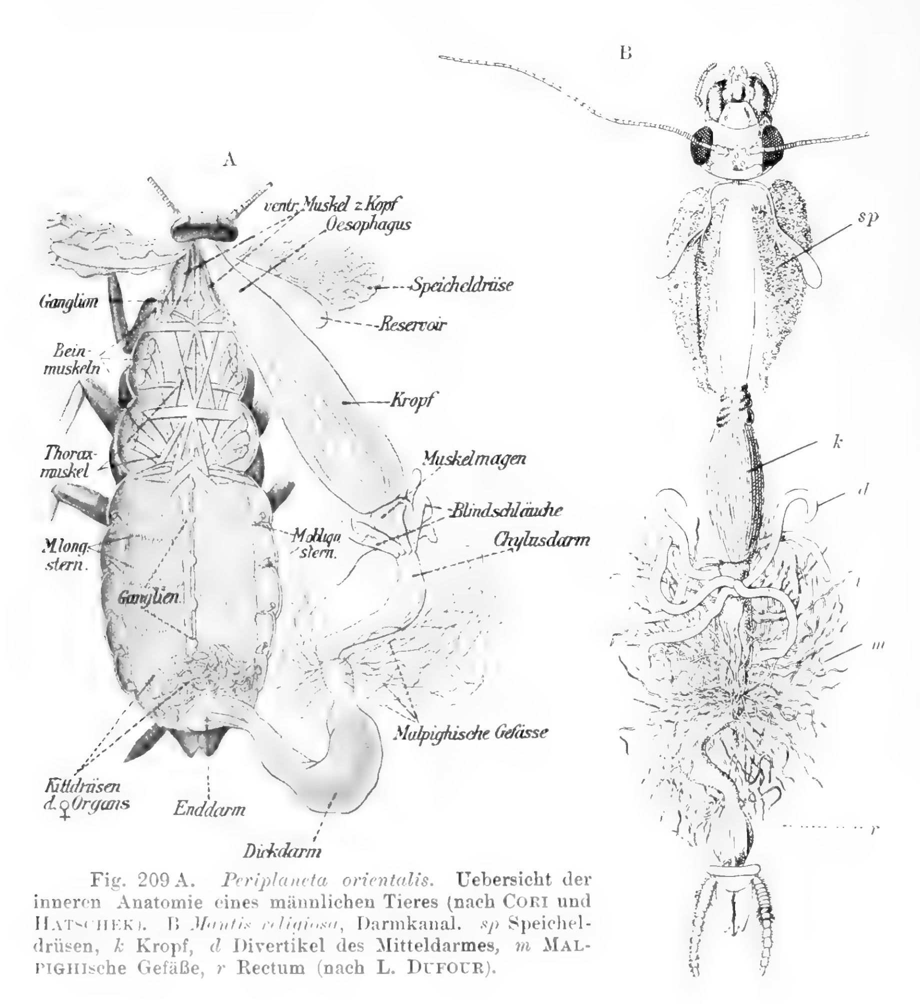


Fig. 209 A. *Periplaneta orientalis*. Uebersicht der inneren Anatomie eines männlichen Tieres (nach Cori und Hatschek). B *Mantis religiosa*, Darmkanal. *sp* Speicheldrüsen, *k* Kropf, *d* Divertikel des Mitteldarmes, *m* Malpighische Gefäße, *r* Rectum (nach L. Dufour).

		Körperlänge	Darmlänge	Verhältnis
Copro-phagen	*Scarabaeus laticollis*	1,80	24,00	1 : 13,33
	Gymnopleurus mopsus	1,19	15,75	1 : 13,26
	Bubas bison	1,78	17,90	1 : 10,05
	Onitis melibaeus	1,57	17,00	1 : 10,82
	„ *furcifer*	1,70	15,00	1 : 8,82
	Geotrupes stercorarius	2,13	20,50	1 : 9,62
	„ *laevigatus*	1,57	8,56	1 : 5,55
Phyto-phagen	*Phyllognathus silenus*	2,25	3,80	1 : 1,68
	Oryctes nasicornis	3,15	8,80	1 : 2,79
	Anomala junii	1,29	4,40	1 : 3,41
	Cetonia cardui	2,02	5,10	1 : 2,52
	„ *aurata*	1,91	5,80	1 : 3,03
	Oxythyrea stictica	1,09	3,65	1 : 3,34

L. DUFOUR (56—59) veröffentlichten prächtigen Tafeln am besten illustriert wird. Der Vorderdarm zerfällt häufig in drei Abschnitte: 1) den Pharynx (Mundhöhle), 2) eine enge, durch den Schlundring hindurchtretende Speiseröhre (Oesophagus) und 3) einen verschieden gestalteten sackförmig erweiterten Vormagen (Kropf) (Fig. 209), der nicht bloß ein Futterreservoir darstellt, sondern auch einen Abschnitt, in welchem oft wichtige Verdauungsprozesse sich abspielen. Bei den Bienen wird er Honigmagen genannt (Fig. 210). Bei Lepidopteren (Fig. 211) und Dipteren schnürt er sich in Form einer gestielten Blase ab, welche sich in den hinteren Teil des langen und dünnen Vorderdarmes öffnet und vielfach unrichtig als Saugmagen bezeichnet wurde. Er dient offenbar ebenso, wie der Vormagen der honigsammelnden Hymenopteren, dazu, die betreffenden Tiere in den Stand zu setzen, größere Mengen flüssiger Nahrung aufzuspeichern.

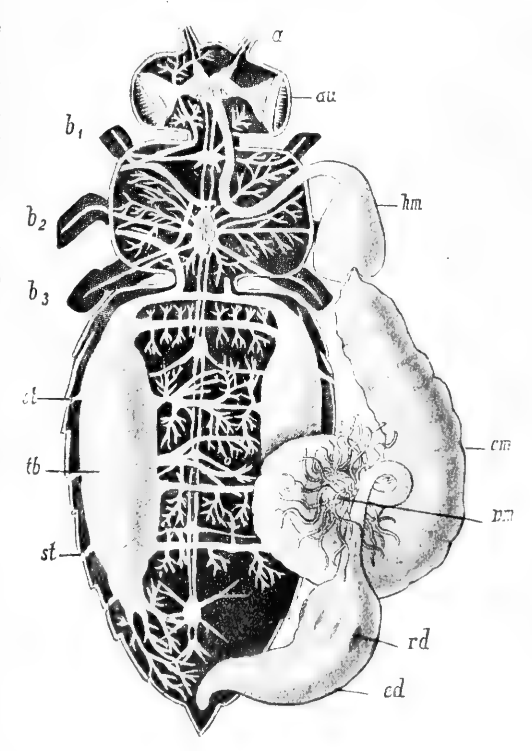


Fig. 210. Nerven-, Tracheen- und Verdauungssystem der Honigbiene (nach LEUCKART). Die feinen Verästelungen des Tracheensystems sind nicht dargestellt, das Tracheensystem auf der rechten Seite der Figur nur teilweise gezeichnet. *au* Facettenauge, *a* Antenne, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare, *tb* der zu einer großen Blase angeschwollene Teil des Tracheenlängsstammes, *st* Stigmen, *hm* Honigmagen, *cm* Chylusmagen, *vm* MALPIGHIsche Gefäße, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm.

Zwischen Kropf und Mitteldarm schiebt sich bei vielen Raubinsekten (vielen Coleopteren, Neuropteren und Orthopteren) ein muskulöser Kaumagen ein, dessen chitinige Intima stark verdickt ist und in Form von Zacken, Stacheln, Leisten, Zähnen etc. in das Innere in einer Weise vorspringt, daß an der mechani-

schen Wirkung derselben nicht zu zweifeln ist. Der im Abdomen liegende **Mitteldarm** ist der für die Verdauung und Resorption wichtigste Abschnitt des Darmkanals und bildet ein ziemlich weites, oft in Windungen verlaufendes Rohr, an dem sich häufig ein vorderer erweiterter Teil als **Chylusmagen** von einem län-

Fig. 211.

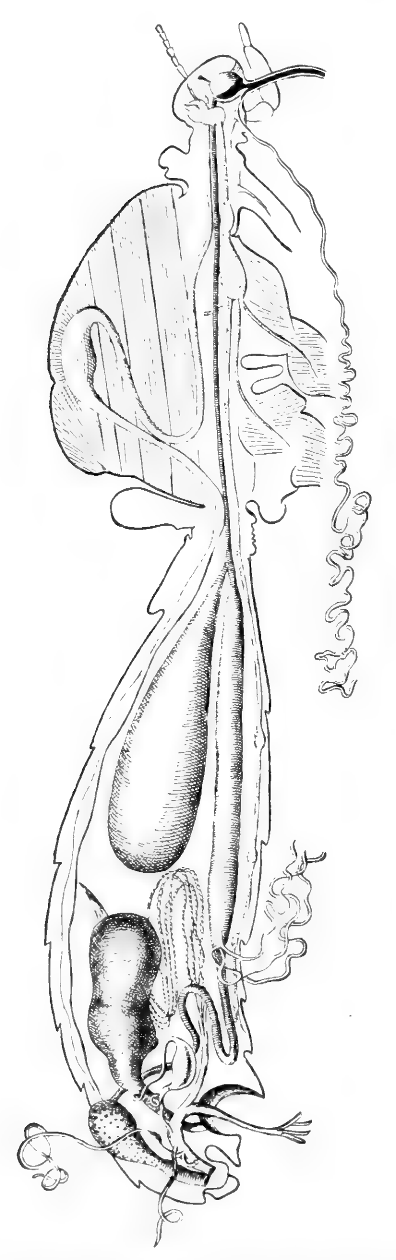


Fig. 212.

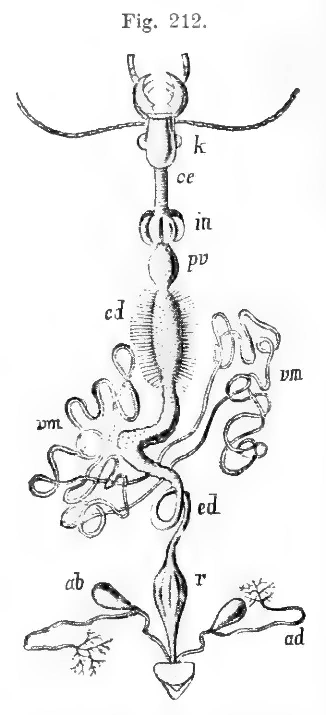


Fig. 212. Verdauungsapparat von *Carabus auratus* (nach DUFOUR). *k* Kopf mit Mundteilen, *oe* Oesophagus, *in* Kropf (Ingluvies), *pv* Kaumagen, *cd* Chylusmagen mit Zöttchen besetzt, *vm* MALPIGHIsche Gefäße, *cd* Enddarm mit Rectum (*r*), *ad* Analdrüsen mit muskulöser Anhangsblase *ab*.

Fig. 211. *Danais archippus*, Schmetterling. Weibchen. Anatomie, dargestellt nach Entfernung der rechten Körperhälfte. Linke Körperhälfte von der Schnittfläche aus gesehen (nach BURGES).

geren und dünneren Teil (**Dünndarm**) unterscheidet. Der erstere ist bei Raubkäfern (Fig. 212) mit kurzen Divertikeln wie mit Zotten besetzt; bei **Orthopteren** münden längere Divertikel in seinen Anfangsteil (Fig. 209 A, B).

Sehr eigentümliche, an das Verhalten des Darmkanals bei den meisten Decapoden erinnernde Verhältnisse bietet der Verdauungstrakt der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa*) dar, indem hier der Mitteldarm als solcher kaum vorhanden ist, sondern nur in der Form von zwei paarigen, nicht allzu großen Säcken besteht, welche sich seitlich am Ende des Vorderdarmes ausstülpen, worauf sich sofort der chitinisierte Enddarm ansetzt, der von außergewöhnlicher Länge und Dicke ist und in dessen Mitte die MALPIGHIschen Gefäße einmünden. Wie in diesem Falle, ist auch bei vielen anderen Insekten der dritte Darmabschnitt, der Enddarm, sehr kräftig entwickelt. Er ist in der Regel dünn, lang und in eine Schleife gelegt, so daß er bei geringem Rauminhalt eine große Oberfläche besitzt. Bei vielen Insekten ist diese Entwicklung jedoch eine geringe und tritt namentlich gegen die des Mitteldarmes sehr in den Hintergrund.

„Am einfachsten ist der Mitteldarm in seiner äußeren Gestaltung bei den Larven der Insekten mit vollkommener Verwandlung (Schmetterlinge, Käfer, Hymenopteren, Dipteren). Er stellt hier einen einfachen zylindrischen Schlauch von großer Länge und beträchtlichem Durchmesser dar, so daß man ihn

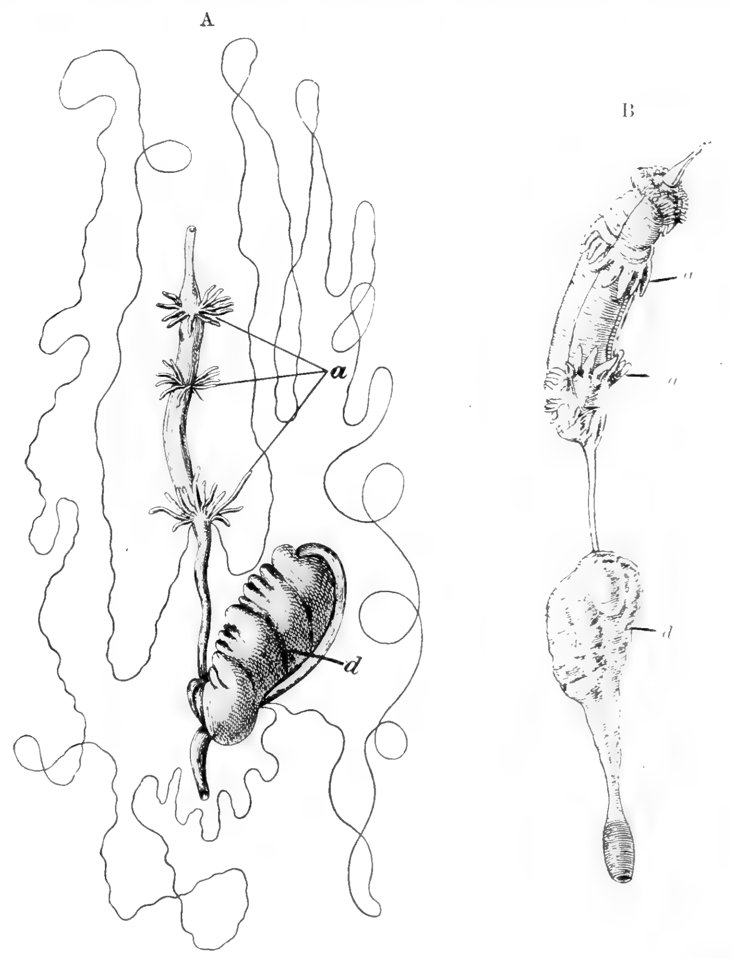


Fig. 213. A *Cetonia aurata*, Darmkanal der Larve. *d* Dickdarm, *a* Mitteldarmdivertikel (nach RAMDOHR). B *Oryctes nasicornis*, Larvendarm (nach MINGAZZINI).

als das umfangreichste Organ der Larve bezeichnen kann. Aehnlich ist er auch noch bei der *Cimbex*-Larve gebaut, nur ist er hier mit regelmäßig verteilten kleinen kugelartigen Aussackungen besetzt, wie sich solche auch bei manchen Käfern (*Hydrophilus*, *Geotrupes*) finden. Einen ganz dünnen, einfachen Schlauch ohne Ausstülpungen stellt er bei den entwickelten Schmetterlingen dar (Fig. 211), und ähnlich erscheint er auch bei den Bienen, Wespen und Hummeln, wo er jedoch so lang ist, daß er sich im Abdomen in Windungen legt (Fig. 210). Bei den Lamellicornier-Larven (Fig. 213) finden sich an dem Mitteldarm Kränze von Blindschläuchen, die je nach der Gattung oder Gruppe an Zahl und Ausbildung verschieden sind; so findet sich bei der Larve des Nashornkäfers am Vorderteil ein Doppelkranz solcher Divertikel, am Mittel- und Hinterteil je ein einfacher Kranz. Bei der Larve des Maikäfers fehlt jedoch der Mittelkranz, und die anderen sind auch wenig entwickelt. Der Chylusmagen des weiblichen Sandflohs (*Sarcopsylla penetrans*) erscheint während der Schmarotzerperiode des Insektes als ein verzweigter Sack mit blinden, unregelmäßig zwischen den übrigen Organen der Leibeshöhle gelegenen Fortsätzen. Diese sonst nur bei den Acariden, Araneïden und Pycnogoniden bekannte Bildung des Darmes ist vielleicht in der aus Blut und Lymphe anderer Tiere bestehenden Nahrung begründet, indem sie es ermöglicht, auf einmal große Mengen davon aufzunehmen (vergl. Schimkewitsch, Zool. Anz., 1884, p. 675).

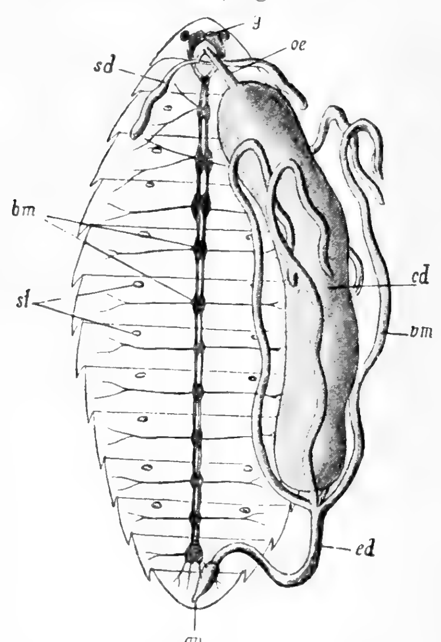


Fig. 214. Larve (Made) der Honigbiene; Anatomie des Verdauungs- und Nervensystems (nach Leuckart). *g* Gehirn, *bm* Bauchmark, *oe* Oesophagus, *sd* Spinndrüsen, *cd* Mitteldarm oder Chylusdarm, *ed* Enddarm, noch nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung, *vm* Malpighische Gefäße, *an* After, *st* Stigmen (aus Lang).

Bei manchen Larven von Hymenopteren, Neuropteren und Dipteren steht der Mitteldarm noch nicht mit dem Enddarm, der hier ausschließlich exkretorische Funktion hat, in Verbindung, sondern endigt hinten blind (Fig. 214). Im allgemeinen stellt aber sonst der Enddarm ein Organ dar, welches, wie auch sonst, im wesentlichen der Entleerung der Verdauungsrückstände zu dienen hat und dieser Funktion in seinem Bau durchaus angepaßt erscheint. Ganz abweichend gestaltet erscheint der Enddarm bei den Larven der Lamellicornier, wo er in der Kontinuität zu einem großen Sack anschwillt (Fig. 213), dessen besondere Funktionen später zu besprechen sein werden und den schon Ramdohr als „Dickdarm" beschrieben hat. Bei der Larve von *Lucanus cervus* hat er zwei Abteilungen. „Seine Lage ist am hinteren und verdickten Teil des Körpers, durch dessen Häute er hindurchscheint. Bald liegt er gerade, indem sich der Mastdarm (Rectum) an seinem hinteren Ende inseriert, bald so, daß sich an seinem unteren Ende der Dünndarm, an seinem vorderen Teil der Mastdarm öffnet" (*Melolontha*, *Cetonia*, *Oryctes*).

c) Drüsen.

Drüsige Organe, welche ihre Sekrete in den Verdauungskanal oder auch nach außen entleeren, finden sich sowohl am Vorder- wie auch am Mittel- und End-

darm. In ersterer Beziehung sind zunächst die oft massig entwickelten Speicheldrüsen zu erwähnen, die immer in unmittelbarer Nähe des Mundes ausmünden. Sie sind bei den Insekten sehr allgemein verbreitet und liegen gewöhnlich zu Seiten des Vorderdarmes im Kopfe oder in der Brust und kommen in 1—5 Paaren vor. Sie stellen entweder einfache Schläuche oder reichlich gelappte acinöse Drüsen dar, oder zerfallen jederseits in zwei oder mehrere Drüsensäckchen. Fast immer aber vereinigen sich die Ausführungsgänge der Drüsen einer Seite zu einem gemeinsamen Gang und schließlich die beiderseitigen Gänge zu einem unpaaren ausleitenden Kanal, welcher meist an der Unterlippe oder am Hypopharynx, jedenfalls immer in unmittelbarer Nähe des Mundes, nach außen mündet. Nicht selten (*Blatta*) findet sich jederseits eine Anhangsblase (Speichelbehälter) am Ausführungsgang (Fig 209 A, B). Es kommt auch vor, daß zwei seitliche, getrennte äußere Oeffnungen für ein Speicheldrüsenpaar vorhanden sind, indem das unpaare Endstück fehlt. In reichster Entfaltung finden wir Speicheldrüsen bei den Hymenopteren, namentlich den gesellig lebenden. Wie die Fig. 215 A zeigt, besitzt bei den Ameisen jedes Mundextremitätenpaar seine paarigen Drüsen (Mandibular-, Maxillar- und Labialspeicheldrüsen). Die ersteren bestehen aus den eigentlichen Drüsen

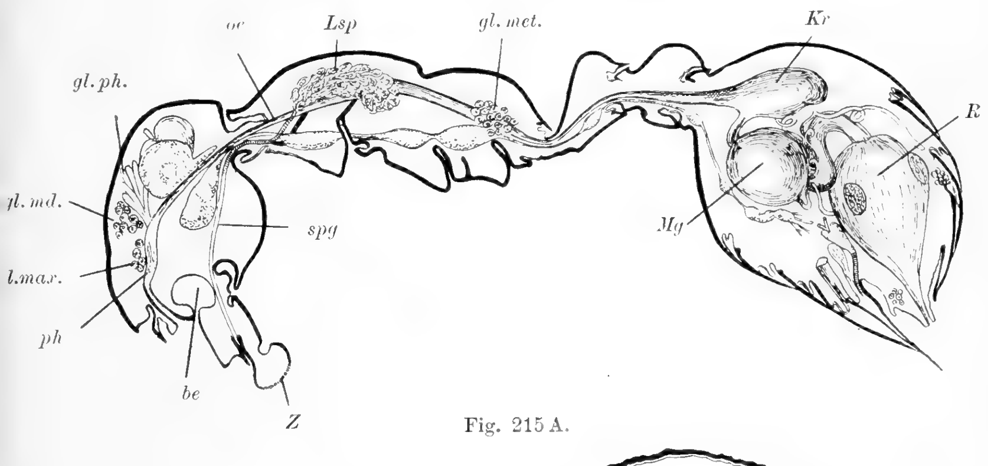


Fig. 215 A.

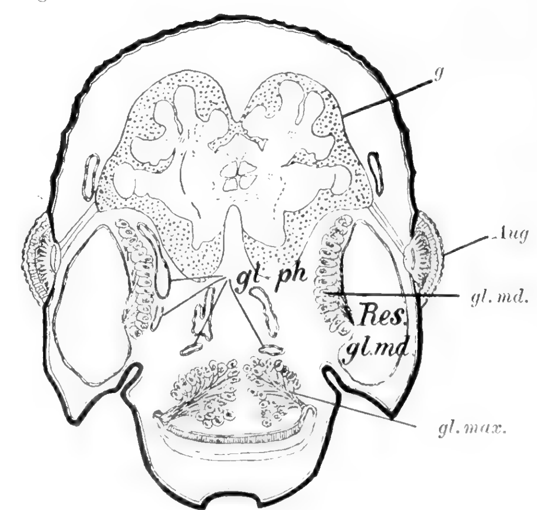


Fig. 215 B.

Fig. 215. A Längsschnitt durch eine Ameise (*Myrmica rubra*) (aus ESCHERICH, Die Ameise, 1906). *Z* Zunge, *bc* Infrabuccaltasche, *ph* Pharynx, *spg* Ausführgang der Lippenspeicheldrüse (*Lsp*), *gl.max* Maxillarspeicheldrüse, *gl.md* Mandibularspeicheldrüse, *gl.ph* Pharyngealspeicheldrüse, *oe* Oesophagus, *gl.met* Metathorakaldrüse, *Kr* Kropf, *Mg* Magen, *R* Rectum. B Frontalschnitt durch den Kopf von *Myrmica* (nach JANET). Bezeichnungen wie in A. *Aug* Augen, *Rs.gl.md* Reservoir der Glandula mandibularis, *g* Gehirn.

und dem voluminösen Reservoir, welches an der Basis der Mandibeln mit einer spaltförmigen Oeffnung nach außen mündet (Fig. 215 B). Die Maxillardrüsen sind viel unscheinbarer. Sie bestehen aus einer Gruppe einzelliger Drüsen, deren Ausführgänge, zu Büscheln vereinigt, jederseits in die vordere Partie der Mundhöhle einmünden. Die Labialdrüse gehört bezüglich ihrer (unpaaren) Mündung der Mundregion an, bezüglich des drüsigen Teiles aber der Brustregion. Die paarigen Drüsen sind ziemlich umfangreich und liegen dem Oesophagus dorsal und lateral an. Sie setzen sich aus vielen Follikeln (Acini) zusammen, welche in je einen Sammelkanal münden. Bei manchen Formen (*Formica*) sind die paarigen Sammelkanäle vor ihrer Vereinigung noch zu einem größeren Reservoir erweitert. Für die Pharynxregion kommt bei den Ameisen noch ein Drüsenpaar in Betracht (die Pharyngealdrüsen), gebildet durch paarige Ausstülpungen der Wand des Vorderdarmes, direkt hinter dem Pharynx. Sie stellen zwei Säcke mit handschuhfingerartiger Verzweigung dar, welche sich vor und über dem Gehirn ausbreiten (Fig. 215). Auch bei den Bienen finden sich 5 verschiedene Systeme von Speicheldrüsen, von denen 4 paarig angelegt sind. [Bei *Andrena* gibt Henneguy (92) eine unpaare und 6 paarige Speicheldrüsen an (Fig. 216).] Bemerkenswerterweise fehlen Speicheldrüsen den Käfern fast ganz. Zwar sprechen Frey und Leuckart von solchen Drüsen bei vielen Heteromeren-Käfern, und neuerdings hat Gazagnaire (76) das allgemeine Vorkommen derselben in der Unterlippe behauptet, indessen stehen der Auffassung dort etwa vorhandener Drüsen als Speicheldrüsen gewichtige Bedenken entgegen. Als sicher darf nur gelten, daß bei den Lamellicorniern gewisse einzellige, später noch näher zu besprechende Drüsen, die in der Wand des Oesophagus eingelagert sind, als Speicheldrüsen zu deuten sind. Von den drüsigen Divertikeln, welche bei manchen Insekten in den Anfangsteil des Mitteldarmes münden (Orthopteren), war zum Teil schon oben die Rede. Außerordentlich reich entwickelt finden sich drüsige Anhänge an diesem Darmabschnitt bei vielen Käfern (Fig. 212), so z. B. auch bei *Dytiscus*, wo der Vorderteil des „Chylusdarmes“ mit konischen, dünnen Schläuchen wie mit einem Pelz bedeckt ist. Beim Kiefernprachtkäfer ist nach V. Graber der betreffende Darmteil glatt, dafür gehen aber von seinem Ursprunge zwei lange, zottig-wurmartige Blinddärme aus. Am gleichen Orte finden sich auch bei den Pediculiden (Läusen) zwei große, taschenartige Aussackungen, die bei den Laubheuschrecken ein ganzes Konvolut faltenartig aus- und eingestülpter Drüsenflächen vorstellen (Fig. 209 B). Die für die Hexapoden besonders charakteristischen langen, fadendünnen Schläuche, welche als Malpighische Gefäße in den Enddarm münden, fungieren als typische Exkretionsorgane und werden in einem anderen Bande des vorliegenden Handbuches ausführlich zu besprechen sein.

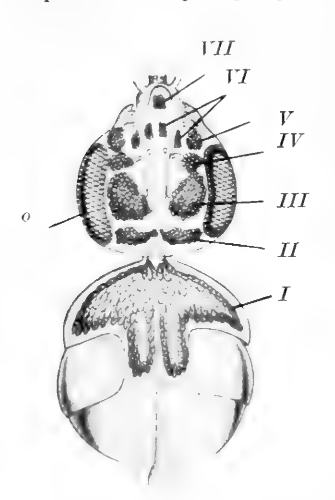


Fig. 216. *Andrena*. Speicheldrüsen. *I* Thoraxdrüse, *II*—*VII* Kopfdrüsen, *o* Auge (nach Henneguy).

B. Histologie.

a) Speicheldrüsen.

Wir wollen mit der Betrachtung der „Speicheldrüsen“ beginnen und nehmen als Ausgangspunkt die betreffenden Organe bei *Blatta*, über welche Kupffer (127) schon vor Jahren eine eingehende Untersuchung veröffentlichte.

„Die Speicheldrüsen der Blatten (Fig. 209 A u. 217 A) liegen, wie schon frühere Untersuchungen nachgewiesen haben, lateral und ventral vom Oesophagus in Form von zwei Längszügen, welche zwischen sich die beiden sackförmigen Reservoire einschließen. Jeder der vier Längszüge gliedert sich unter fortschreitender lappiger Verästelung in immer kleinere Gruppen, bis wir schließlich auf ein flach-scheibenförmiges Endstück, den Acinus, stoßen, welcher die Drüsenzellen von einer gemeinsamen Membrana propria umschlossen erkennen läßt. Aus jedem Acinus tritt ein Ausführungsgang und vereinigt sich mit demselben Gebilde der benachbarten Acini unter steter Vergrößerung seines Lumens, bis schließlich die vier den Längszügen der Drüsen entsprechenden Ausführungsgänge zunächst zu zweien und dann zu einem gemeinsamen Sammelgang zusammentreten, welcher seinen Inhalt in den durch Verschmelzung der beiden Ausführungsgänge der Reservoire entstandenen Speichelgang entleert. Dieser mündet schließlich in der Mundhöhle zwischen Hypopharynx und Unterlippe. Gegen das Ende des Speichelganges befinden sich in demselben zwei nach vorn zu gebogene und in derselben Richtung mit feinen Zähnen besetzte, sehr stark entwickelte Haken (Fig. 217 B). Dieselben bewirken einen voll-

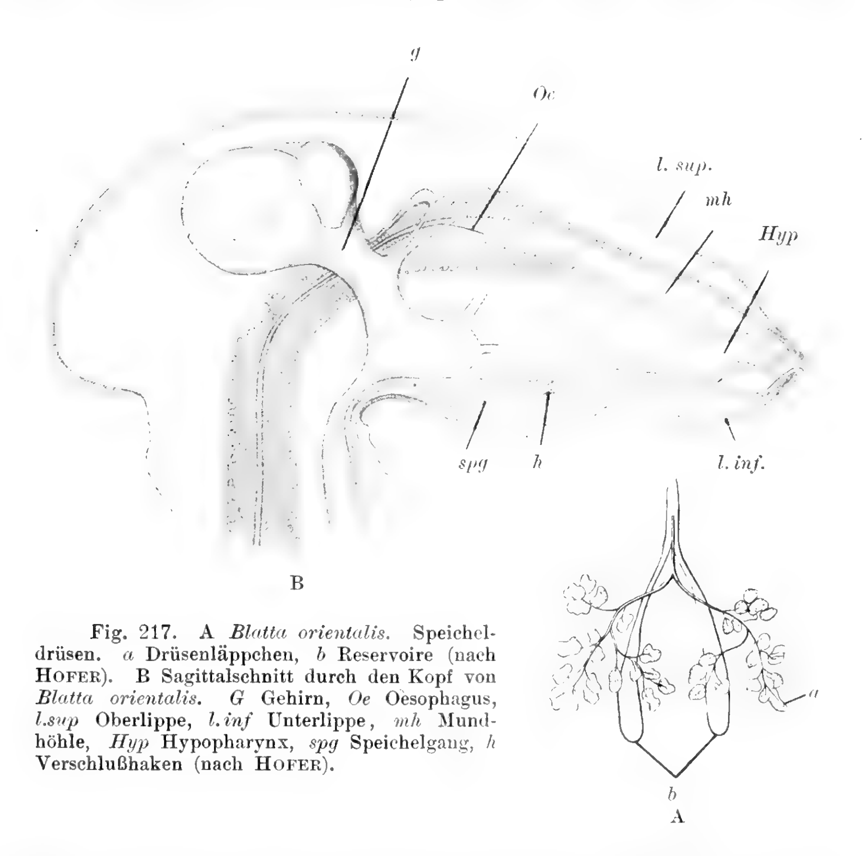
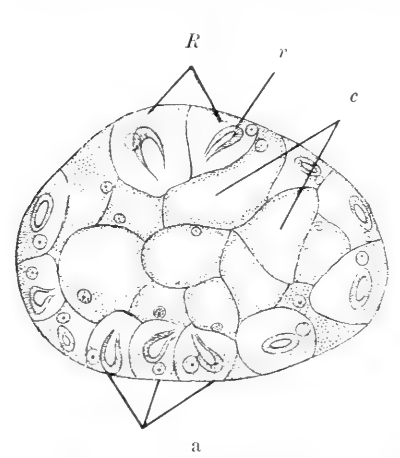


Fig. 217. A *Blatta orientalis.* Speicheldrüsen. *a* Drüsenläppchen, *b* Reservoire (nach HOFER). B Sagittalschnitt durch den Kopf von *Blatta orientalis.* *G* Gehirn, *Oe* Oesophagus, *l.sup* Oberlippe, *l.inf* Unterlippe, *mh* Mundhöhle, *Hyp* Hypopharynx, *spg* Speichelgang, *h* Verschlußhaken (nach HOFER).

ständigen Verschluß des Speichelganges und verhindern ein Rückfließen des Speichels, der sich in der auf diesen Verschluß folgenden Erweiterung des Speichelganges angesammelt hat. Aus dieser Erweiterung wird der Speichel, jederzeit zum sofortigen Gebrauch vorrätig, durch die Freßbewegungen der Unterlippe und des Hypopharynx in direkte Berührung mit der Nahrung gebracht, noch bevor dieselbe in den Oesophagus eintritt.“

Kupffer (127) hat bereits in den Endläppchen die peripher unter der Membrana propria gelegenen Zellen von den zentralen unterschieden, indem die ersteren eine zentral gelegene Sekretkapsel in Form einer Retorte besitzen, welche den zentralen Zellen fehlt. Ueber die Lagebeziehungen der beiden Zellenarten geben am besten Schnitte durch die Drüse Aufschluß (Fig. 218 a). Die kapselhaltigen Drüsenzellen lassen, frisch untersucht, zwischen Membrana propria und Kapsel eine feine Streifung des Plasmas erkennen, der kugelige Kern liegt immer exzentrisch auf der Grenze zwischen dem radiär gestreiften und dem spongiösen Teil des Plasmas. Die



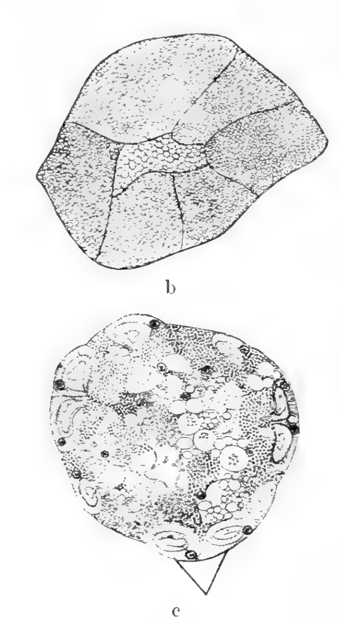


Fig. 218. *Blatta orientalis.* a Schnitt durch einen Acinus. *R* retortenhaltige Zellen, *c* zentrale kapsellose Zellen, *r* eine Sekretkapsel. b Drüsenacinus nach langem Hungern, die Zellen sind mit Sekretkörnchen dicht erfüllt. c die zentralen (kapsellosen) Zellen mit gelöstem und ungelöstem Sekret erfüllt (nach Hofer).

dicke eigene Wand der Sekretkapseln ist immer radiär gestreift. Nach dem Zentrum des Acinus zu verlängern sich die Retorten in feine (chitinisierte) Ausführgänge, welche sich zu einem größeren, den Acinus verlassenden Gange vereinigen.

Das Aussehen der größeren, zentralen Zellen zeigt an gefütterten Tieren große Verschiedenheiten, je nach dem funktionellen Zustande der Drüsenelemente. Die meisten kapsellosen Zellen sind mit einer großen Anzahl vollkommen runder, stark lichtbrechender Körner dicht erfüllt (Fig. 218 c). Dieselben repräsentieren das Sekret der Drüse in ungelöstem Zustande (Sekretgranula). Allein es finden sich in jedem Acinus immer einige Zellen, in welchen die Sekretkörner nur spärlich entwickelt sind und daher die übrige Struktur nicht verbergen. An solchen sekretfreien Stellen tritt eine wabige Struktur deutlich hervor, indem breitere oder sehr feine Plasmafäden im optischen Querschnitt ein Netzwerk bilden, in welchem zuerst sehr feine, glänzende Sekretkörner auftreten, die bei ihrer Vermehrung das plasmatische Gitterwerk mehr und mehr zusammendrücken. Gleichzeitig mit der Vermehrung der Granula tritt nun eine regelmäßige Anordnung derselben auf, indem sie sich zu größeren Kugeln zusammenschließen, welche beim Zerzupfen der Drüsen in toto herausfallen und einer sehr regelmäßigen Morula gleichen. Diese Kugeln können in einzelnen Zellen sehr groß werden und dieselben ganz erfüllen, so daß schließlich davon nur eine dünne Plasmalage und der Kern an der Peripherie übrig bleiben. Endlich finden sich auch noch Zellen, welche neben solchen Kugeln auch große homogene Hohlräume enthalten, so daß ganze Teile der Drüse oft

schaumig vakuolisiert erscheinen (Fig. 218 c). Zwischen allen diesen Zellformen finden sich Uebergänge. Ein ganz verschiedenes Bild bietet das Aussehen einer frisch (in ihrem eigenen Sekret oder in 0,75-proz. NaCl) untersuchten „ruhenden" Drüse nach längerer Entziehung der Nahrung. Fast alle kapsellosen Zellen sind dann mit Sekretgranulis derart angefüllt (Fig. 218c), daß nur an der Peripherie ein kleiner Plasmasaum und der Kern übrig bleiben. Die Größe der Sekretkugeln hat in vielen Fällen so zugenommen, daß die kapselhaltigen Zellen ganz an die Membrana propria angedrückt und kaum mehr als solche zu erkennen sind. (HOFER, 96) Hat die Sekretbildung in einer Drüse übermäßig lange angedauert, so sind nicht nur die Reservoire und die Ausführgänge mit gelöstem Sekret angefüllt, sondern dasselbe findet sich auch in den kapselhaltigen Zellen, indem es sich dort zwischen den Kapseln und dem nach dem Zentrum des Acinus zu liegenden Teile der Zellen in Form großer Vakuolen ansammelt und das Protoplasma vollständig verdrängt.

Nach HOFER (96) hätte man sich daher die Sekretbildung in der Drüse etwa folgendermaßen vorzustellen:

In den kapsellosen zentralen Zellen treten feine, glänzende Sekretgranula auf, welche sich schließlich zu großen Kugeln zusammenballen und das Plasma ganz verdrängen. Bei dem eigentlichen Absonderungsakt werden diese Körnchen verflüssigt, und es entstehen im Innern der Zellen Vakuolen, deren flüssiger Inhalt in zunächst nicht näher bekannter Weise ins Innere der Sekretkapseln der peripheren Zellen und damit in die Anfänge der ausführenden Kanäle gelangt.

Es kann demnach kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß die kapsellosen Zentralzellen die eigentlichen Sekretbildner sind, wie dies auch KNÜPPEL (81) annimmt, während die kapselhaltigen peripheren Zellen zur Aufnahme und Beförderung des gelösten Sekretes zu dienen scheinen; doch besteht immerhin die Möglichkeit, daß auch sie aktiv an der Sekretion beteiligt sind, eine Ansicht, die schon KUPFFER vertrat. Es wäre nicht undenkbar, daß sie der Wasserabsonderung dienen. In physiologischer Hinsicht ist es jedenfalls von großem Interesse, daß gerade für diese Zellen (nicht aber die zentralen kapsellosen) das Eindringen von Nervenfasern durch HOFER festgestellt wurde. Auch bei anderen Orthopteren (Locustiden, Mantiden, Grillen) sind die Speicheldrüsen sehr stark entwickelt (vgl. Fig. 209 B), bei den Acridiern dagegen verhältnismäßig wenig. Untersuchungen über den feineren Bau scheinen bis jetzt zu fehlen.

Bei den Käfern fehlen, wie schon erwähnt, äußerlich sichtbare Speicheldrüsen in der Regel gänzlich, und bei fleischfressenden Pentameren (Dytisciden, Carabiden und Staphyliniden) lassen sich überhaupt am Vorderdarm keinerlei drüsige Gebilde nachweisen. Dagegen finden sich bei manchen auf vegetabilische Nahrung angewiesenen Käfern in der Wand des Oesophagus eingelagert einzellige Drüsen, die wohl als „Speicheldrüsen" fungieren dürften. SIRODOT (217) hat sie zuerst bei *Oryctes*, dann auch bei *Melolontha* und *Cetonia* aufgefunden und schon sehr genau beschrieben, später sind sie besonders von MINGAZZINI (169) studiert worden. Es handelt sich um sehr große rundliche oder birnförmige Zellen, welche unterhalb des chitinogenen Epithels dem Bindegewebe eingelagert sind (Fig. 219). Im Innern liegt eine sehr deutliche längliche Sekretkapsel, die mit einem chitinigen Ausführungsgang in Verbindung steht, der die Cuticula (Intima) durchbohrt. Der Hauptsache nach liegen sie im vorderen Abschnitt des Oesophagus. Bei *Scarabaeus* finden sich ganz ähnliche einzellige Drüsen außerhalb der Muskelschicht des Oesophagus, deren Ausführungsgänge aber in den letzteren münden.

Bei den Musciden finden sich zwei Paar Speicheldrüsen, eines im Rüssel, das andere im Thorax gelegen. Ueber den feineren Bau hat A. KNÜPPEL (114) einige Mitteilungen gemacht.

Bei *Musca domestica* ist die Thoraxdrüse sehr lang und zieht sich in Windungen durch den Thorax und selbst bis ins Abdomen hinein. Der Bau der

schlauchförmigen Drüse ist sehr einfach. Einer strukturlosen Membrana propria sitzen die sezernierenden Zellen auf, indem je 3 die Peripherie der Intima einnehmen.

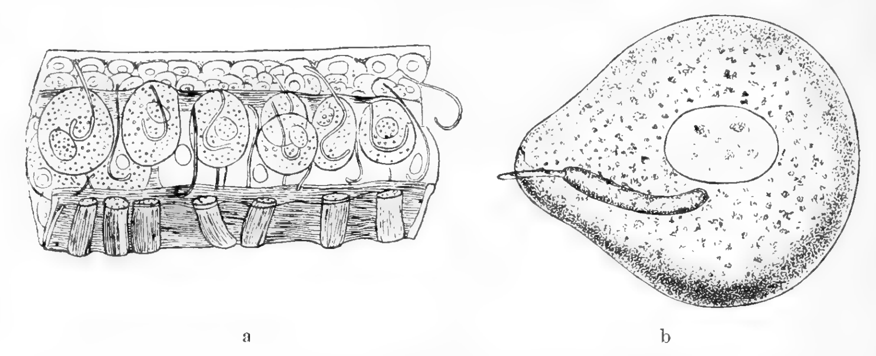


Fig. 219. *Oryctes nasicornis.* a Schnitt durch den Oesophagus mit den in der Wand eingelagerten einzelligen „Speicheldrüsen“. b Eine einzelne „Speicheldrüsenzelle“ mit Sekretkapsel (nach Sirodot).

In die von ihnen gebildeten Zwischenräume schieben sich von unten 3 folgende Zellen ein usw. Der nach der Mündung zu gelegene „Behälter“ wird von Plattenepithel ausgekleidet. Die beiden Ausführungsgänge vereinigen sich zu einem gemeinsamen Kanal, der dann in den Hypopharynx eintritt und an der Spitze desselben mündet. Kurz bevor das Speichelrohr in den Hypopharynx eintritt, zeigt dasselbe eine ventilartige Schließvorrichtung, indem die obere Wand des Rohres (Fig. 220) eine Strecke weit eingedrückt erscheint und hier der unteren Wand dicht

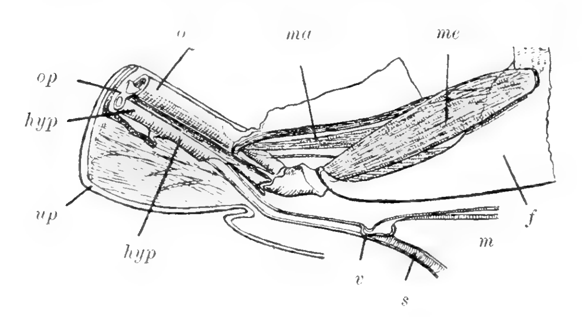


Fig. 220. *Musca vomitoria.* Mittlerer Teil des Rüssels nach Entfernung der Oberhaut und der Unterlippenwandung in Seitenansicht. *o* Oberlippe, *hyp* Hypopharynx, *up* untere, *op* obere Platte der Unterlippe, *f* Fulcrum, *me* Strecker des Rüssels, *ma* Heber der Oberlippe, *s* Speichelgang, *v* Ventil des Ganges. *m* Muskeln, die das Ventil öffnen (nach Kraepelin).

aufliegt. So wird eine Art Quetschhahn oder Drosselventil gebildet, welches das weitere Vordringen des Speichels hindert. An der oberen Platte dieses Speichelrohrverschlusses inserieren zwei zarte Muskeln (*m*), durch deren Kontraktion der Verschluß geöffnet und dem Speichel das Einfließen in den Hypopharynx gestattet wird. (Kraepelin, 121).

Das andere Paar von Speicheldrüsen (vgl. Fig. 206) ist, wie zuerst Leydig (143) fand, im Rüssel gelegen, und zwar an der Basis des Rüsselknopfes, wo die beiden Labellen der Unterlippe angefügt sind. Sie erscheinen als zwei rundliche Ballen, in deren Innerem die großen Drüsenzellen liegen. Nach dem zentralen Teil zu entläßt jede Zelle einen besonderen Ausführungsgang, der (wie bei *Blatta*) mit einer rundlichen, namentlich bei *Calliphora erythrocephala* stark entwickelten, dickwandigen Sekretkapsel in Zusammenhang steht.

Im Anschluß an die Malariaforschung sind neuerdings die Speicheldrüsen der Culiciden (*Culex*, *Anopheles*) besonders eingehend untersucht worden. Sie sind

relativ sehr entwickelt. Am Distalende des Hypopharynx mündet, wie schon erwähnt, der Speichelgang; am proximalen Ende zeigt sich eine chitinöse, kelchartige Verdickung. Der gemeinsame Ausführungsgang teilt sich schon im Halse in zwei sehr kurze Kanälchen und jedem derselben entsprechen 3 Drüsenschläuche (Fig. 221), die mehr oder weniger geschlängelt verlaufen und als dorsaler, ventraler und mittlerer Tubulus bezeichnet werden. Der mittlere Tubulus ist kürzer und erscheint im allgemeinen etwas breiter. Die paarigen sowie der schließlich unpaare Ausführgang

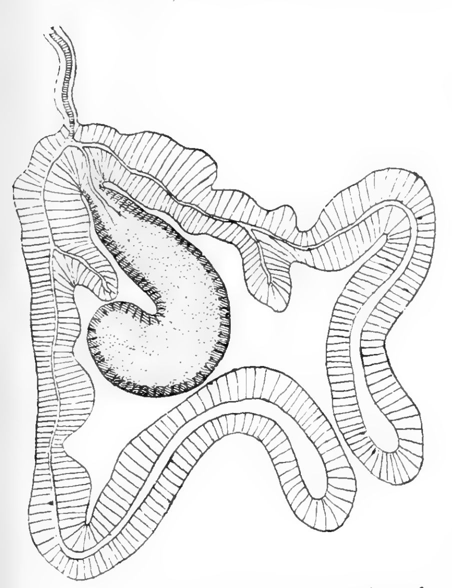


Fig. 221. Speicheldrüse einer seit mehreren Tagen nüchternen *Anopheles* mit ihren 3 Tubuli (nach GRASSI).

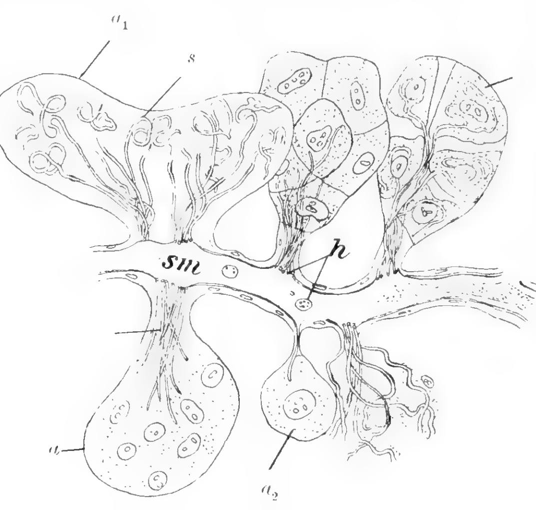


Fig. 222. *Apis mellifica.* Teil einer Kopfspeicheldrüse. *a* Ein Acinus frisch untersucht, a_1 ein solcher nach Behandlung mit KOH-Lauge, a_2 ein einzelliger Acinus, *s* Sekretionskanälchen, *h* siebförmig durchlöcherte Hügel, auf welchen die Kanälchen münden, *sm* Sammelgang (nach SCHIEMENZ).

besitzen an ihrer Innenwand eine Chitinhaut mit Spiralfäden (zur Stütze) wie die Tracheen. Die einzelnen Tubuli zeigen in ihren verschiedenen Teilen eine verschiedene Struktur. Die Drüsenzellen lassen deutlich zwei verschiedene Zonen unterscheiden, eine basale plasmatische, in welcher der Kern liegt, und eine dem Lumen zugewendete, die hauptsächlich aus Sekret besteht. Im basalen Gebiete sind Zellgrenzen nicht wahrzunehmen. Das Sekret zeigt in den verschiedenen Tubulis und sogar innerhalb eines und desselben verschiedene Beschaffenheit. Der mittlere Tubulus ist in seinem erweiterten Teil mit verhältnismäßig niedrigen Zellen ausgekleidet. Das Sekret ist nach GRASSI (90) ziemlich lichtbrechend, hyalin, mit Eosin-Pikrokarmin leicht färbbar. Meist erscheint der Inhalt des Tubulus mit den Vorderteilen der Zellen zu einer Masse verschmolzen. In dem dorsalen und ventralen Tubulus erscheint das Sekret im breiteren Endteil stärker lichtbrechend als im Anfang, auch nimmt es Eosin nicht auf.

Bei den Larven von *Chironomus* hat BALBIANI (3) seinerzeit jene merkwürdigen quergeschichteten Chromatinfäden in den Kernen der Speicheldrüsenzellen gefunden, denen wir später auch wieder in gewissen Mitteldarmzellen bei *Ptychoptera contaminata* begegnen werden.

Ueber die Speicheldrüsen der Wanzen und Cicaden) hat WEDDE (234) einige Angaben gemacht. Es handelt sich um zwei lange, schlauchförmige Drüsen (*Pyrrhocoris apterus*), deren Zellen in der Regel zwei gelappte oder verästelte Kerne einschließen. Das Sekret ergießt sich in den von der Intima begrenzten Kanal und

gelangt durch diesen in einen später zu beschreibenden höchst merkwürdigen Pumpapparat. Bei den Aphiden sind die Speicheldrüsen, von denen je zwei seitlich vom Oesophagus am Rücken des Tieres liegen, gelappt. Den histologischen Bau der Zellen haben Mark (155) und Witlaczil (244) beschrieben.

Ueber die Speicheldrüsen der Hymenopteren liegen, wenigstens in bezug auf die Bienen (*Apis mellifica*), eine ganze Anzahl von Arbeiten vor. Es finden sich bei diesen, wenn man unter Speicheldrüsen Drüsen versteht, die ihr Sekret in den Anfangsteil des Nahrungskanals ergießen, nicht weniger als 5 verschiedene Systeme, von denen 4 paarig angelegt sind. Eine von den Speicheldrüsen liegt in der Zunge, 3 im Kopf und eine im Thorax. Das erste Paar der Kopfdrüsen (Meckels Supramaxillardrüse) mündet auf dem im Schlunde befindlichen Schlundblättchen jederseits mit einer rundlichen Oeffnung, die in einen sackförmigen Behälter führt, in welchen unten der Sammelgang der Drüse eintritt. Diesem sitzen seitlich die Acini auf (Fig. 222), deren Zellen je ein Sekretionskanälchen entsenden, welches für sich in den Sammelgang mündet. Da, wo dieses Kanälchen in die Zelle eintritt, verliert es plötzlich seine starken Wandungen, dieselben mit zarten und sehr blassen vertauschend. Es verläuft nun in mehreren Windungen in der Zelle und endet schließlich mit einer konischen Spitze. Die Sekretionskanälchen je eines Acinus münden meist gemeinsam auf kleinen, siebartig durchlöcherten Hügeln der Intima des Sammelganges. Diese Drüsen sind bei der Honigbiene nur den Arbeiterinnen eigentümlich, fehlen dagegen den Drohnen und der Königin. Bei den Hummeln finden sich dieselben Drüsen (mit ganz ähnlichem Bau) am stärksten entwickelt bei den großen Weibchen, welche hier die meiste Arbeit verrichten, Höhlen anlegen, Nahrung für die von ihnen erzeugte Brut herbeischaffen und außerdem sich selbst beköstigen müssen. Nächst den Weibchen haben die Arbeiter die meiste Arbeit zu verrichten, daher denn die zwar schwächere, aber doch noch starke Entwicklung der Drüse. (Schiemenz, 208.) Ganz reduziert ist diese letztere bei *Anthophora*.

Das zweite Paar der Kopfspeicheldrüsen zeigt traubenförmige Gestalt und liegt dicht über dem unteren Chitinpanzer. Die einzelnen, verschieden großen Säckchen, die sich mit ihren stielartigen Ausführgängen gruppenweise vereinigen und schließlich jederseits einen Sammelkanal bilden, zeigen innerhalb einer Membrana propria eine einfache Zellschicht, deren einzelne Elemente keine Sekretionskanälchen aufweisen.

b) Vorderdarm.

Die Histologie des Vorderdarmes, der wie der Enddarm als eine Einstülpung des Hautmuskelschlauches aufzufassen ist, hat sich in erster Linie mit den überaus mannigfaltigen, durchwegs mechanischen Funktionen dienenden Bildungen der chitinigen Intima zu beschäftigen. In sehr vielen Fällen ist die Chitinbedeckung des Vorderdarmes glatt (Hymenopteren, Hemipteren, Lepidopteren und Dipteren), und wie man sieht, sind es die zumeist flüssige Nahrung aufsaugenden Insekten, bei denen dies der Fall ist. Eine bemerkenswerte Ausnahme bilden unter den Hymenopteren die Tenthrediniden, bei welchen die Chitindecke kleine Höcker besitzt, welche in Reihen stehen und den Zellterritorien der Hypodermis entsprechen. Bei der Larve von *Corethra* ist der vorderste Abschnitt des Vorderdarmes mit Stacheln versehen, welche in der dorsalen und ventralen Hälfte entgegengesetzt nach vorn und hinten gerichtet sind. Schneider (209) hält es für wahrscheinlich, daß diese Larven, welche ihre aus kleinen Arthropoden bestehende Beute lebendig verschlingen und aussaugen, den Vorderdarm durch Kontraktion in zwei Röhren teilen können. „Denjenigen Teil, dessen Stacheln nach hinten gerichtet sind, benutzen sie zum Verschlucken, den Teil, dessen Stacheln

nach vorn stehen, zum Auswerfen der Chitinskelette. Auf diesen Abschnitt folgt ein kürzerer, kugelförmiger, der mit langen, nach vorn gerichteten Borsten dicht besetzt ist, darauf folgt ein längerer, borstenloser.“ (SCHNEIDER.) Mit einem allgemeinen Besatz von nach hinten gerichteten Stacheln ist der Vorderdarm besetzt bei den Coleopteren (*Tenebrio, Dytiscus*). Doch ordnen sich dieselben bei *Bostrychus* in längliche Felder. Bei den Scolytiden (Borkenkäfer) ist der hintere Teil des Vorderdarmes als typischer Kaumagen entwickelt, der aus 16 Stücken besteht, die so gestellt sind, daß ihr Querschnitt einen regelmäßigen achtstrahligen Stern bildet. Die einzelnen Stücke sind bei den verschiedenen Gattungen verschieden gebaut. SEDLACZEK, 211.)

Die größte Entwicklung erreichen die Chitingebilde des Vorderdarmes bei den kauenden Orthopteren, Neuropteren und Pseudoneuropteren, wo sie, auf den hinteren Abschnitt beschränkt, den „Kaumagen“ auskleiden. Bei *Sialis* (Neuroptere) sind die Stacheln teils nach vorn, teils nach hinten gerichtet. Bei den Pseudoneuropteren (Larven von *Aeschna* und *Agrion*) (Fig. 223 A, B) stehen

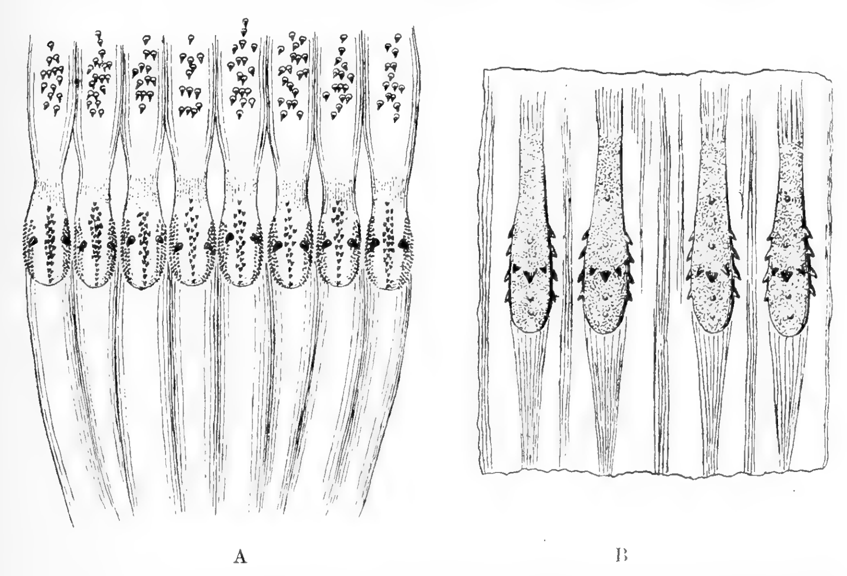


Fig. 223. A Chitinbildungen im Kaumagen der Larve von *Agrion*. B Chitinbildungen im Kaumagen der Larve von *Aeschna* (nach A. SCHNEIDER).

4 und 8 Stachelfelder in gleichen Abständen symmetrisch. Bei *Blatta (Periplaneta) orientalis* schließt sich der Kaumagen an den durch Erweiterung des Oesophagus gebildeten Kropf an. Schneidet man den Kaumagen der Länge nach auf, so läßt sich nach 24-stündigem Liegen in verdünntem Alkohol die Chitinschicht bequem abheben. In der Fläche ausgebreitet, erkennt man, daß sie aus 6 radiär in das Innere des Lumens vorspringenden Zähnen besteht (Fig. 224 a, b), von denen gewöhnlich einige raubvogelschnabelartig gebogen sind, die übrigen dagegen erscheinen, als wären sie umgedreht, mit den schnabelartigen Vorsprüngen (der sogenannten schwarzen Spitze nach L. DUFOUR) nach unten gerichtet, während das andere Ende gegen den Anfang des Kaumagens so verläuft, daß es nur wenig oder gar nicht in das Innere desselben vorspringt. Zwischen den Zähnen liegen eine Anzahl Falten, welche eine Annäherung resp. Entfernung der Zähne an- und voneinander ermöglichen. Auf Querschnitten konstatierte WILDE zwischen je 2 Zähnen 3 Hauptfalten oder Leisten, welche durch je eine kleinere Leiste getrennt werden.

Während bei *Blatta orientalis* der Kaumagen als ein in sich abgeschlossener Teil des Darmrohres erscheint, getrennt von dem Kropf, nimmt der Kaumagen der Locustinen (Laubheuschrecken) seinen Anfang im Kropfe, so daß beide schwer zu trennen sind. Unmittelbar hinter den Kiefern erkennt man auf Querschnitten des Oesophagus unregelmäßige Faltungen, welche zum Teil die zentrale Achse des Organes erreichen. Jede derselben wird gebildet aus einer wenig entwickelten Bindegewebsleiste, einem sie überziehenden Epithel und einer chagrinierten Cuticula mit soliden, stachelartigen Haaren. Im Kropfe ordnen sich die zahlreichen zottenartigen Vorsprünge zunächst in 6 Hauptlängsfalten, die sich mehr und mehr erheben und an dem Uebergang in den Kaumagen so bedeutend in das Lumen vorspringen, daß bei einer Kontraktion der Ringmuskulatur durch sie ein vollständiger Verschluß des Kaumagens erzielt wird. Parallel den 6 Hauptfalten laufen je 2 kleinere Falten; es sind dieselben, welche wir im Kaumagen selbst wiederfinden und die dort dazu bestimmt sind, die neben den großen Zähnen gelegenen kleineren zu tragen. Schon Ramdohr (197) beschrieb im Innern des Kaumagens von *Locusta* 6 Schwielen und ebensoviele Rinnen. Auf einem Querschnitt (Fig. 225 B) erkennt man, daß jede der 6 Längsleisten aus 3 Längsreihen schuppenförmig hintereinander gelegener Zähne besteht, von denen die der mittleren Reihe eine gewaltige Größe haben und beinahe bis zur Mitte reichen, während die rechts und links an der Basis der großen Zähne

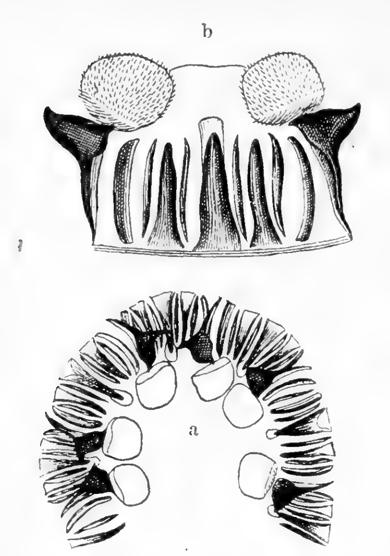


Fig. 224. *Periplaneta orientalis.* Chitinbildungen im Kaumagen (b stärker vergrößert) (nach A. Schneider).

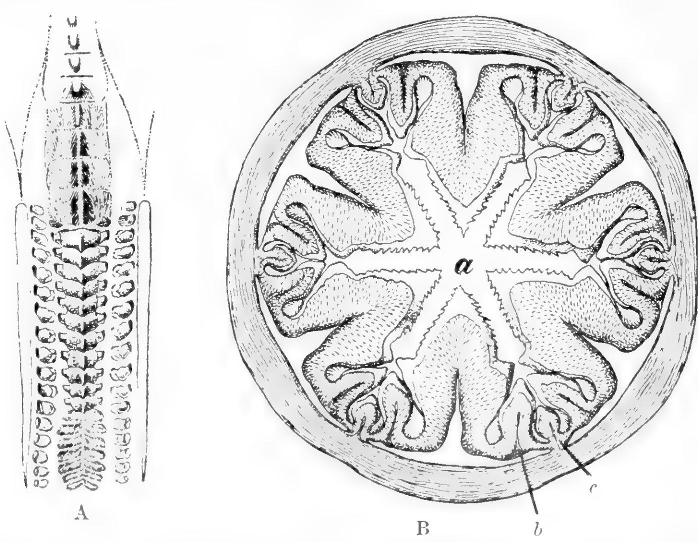
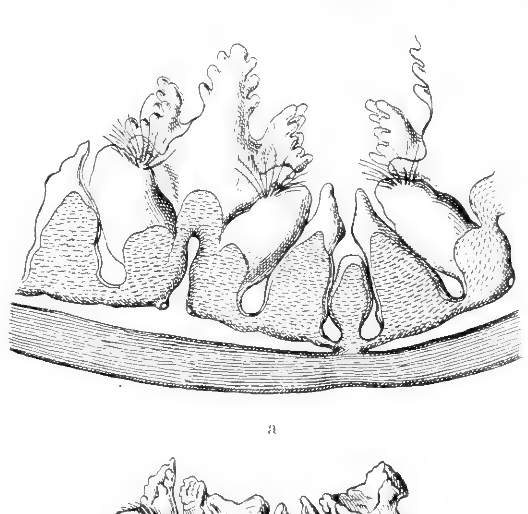


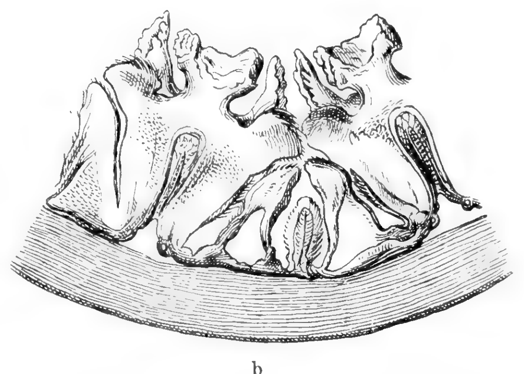
Fig. 225. A Ein Längswulst aus dem Kaumagen von *Locusta*; von der Fläche gesehen (nach A. Schneider). B Querschnitt durch den Kaumagen von *Locusta viridissima*. *a* Zahn der mittleren Serie eines Interradius, *b* Zahn einer der seitlichen Serien, *c* Längsleiste (nach Wilde).

gelegenen (Fig. 225 A) unverhältnismäßig klein sind. Schon im Anfangsteil des Kaumagens sind die Zähne sehr groß und erreichen etwa auf der Grenze des ersten Drittels ihre größte Entwicklung. Von hier nehmen sie an Größe allmählich ab und gegen das Ende des Kaumagens werden sie so kurz und schmal, daß zwischen dem großen Zahn und den seitlichen kleinen Zähnen jedes Interradius klaffende Zwischenräume entstehen. Die Spitzen der großen Zähne stumpfen sich nach und nach immer mehr ab, an ihre Stelle treten sattelförmige Vertiefungen, bis auch diese schließlich verschwinden und damit die letzte Spur der Zähne. (WILDE, 243.)

Auf Längsschnitten erkennt man, daß alle Zähne an ihrer Spitze gegen den Mitteldarm (Chylusmagen) zu unter etwa 45° geneigt stehen. Ferner ist bemerkenswert, daß die kleinen Zähne auf der dem großen Zahn zugekehrten Seite eine muldenförmige Vertiefung haben, die mit höckerartigen Vorsprüngen besetzt ist. Jede dieser Vertiefungen nimmt während des Kauaktes eine der seitlich vorspringenden Spitzen der großen Zähne auf, so daß beide wie Mahlzähne gegeneinander wirken, wodurch ein Kauakt in aller Form zustande kommt (Fig. 225). Die Neigung der Spitzen sämtlicher Zähne nach dem Ende des Kaumagens hin ist für den Weg, den die Speisen zu nehmen haben, von großer Bedeutung, indem dadurch ein Regurgitieren des Inhaltes verhindert wird. (WILDE, l. c.) Noch viel komplizierter, wenn auch im wesentlichen übereinstimmend, gestaltet sich der Bau des Kaumagens bei den Achetinen (Grillen), und es sind insbesondere die großen Zähne, die hier eine enorme Entwicklung erreichen. Jeder derselben besteht, wie die Fig. 226 zeigt, aus zwei glatten Seitenteilen, die an ihrer Firste einen Schopf steifer Chitinhaare tragen, während das zentrale Stück 5 nach innen vorspringende Zapfen trägt, einen mittleren pyramidenförmigen, besetzt mit stumpfen Dornen, und 4 seitlich gelegene, die eine mahlzahnartige Bildung haben. Jeder dieser Mahlzähne wirkt bei der Trituration gegen den entsprechenden Zahn der gegenüberliegenden Serie genau wie die Mahlzähne im Kiefer höherer Tiere. (WILDE, l. c.)



a



b

Fig. 226. a Teil eines Querschnittes durch den Kaumagen von *Gryllus domesticus* (*Acheta*). b Dasselbe von *Gryllotalpa* (nach WILDE).

Die größte Entwicklung erreicht aber wohl der Kaumagen bei *Gryllotalpa vulgaris* und ist insbesondere die Zahl und Anordnung der Kauflächen, wie die Fig. 226b zeigt, so auffallend, und ihre funktionelle Bedeutung so unmittelbar einleuchtend, daß es, wie auch WILDE (243) bemerkt, schwer begreiflich wird, wie PLATEAU dem Kaumagen der

Orthopteren jede Bedeutung als Triturationsapparat abspricht und in demselben lediglich eine Filtervorrichtung erblicken will.

c) Mitteldarm.

Hinter dem Kaumagen resp. am Hinterende des Vorderdarmes geht dieser bei sehr vielen Insekten in ein kurzes, in den Mitteldarm eingestülptes Rohr über, welches A. Schneider (209) als „Rüssel" bezeichnete. Sehr interessant ist dieser Uebergang des Oesophagus in den Mitteldarm bei den Mücken (*Culex, Anopheles*), indem hier im Zustande der Nüchternheit der Endteil des Oesophagus mehr oder weniger tief in den Kopfteil des Mitteldarmes eingestülpt ist (Fig. 227). Die Zahl

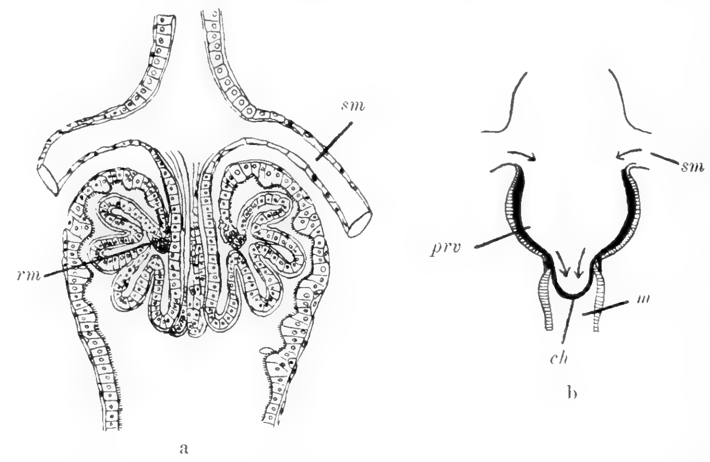


Fig. 227. a *Culex pipicus*. Schematischer Längsschnitt durch den Anfangsteil des Mitteldarmes. *rm* Ringmuskeln (Querschnitt) an der Grenze des Vordarmes gegen den Mitteldarm, *sm* Mündung der Saugmagendivertikel. b Schema zur Erläuterung der Vorgänge beim Eintritt der Nahrung (Blut) aus den Reservoiren in den Vormagen und Mitteldarm. *ch* gallertige Hülle um den Blutbrei, *prv* Proventriculus, *sm* Mündung der Saugmagendivertikel, *m* Mitteldarm (nach Schaudinn).

der Buchten und Falten dieses Organes ist variabel. An der Uebergangsstelle selbst ist ein sehr dicker Ring von Muskelfasern entwickelt, der in Verbindung mit der Invagination einen festen Verschluß darstellt. Soll Blut aus den großen Divertikeln, welche der Oesophagus bei den Mücken bildet, in den Mitteldarm eintreten, wird dieser Verschluß geöffnet, indem die Längsmuskulatur des Oesophagus sich kontrahiert. Der eingestülpte Teil wird aus dem Muskelring herausgezogen und als weiter Vormagen oder Kropf vom Blute aufgebläht. Die Kontraktion der Längsmuskulatur des Mitteldarmes und Oesophagus erweitert den Verschlußring noch mehr und gestattet den Eintritt des Blutes in den Mitteldarm. Der kropfartig erweiterte Teil des Vormagens umhüllt das Blut mit einer feinen gallertigen Schicht, einem chitinähnlichen Umwandlungsprodukt der Cuticula seiner Epithelzellen. Diese Vorgänge kann man nach Schaudinn (207) leicht ermitteln, wenn man die Mücke gleich nach Beginn des Saugens tötet. Wenn der Darm erst gefüllt ist, zeigt er sich so gebläht, daß das Epithel und die Gallertschicht zu einer ganz dünnen Lage vereinigt sind und man Mühe hat, diese Teile zu unterscheiden.

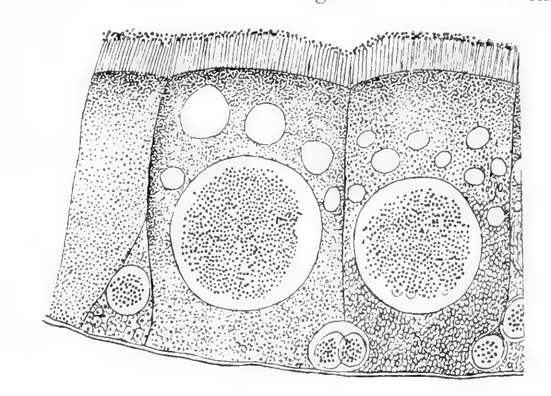
Auch bei den Fliegenmaden entsteht der „Proventriculus" nach Weismann als eine Intussusception des Oesophagus. Schon nach dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei ragt das eingestülpte Stück bis gegen den Chylusmagen (Mitteldarm) hinab und hängt später sogar noch ein Stück weit in ihn hinein. Ebenso erscheint

bei den Bienen der Vorderdarm am Uebergang in den Mitteldarm tief in den letzteren eingestülpt (vergl. Fig. 241 a), und es spielt dies hier, wie wir sehen werden, funktionell eine wichtige Rolle.

Was den histologischen Aufbau des Mitteldarmes betrifft, so besteht seine Wand von innen nach außen aus der Epithellage, deren Elemente niemals eine Chitincuticula besitzen, einer mehr oder weniger entwickelten Bindegewebsschicht und endlich einer Ring- und Längsmuskellage. Die Bindegewebsschicht ist bisweilen außerordentlich zart (Raupendarm). Sonst ist sie aber entweder als stark lichtbrechende Membran vorhanden (Tunica propria), welche den Epithelzellen eine Stütze bietet, oder als lockere, faserige Schichte entwickelt, die die Räume ausfüllt, welche sich zwischen dem Epithel und der Muskulatur oder zwischen den einzelnen Zotten des Epithels einschieben. Die beiden Muskelschichten gehören dem Darmschlauch selbst an, während seine Ausstülpungen (Papillen, Zotten, Divertikel) der Muskeln fast oder ganz entbehren. Die Mitteldarmsäcke von *Gryllotalpa*, sowie die Divertikel von *Blatta* scheinen ganz frei von Muskeln zu sein. Bei den Bienenlarven hat sogar der ganze Mitteldarm eine so spärliche Muskulatur, daß man sie nur schwer auffinden kann, was erklärlich wird, wenn man berücksichtigt, daß diese Larven während der Freßperiode ein Herausbefördern von Kot aus dem After nicht zu bewerkstelligen haben, welchem Zweck ja sonst hauptsächlich die Muskulatur des Darmes dient. Vielfach (Raupen, *Cimbex*-Larven, Hummeln) bilden die Längsmuskeln dicke Stränge (Tänien). Eine äußerst detaillierte Beschreibung der Muscularis des Darmes der Lamellicornier-Larven hat MINGAZZINI (169) gegeben.

Einer sehr großen Mannigfaltigkeit begegnen wir in bezug auf die Anordnung und den Bau des Mitteldarm-Epithels.

Im einfachsten Falle überzieht das Epithel in einfacher ebener Schicht ohne



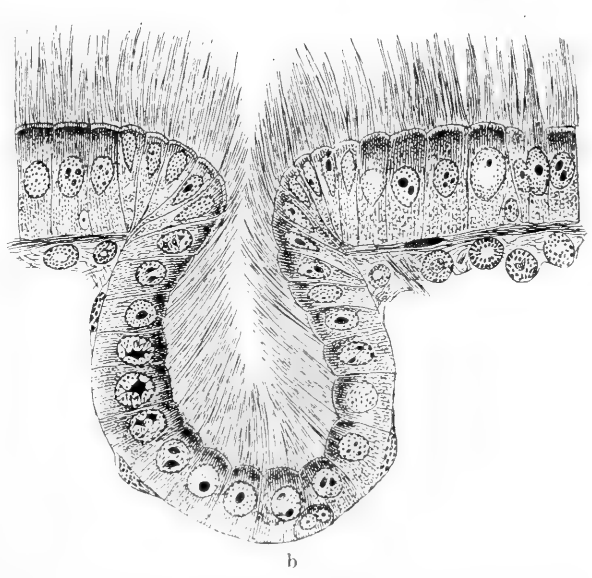


Fig. 228. a Epithel des Mitteldarmes einer Bienenlarve. b Epithel des Mitteldarmes (Kryptenbildung) einer *Cimbex*-Larve (nach J. FRENZEL).

Wulst- oder Zottenbildung die innere Oberfläche des Mitteldarmes (so z. B. bei Bienen- und Wespenlarven, Fig. 228a), sowie auch meist bei Schmetterlingsraupen. Die einzelnen Zellen sind dann in der Regel von beträchtlicher Größe und oft von annähernd kubischer Form. So kleidet es auch ohne jede Veränderung die oben erwähnten kugeligen Aussackungen des Mitteldarmes von *Cimbex* aus (Fig. 228b), sowie die längeren, zottenartigen Ausstülpungen der Dytisciden. Oft kommt es aber auch bei völlig glatter äußerer Oberfläche zu einer sehr entwickelten, inneren Zotten- oder Wulstbildung (Schmetterlinge, *Blatta*, Fig. 229, Hymenopteren). Man könnte hier bei Betrachtung eines einzelnen Querschnittes leicht dazu verführt werden, die Hervorragungen des Epithels als einzelne nach innen zu frei endigende Papillen oder Zotten anzusprechen. Indessen überzeugt man sich leicht an Flächen- und Serienquerschnitten, daß es sich nur um Vertiefungen handelt, welche allseitig von Epithel wallartig umschlossen werden. Während, wie schon erwähnt, in manchen Fällen das innere Epithel ein völlig gleichartiges zu sein scheint (*Cimbex*-Larve, Dytisciden, Carabiden, Hymenopterenlarven), kommt es in den entsprechenden Aussackungen von *Hydrophilus*, *Blatta*, *Melolontha*, *Hydrous*, *Hydrobius* u. a. zur Entwicklung eines auch morphologisch charakterisierten drüsenartigen Komplexes von Zellen, den, wie schon erwähnt, Basch zuerst bei *Blatta* näher beschrieben und nicht unpassend als Kryptenbildung bezeichnet hatte. Allerdings hatten schon Lacordaire und Strauss-Dürkheim von „glandes gastriques destinées à excréter quelque liqueur gastrique“ gesprochen, und auch Frey und Leuckart (Lehrbuch der Zootomie von Wagner, Bd. 2) gedenken drüsenartiger Gebilde im Mitteldarm, die aus einer Aggregation von Zellen bestehen. Die Zellen der Krypten unterscheiden sich gewöhnlich leicht von den eigentlichen Epithelzellen. Bei *Blatta*, *Bombus* bilden die Krypten im Schnitt einen spitzbogigen, mit der Spitze dem Darmlumen zugekehrten Klumpen (Fig. 229), in welchen man eigentlich nur enggedrängt liegende, übereinander geschichtete platte Zellkerne bemerkt. Die so gestaltete Krypte wird in der Regel vom Epithel überwölbt, doch kann man unter Umständen einen feinen Kanal erkennen, der von der Spitze der Krypte nach dem Darmlumen hinzieht. Durch die Untersuchungen von Reugel darf es wohl als sichergestellt gelten, daß es sich bei den Mitteldarmkrypten nicht wirklich um Drüsen handelt, sondern daß dieselben Regenerationsherde des Epithels darstellen, welches, wie wir sehen werden, in manchen Fällen periodisch abgestoßen wird.

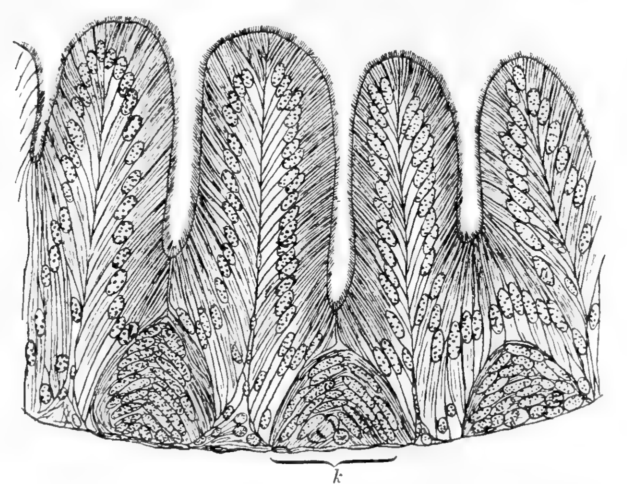


Fig. 229. *Periplaneta orientalis* Epithel des Mitteldarmes (Bildung scheinbarer Zotten mit „Krypten“, *k*) (nach J. Frenzel).

In höchst charakteristischer Weise bieten die Zellen des Mitteldarmepithels der Insekten jenes sonderbare Strukturverhältnis dar, welches als „Bürstenbesatz“

auch bei den Zellen der Darm- und Magendrüsen sowie der Nieren von Wirbeltieren bekannt ist. Wenn der Härchensaum auch fast bei allen Insekten an den Mitteldarmzellen deutlich zu erkennen ist, so ist doch seine Entwicklung bei den Larven und Imagines der Hymenopteren, sowie bei den Raupen der Schmetterlinge am meisten in die Augen springend. Bei der Larve von *Tenthredo* kann die Länge der Härchen bis 45 μ betragen, und bei der von *Cimbex* (Fig. 228b) sind sie so groß, daß sie die Höhe der Zellen übertreffen können und in den kugeligen Darmsäckchen fast das ganze Lumen ausfüllen. Auch bei den Culiciden (*Culex, Anopheles*) ist der Mitteldarm durch den Besitz von großen, grob granulierten Zellen ausgezeichnet, deren nach dem Darmlumen gerichtete Fläche einen Stäbchensaum trägt. Schon Leydig hatte vielleicht als der erste bei der Raupe von *Noctua aceris* diesen Zellsaum gesehen und als eine mit Poren versehene Cuticula gedeutet (Lehrbuch der Histologie, 1857, p. 335); in der Folge faßte er ihn dann als den Ausdruck einer homogenen Intima auf, welche von haarförmigen Fortsätzen des Protoplasmas durchsetzt wird. Auch Schiemenz (208) läßt die Epithelzellen des Mitteldarmes von einer mit Poren versehenen Intima bedeckt sein, der nun noch eine ganz bestimmte Rolle zugeschrieben wird. Es sollen nämlich die Nahrungsstoffe mit den Zellen nicht in direkte Berührung kommen, indem zwischen beiden eine Membran liege. Man kann schließen, so fährt Schiemenz fort, daß diese Haut, die wohl von Zeit zu Zeit abgestoßen wird, einen Schutz für die Zellen gegen die harten und scharfkantigen Speisestoffe (Pollenkörper) darstellt.

Auch J. Frenzel (71), sowie Van Gehuchten (77, 78) sind geneigt, in dem Bürstenbesatz eine Schutzvorrichtung gegen Läsionen der Epithelschicht zu erblicken. Nach Van Gehuchten wird derselbe dann überflüssig und kann ohne Schaden verschwinden, wenn das Sekret zwischen Darminhalt und Zelloberfläche liegt und diese genügend schützt. Dies ist aber, wie Deegener (47, 48) richtig bemerkt, immer der Fall, ohne daß der Bürstenbesatz fehlt. Auch wird dieser Schutz in viel wirksamerer Weise durch die später zu erwähnende sogenannte „peritrophische Membran“ gewährleistet.

Nach Mingazzini (169) sollen bei Lamellicornier-Larven die steifen, aber biegsamen Härchen frisch untersuchter Mitteldarmzellen in langsamer Bewegung begriffen sein, und er glaubt, daß sie der Fortbewegung des Darminhaltes dienen, während Holtz (98) die Elemente des Bürstenbesatzes als „Pseudopodien“ auffaßt, bestimmt, der Resorption verdauter Nährsubstanzen zu dienen. Es ist mir bei der Lektüre seiner Arbeit nicht klar geworden, wie er sich den Vorgang eigentlich denkt, und auch die beigegebenen Mikrophotographien lassen kein sicheres Urteil zu. Er gibt auf Grund der Untersuchung von gefärbten Schnitten des Darmes einer Hemipterenlarve (*Nematus*) an, daß der Darminhalt nur in der Nähe der Epithellage deutliche Zeichen der Verdauung trägt, in der Achse aber noch unverändert ist. Jene periphere Zone nun besteht nach Holtz immer „aus mehreren aufeinander gelagerten Schichten, die zum Teil scharf voneinander abgegrenzt sind; die, welche dem Bürstenbesatz direkt anliegt, ist oft die deutlichste.“ Sie soll sich „an einer gewissen Stelle ganz unvermerkt in den Bürstenbesatz hineinschieben und sich daselbst als eine oft scharf markierte, der Oberfläche parallele Linie fortsetzen. Die nächste Schicht der Nahrung nimmt jetzt den Platz der vorigen ein und liegt nun an der Oberfläche des Bürstenbesatzes. Auch diese Schicht geht in ihrer Ordnung in den Bürstenbesatz hinein usw. Gleichzeitig werden von dem Darminhalt durch Digestion neue Schichten gebildet. In dieser Weise kommen jetzt die vorher außerhalb des Bürstenbesatzes liegenden Schichten innerhalb desselben zu liegen, und man sieht am öftesten 1 oder 2, aber zuweilen auch 3—4 Linien innerhalb des Besatzes, welche diesen Schichten entsprechen.“

Wenn nun Holtz weiterhin als wahrscheinlich angibt, daß die „Pseudopodien“ eine Schicht nach der anderen „ergreifen“ und sie dann, „indem sie sich mehr und

mehr verkürzen, näher an den Zellkörper heranziehen", so bleibt doch zu bedenken, daß es sich in Wirklichkeit wohl um Flüssigkeiten handelt, bei denen man kaum von einem „Ergreifen" durch Pseudopodien wird sprechen können.

Oft ist die Frage erörtert worden, ob der Bürstenbesatz für die sekretorische Funktion der Zellen erforderlich sei oder nicht, und Van Gehuchten hat dieselbe gegen Tornier verneinend beantwortet, weil derselbe durch die sekretorische Tätigkeit zerstört, während der Ruhe aber nicht neugebildet werde. Deegener hat jedoch bei den Raupen von *Deilephila* gefunden, daß die Neubildung des Stäbchensaumes regelmäßig erfolgt, wenn er, was aber nur bei intensivster Sekretionstätigkeit geschieht, zerstört worden ist oder sich wenigstens der Beobachtung entzieht.

Deegener vertritt die Ansicht, daß der Stäbchensaum eine Vorrichtung darstellt, welche dazu bestimmt wäre, „einen Weg für das austretende Sekret offen zu halten, auch dann, wenn der Darminhalt der Epitheloberfläche eng anliegt". Er stellt sich vor, daß das austretende Sekret durch den Stäbchenbesatz, der wie ein Schwamm wirkt, über die ganze Epitheloberfläche gleichmäßig verteilt wird, was vielleicht seiner Meinung nach bei der Resorption von Bedeutung sein könnte.

In der Regel enthalten die Mitteldarmzellen der Insekten nach Form und Farbe sehr mannigfach geartete Einschlüsse, wie sie ja in den entsprechenden Zellen auch bei anderen Wirbellosen sehr allgemein verbreitet sind. Leider sind aber unsere Kenntnisse über die Natur derselben trotz sehr detaillierter Angaben von J. Frenzel (71), welche aber die so wichtige physiologische Seite der Frage kaum berücksichtigen, noch äußerst unvollkommen, und es lohnt sich daher auch nicht, auf dieselben hier näher einzugehen. Farblose, oder zum Teil sehr intensiv gefärbte Kügelchen, Tropfen und kristallinische Gebilde werden gemeinsam als „Sekretkörper" gedeutet, was, wenigstens in dieser Allgemeinheit, sicher nicht als zutreffend gelten kann. Man muß sich klar machen, daß die Mitteldarmzellen hier, wie in vielen anderen Fällen neben ihrer Funktion als Sekretbildner auch noch die andere nicht minder wichtige der Resorption der Verdauungsprodukte sowie auch exkretorische Leistungen zu erfüllen haben. Jedenfalls bin ich der Meinung, daß viele der von Frenzel beschriebenen Inhaltskörper als Assimilationsmaterial (Reservestoffe) zu deuten sind, und es bleibt vorläufig nur zu untersuchen, welchen man diese Bedeutung im gegebenen Falle zuzuschreiben hat und ob eine Teilung der Arbeit in dem Sinne stattfindet, daß gewisse Zellen des Mitteldarmes lediglich als Drüsenzellen, gewisse andere dagegen als Resorptionszellen fungieren.

Ich verzichte daher auch auf eine genauere Beschreibung der Befunde von Frenzel, dessen Untersuchungen leider mehr in die Breite als in die Tiefe gehen, und beschränke mich auf einige Einzelheiten, bei welchen schon jetzt eine physiologische Deutung, wenigstens mit einiger Wahrscheinlichkeit, möglich ist. Es gehören hierher vor allem gewisse kristallinische Einschlüsse von eiweißartiger Natur, die offenbar als gespeichertes Assimilationsmaterial aufzufassen sind.

Die großen Zellen des Mitteldarmepithels von Hymenopteren-Larven (Bienenmaden) enthalten nach Frenzel ganz abweichend von denen der Imagines zahllose, sehr kleine, anscheinend kristallinische Körperchen, die namentlich in dem über dem Kern befindlichen Plasma gleichmäßig verteilt sind, und auch Van Gehuchten (80) beschreibt in gewissen Zellen des Mitteldarmes der Larve von

Ptychoptera contaminata kleine, farblose, stark lichtbrechende Körperchen von wahrscheinlich eiweißartiger Natur, welche das Plasma dicht durchsetzen und, nach den davon gegebenen Abbildungen zu schließen, kristallinisch zu sein scheinen. MINGAZZINI (169) fand bei Lamellicornier-Larven kristallähnliche Gebilde in den Kernen der Epithelzellen des Mitteldarmes. Er beschreibt dieselben als rundliche oder tafelförmige, stark lichtbrechende Körper, welche oft lappig oder ganz unregelmäßig begrenzt erscheinen; bisweilen sind 4 solche Lappen derart um einen gemeinsamen Mittelpunkt angeordnet, daß die Form eines Kreuzes entsteht, oder sie treten zu hantelförmigen Gebilden zusammen. Auch kommen maulbeerförmige Aggregate vor. Immer finden sie sich nur in völlig reifen Zellen.

Ganz unzweideutige Kristalle mit quadratischen, seltener rechteckigen Flächen finden sich nach LÉGER und DUBOSCQ (135) in Einoder Zweizahl auch in den Kernen sämtlicher Zellen des Mitteldarmepithels bei *Gryllomorpha* sowie bei *Gryllus*, wo sie viel kleiner und oktaëdrisch sind. Nach DE SINETY (216) läßt sich auch in den Kernen der Darmzellen von Phasmen (Gespenstheuschrecken) ein nicht regelmäßig begrenztes, stark lichtbrechendes Körperchen nachweisen, welches er für ein Analogon der von LÉGER und DUBOSCQ beschriebenen Kernkristalle hält. Am längsten bekannt und am genauesten untersucht sind solche Kristalle beim Mehlwurm (Larve von *Tenebrio molitor*), wo sie J. FRENZEL (72) schon 1882 entdeckte.

Bei Untersuchung der Epithelschicht im frischen Zustande ohne Zusatz fallen meist sofort sowohl im Flächenbilde wie bei Profilansicht die stark lichtbrechenden Kernkristalle auf. Als eigentliche Grundform derselben muß, wie ich in Uebereinstimmung mit RENGEL (202) fand, das über regulärer Grundfläche errichtete sechseckige Prisma von etwa gleicher Höhe und Dicke gelten. „Wachsen zwei gegenüberliegende Seitenflächen verhältnismäßig stark, so erhalten wir einen Körper, der in der Seitenansicht einer quadratischen resp. rechteckigen Tafel sehr ähnlich ist. Bleiben zwei gegenüberliegende Flächen im Wachstum beträchtlich zurück, so kommt der Körper einem rhombischen Prisma nahe. Ist die Längenausdehnung im Verhältnis sehr groß, so haben wir die Stabform.“ (RENGEL.) Zahl und Größe der Kristalloide hängt sehr wesentlich von dem Ernährungszustand der Tiere ab, doch fehlen sie auch nach wochenlangem Hungern nur selten. Bei sehr lange anhaltender Nahrungsentziehung nimmt die Größe der Kristalle allmählich immer mehr ab, und schließlich kann es zu völligem Verschwinden derselben kommen.

Ganz regelmäßig machen sich Größenunterschiede der Kristalle auch bei einem und demselben Individuum geltend, und zwar werden sie nach hinten zu immer kleiner. Daher kommt es, daß man bei Durchmusterung eines frischen, flach ausgebreiteten Mitteldarmes die Kerne im untersten Abschnitt sehr oft ganz frei von Kristallen findet, während sie vorn in ganz normaler Weise entwickelt sind. Zwischendurch findet man dann zonenweise alle möglichen Uebergänge von völlig ausgebildeten hexagonalen Prismen bis zu eben noch erkennbaren Pünktchen, deren Kristallform kaum noch zu erkennen ist. In ganz jungen Larven fand sie RENGEL (203) niemals.

Es kann zurzeit nicht bezweifelt werden, daß es sich bei diesen Kerneinschlüssen um Proteïnkristalle handelt, durchaus entsprechend den im Pflanzenreich so weit verbreiteten Eiweißkristallen.

Wir verdanken bereits Frenzel sowie auch Mingazzini ausführliche Angaben über Reaktionen und Löslichkeitsverhältnisse derselben.

Ihre völlige Unlöslichkeit in Wasser ergibt sich schon aus dem Vorhergehenden, und es wäre nur noch hinzuzufügen, daß auch Kochen der Präparate die Kristalle anscheinend nicht verändert; doch läßt sich zeigen, daß dessenungeachtet hierbei deren physikalische Eigenschaften ganz wesentliche Aenderungen erleiden. Während die frischen Kernkristalle in starken Alkalilaugen rasch zerfließen, sieht man die gekochten sich beim Zufließen von KOH-Lauge plötzlich stark ausdehnen, wobei sie zugleich sehr blaß werden; bald aber beginnen die gequollenen Kristalle wieder zu schrumpfen und erreichen fast ganz ihr ursprüngliches Aussehen.

Offenbar hängt dieses eigentümliche Verhalten, wie schon Radlkofer richtig erkannte, damit zusammen: „daß nur Alkali von bestimmter Konzentration die Ausdehnung (Quellung) in ihrem höchsten Maße bewirkt, weder konzentrierteres noch verdünnteres". In der Tat läßt sich zeigen, daß die wieder geschrumpften Kristalle neuerlich quellen, wenn man durch Durchsaugen von Wasser die Konzentration der Lauge mehr und mehr herabsetzt. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß das abweichende Verhalten und insbesondere die große Widerstandsfähigkeit der vorher gekochten Kristalle auf einer „Koagulation" ihrer Substanz beruht. Es zeigt sich dies auch sehr deutlich bei Einwirkung von Säuren. HCl, H_2SO_4, HNO_3, Essigsäure bewirken selbst bei beträchtlicher Verdünnung ein rasches Verschwinden der frischen Kernkristalloïde, wobei die Lösung, wie man oft deutlich sehen kann, regelmäßig in der Mitte der prismatischen Tafel beginnt, so daß dieselbe hier zunächst ein Loch bekommt, worauf erst der ringförmige Rest einschmilzt. Die Kerne selbst bleiben als helle, durchsichtige, scharf konturierte Bläschen leer zurück. Chromsäure, in einer Konzentration, wie sie zum Härten der Gewebe vielfach verwendet wird, löst die Kristalle nicht, ebenso erhalten sie sich auch in Osmiumsäure, abgesehen von einer schwach bräunlichen Verfärbung, vollkommen unverändert. Bekanntlich sind viele Eiweißkristalle pflanzlichen Ursprungs in Salzlösungen mittlerer Konzentration löslich. Gegen Sodalösung (0,5—5 Proz.) erweisen sich unsere Kernkristalloïde dagegen sehr resistent. Ebensowenig werden sie durch 10-proz. Lösungen von NaCl, $MgSO_4$, Na_2SO_4, $(NH_4)_2SO_4$ u. a. m. angegriffen. Frenzel sah sie unter diesen Umständen erst nach mehrtägiger Einwirkung verschwinden. Bei der Behandlung mit Alkohol absol. werden die Kernkristalloïde auch nach langer Zeit nicht gelöst, dagegen in ähnlicher Weise wie durch Kochen gegen gewisse andere Reagentien widerstandsfähiger gemacht (koaguliert). Auch durch Aether, Chloroform, Benzol werden die Kristalle nicht angegriffen. Am unzweideutigsten ergibt sich aber die Eiweißnatur derselben aus ihrer Verbrennbarkeit, wobei Kohle zurückbleibt, aus ihrer Färbbarkeit und endlich aus gewissen Farbenreaktionen, die sie mit den Eiweißkörpern überhaupt teilen. Was zunächst diese letzteren betrifft, so hat schon Frenzel die gelbbraune Färbung durch Jodjodkaliumlösung beobachtet; Radlkofer sah die Kernkristalloïde von *Lathraea* sich bei Behandlung mit Zucker und H_2SO_4 rot färben. Das gleiche läßt sich auch für unsere Kristalle feststellen, wenn sie vorher durch Erhitzen koaguliert werden. Auch die Xanthoproteïnreaktion mit konzentrierter HNO_3 und NH_3 ist unter

diesen Umständen mit Erfolg anzustellen. Ich (13) erhielt die Kristalle intensiv gelb gefärbt. Könnte noch ein Zweifel betreffs der Eiweißnatur derselben bestehen, so würde er durch die eminente Fähigkeit, Farbstoffe zu speichern, behoben. Man bedient sich am besten des Säurefuchsins (vgl. ZIMMERMANN, Botanische Mikrotechnik, p. 191 B).

Bisher war nur die Rede von Kernkristalloïden, während, wie bekannt, derartige Bildungen bei Pflanzen ganz vorwiegend im Plasma der Zellen gefunden werden, und zwar meist als Einschlüsse besonders differenzierter Gebilde, der sogenannten Proteïnkörner.

J. FRENZEL gibt ausdrücklich an, daß kristallähnliche Körper sich im Protoplasma der Mitteldarmzellen des Mehlwurms niemals finden, welches er als „fast homogen" beschreibt, „nur einige große, das Licht ein wenig stärker brechende, kugelige Einschlüsse machen sich zuweilen bemerkbar". Es muß diese so bestimmte Angabe um so mehr auffallen, weil in der großen Mehrzahl der Fälle gerade andersartige Einschlüsse der betreffenden Zellen tatsächlich viel mehr in die Augen springen als die Kernkristalloïde. Auch RENGEL, welcher lediglich Schnittpräparate untersuchte, erwähnt nur, „daß das Protoplasma der ausgebildeten Epithelzellen je nach dem Stande der Verdauung eine größere oder kleinere Menge kugelförmiger Einschlüsse enthält", ohne aber auf die Beschaffenheit dieser selbst näher einzugehen.

Breitet man den aufgeschnittenen Mitteldarm eines in voller Verdauung begriffenen Mehlwurms nach Entfernung des Inhaltes aus und betrachtet das Präparat ohne Zusatz von der Fläche her, so fallen in der Regel sofort rundliche, ziemlich stark lichtbrechende, farblose Körper auf, welche im Vorderteil sehr vieler, stellenweise sogar aller Zellen gelegen sind und meist ganz homogen erscheinen. In der Regel enthält eine Zelle nur einen oder höchstens 2—3 derartige Einschlüsse. Dieselben nehmen an Zahl im allgemeinen nach hinten zu und sind von sehr wechselnder Größe; es gibt ganz große, eiförmige und auch kleine, mehr rundliche. Gerade die letzteren sind oft so zahlreich, daß man kaum eine Zelle davon frei findet. Außer diesen „Körnern" finden sich, namentlich im unteren Drittel des Mitteldarmes, in der Regel noch andere nicht minder auffallende Einschlüsse. Dicht unterhalb des freien Zellendes liegen hier meist sehr stark lichtbrechende Klümpchen von rundlicher oder eckiger Form, und zwar in jeder Zelle nur ein einziges. Gerade sie verleihen dem Endabschnitt des Mitteldarmes in der Flächenansicht oft ein überaus charakteristisches Gepräge. Stellt man hoch ein, so erkennt man bei günstiger Beleuchtung die regelmäßige, zarte Mosaik sechseckiger Epithelzellen, deren Konturen nur ganz blaß angedeutet erscheinen; inmitten jedes Sechseckes sieht man dann, überaus scharf hervortretend, je eines der stark glänzenden Klümpchen. Senkt man nun vorsichtig den Tubus, so stößt man in einem tieferen Niveau auf die ziemlich in einer Ebene liegenden Zellkerne, in deren jedem meist ein deutliches Kernkristalloïd erscheint. In der Regel sind, wie schon erwähnt, die Kristalle im unteren Darmabschnitt merklich kleiner als weiter nach vorn, und dicht vor dem Beginn des engen Enddarmes fehlen sie entweder ganz oder sind nur punktförmig.

Das auffallend starke Lichtbrechungsvermögen der erwähnten „Klümpchen" sowie ihre vielfach hervortretende eckige Form läßt

von vornherein vermuten, daß es sich auch hier, wenigstens teilweise, um kristallinische Gebilde handelt, und veranlaßte mich, auch in den größeren runden und ovalen „Körnern“ nach ähnlichen Einschlüssen zu suchen. In der Tat läßt sich in ganz unzweideutiger Weise zeigen, daß dieselben vielfach wirklich solche enthalten. Untersucht man Mehlwürmer, welche reichlich gefressen haben, so lassen in dem oberen Abschnitt des Mitteldarmes die dann meist reichlich vorhandenen großen ovalen Körner hier und da schon frisch, ohne jeden Zusatz, ganz deutlich einen im Innern gelegenen regelmäßigen Kristall erkennen, der in Form und Verhalten durchaus den schon besprochenen Kernkristalloïden entspricht. Doch finden sich auch hier sehr viele Körner von sonst ganz ähnlicher Beschaffenheit, in welchen derartige Einschlüsse so ohne weiteres nicht zu erkennen sind. Fast regelmäßig gelingt es dann aber, dieselben sichtbar zu machen, wenn durch Zusatz von Wasser die Hüllmasse zum Quellen gebracht wird. Man sieht dann, anfangs nur undeutlich und mit verschwommenem Umriß, allmählich aber immer schärfer hervortretend, je einen Kristall im Innern des Kornes erscheinen, welches letztere sich schließlich zu einer Art Blase oder Vakuole ausdehnt, in deren flüssigem Inhalt das nun von einem Kernkristalloïd kaum zu unterscheidende tafelförmige Prisma schwimmt. Nach ihrem ganzen Verhalten darf man wohl diese als Einschlüsse der Darmepithelien auftretenden Körner den vielfach ebenfalls Kristalloïde umschließenden „Proteïnkörnern“ gewisser Pflanzensamen vergleichen, mit welchen sie nicht nur hinsichtlich der äußeren Erscheinung, sondern auch bezüglich mancher Reaktionen übereinstimmen. In beiden Fällen handelt es sich um geformte Eiweißmassen, innerhalb deren entweder keine weiteren Differenzierungen auftreten oder aber Kristalle von eiweißartiger Natur zur Ausscheidung gelangen. Etwas den „Globoïden“ der pflanzlichen Proteïnkörner Entsprechendes habe ich im Darmepithel niemals gefunden. Im wesentlichen charakterisieren sie sich als differenzierte Teile des Zellplasmas, von dem sie sich eigentlich nur durch größere Dichte und eine merklich größere Widerstandsfähigkeit gegen Lösungsmittel, wie gerade auch gegen wässerige Flüssigkeiten unterscheiden.

Viel seltener als in den oberen Partien des Mitteldarmes gelingt es, in den sonst ganz gleich aussehenden Proteïnkörnern der Zellen des unteren Drittels kristallinische Einschlüsse nachzuweisen, und scheinen die Bedingungen zur Bildung typischer Kristalloïde hier überhaupt weniger günstig zu sein als weiter oben, was sich ja auch in der geringeren Größe resp. dem Fehlen von Kernkristalloïden daselbst ausspricht. Gleichwohl finden sich auch hier Zelleinschlüsse, und zwar oft in enormer Menge, welche ebenfalls aus Proteïnkörpern bestehen und, wiewohl minder deutlich, kristallinische Beschaffenheit erkennen lassen. Es sind das jene schon erwähnten stark lichtbrechenden, farblosen Klümpchen, welche je eines in einer Zelle unmittelbar unterhalb der freien Oberfläche liegen. Im gleichen Niveau finden sich dann sehr häufig noch in größerer Zahl sehr kleine, ebenfalls stark lichtbrechende Körnchen, die meist einen schwach gelblichen Farbenton besitzen. Manche der „Klümpchen“ verraten ihre kristallinische Natur ohne weiteres durch ihren starken Glanz und ihre eckige Form, die freilich niemals so regelmäßig erscheint, wie bei den typischen Kernkristalloïden oder den Einschlüssen der großen Proteïnkörner.

Es kann hiernach kein Zweifel darüber bestehen, daß die Epithelzellen des Mitteldarmes beim Mehlwurm nicht nur im Kern, sondern auch in besonderen Einschlüssen des Zellkörpers (Proteïnkörner und Proteïnklümpchen) und teilweise frei im Plasma Eiweißkristalloïde ablagern und aufspeichern.

Hat man eine größere Zahl von *Tenebrio*-Larven unter verschiedenen Bedingungen untersucht, so kommt man sehr bald zu der Ueberzeugung, daß die Art und Verteilung der erwähnten Einschlüsse im Epithel ganz wesentlich von den Ernährungsverhältnissen, unter welchen die Tiere leben, abhängig sind. Bei aller Verschiedenheit im einzelnen läßt sich im allgemeinen folgendes sagen: Bei reichlicher Fütterung (besonders mit Mehl) sind regelmäßig die großen „Proteïnkörner“, namentlich im oberen Darmabschnitt, überaus zahlreich abgelagert, so daß sie im mikroskopischen Bilde weitaus vorherrschen und daneben die „Proteïnklümpchen“ nur wenig zur Geltung kommen. Besonders günstig fand ich es, die Tiere nach längerem Hungern (8—14 Tage) mit Mehl zu füttern und etwa 24 Stunden später zu untersuchen.

Ein sehr verschiedenes Bild gewähren dagegen in den meisten Fällen Individuen, deren Darmkanal keine oder nur wenig feste Nahrungsmassen enthält. Hier erscheint das ganze Mitteldarmepithel gewöhnlich viel durchsichtiger, die polygonale Mosaik derselben im Flächenbilde viel schärfer ausgeprägt und vor allem die „Proteïnklümpchen“ meist zahlreicher als die größeren Körner. Derartige Präparate eignen sich daher auch am besten, um die ersteren näher zu untersuchen. Es muß aber ausdrücklich bemerkt werden, daß die Proteïnkörner auch nach sehr lange dauernder Nahrungsentziehung keineswegs fehlen, ja bisweilen sogar massenhaft vorhanden sind und eine geradezu erstaunliche Größe erreichen.

Die nächstliegende und wichtigste Frage, welche sich an die im vorstehenden geschilderten Befunde knüpft, ist offenbar die nach der physiologischen Bedeutung der so vielgestaltigen Zelleinschlüsse im Mitteldarmepithel unserer Larve. FRENZEL macht hierüber in seiner ersten Arbeit keinerlei Angaben. In der späteren größeren Abhandlung über den Bau des Mitteldarmepithels der Insekten kommt er auf Grund einer vergleichenden Untersuchung an einer größeren Zahl von Arten zu dem Resultate, daß alle die nach Form, Farbe und Reaktion noch so verschiedenen Einschlüsse, welche man in den genannten Zellen findet, als „Sekrete“ derselben aufzufassen seien. Ich glaube nun nicht, daß in unserem Falle den Proteïnkörnern und Proteïnklümpchen mit ihren Einschlüssen eine analoge Bedeutung zugeschrieben werden kann, von den Kernkristalloïden nicht zu reden, die ja gewiß nicht als Sekret gelten können. Ohne eine sekretorische Funktion des Mitteldarmepithels leugnen zu wollen, die bei dem gänzlichen Mangel anderer „Darmdrüsen“ hier notwendig angenommen werden muß, scheint es mir doch nicht wahrscheinlich und mit allen unseren sonstigen Erfahrungen über das mikroskopische Bild von Sekreten resp. deren Vorstufen in Widerspruch stehend, daß im wesentlichen gleich wirkende Verdauungssekrete (und nur um solche könnte es sich ja wohl handeln) bei nahe verwandten Tieren oder selbst bei verschiedenen Individuen derselben Species in solcher Vielgestaltigkeit der Form und des chemischen Verhaltens auftreten sollten, wie es nach FRENZEL anzunehmen sein würde. Gerade der Umstand, daß

es in unserem Falle zur Ablagerung von Eiweißsubstanzen in kristallinischer Form kommt, scheint mir eine ganz andere Auffassung nahezulegen. Ueberblickt man die Fälle, wo dies geschieht, so zeigt sich, daß nicht nur im Pflanzenreich, wo gerade die Proteïnkörner der Samen darüber keinen Zweifel lassen, sondern auch bei Tieren — es sei nur an die Dotterplättchen gewisser Eier erinnert — kristallinisches Eiweiß im allgemeinen stets als Reservematerial fungiert, als ein gespeicherter Vorrat für späteren Gebrauch. Es könnte nun offenbar ein analoges Vorkommen bei Larven von Insekten mit vollkommener Metamorphose kaum befremden, wenn man berücksichtigt, daß hier während einer oft langen Ruhezeit, wo keinerlei Nahrung aufgenommen wird, die wichtigsten und tiefgreifendsten Veränderungen und Umbildungen der Gewebe sich abspielen. Auch ist es ja bekannt, daß andere Nährstoffe, insbesondere Fette (Fettkörper), während des Larvenlebens tatsächlich in größter Menge gespeichert werden, um in der Zeit der Puppenruhe allmählich verbraucht zu werden. Ich bin daher geneigt, nicht nur die Kristalloïde, sondern auch die Proteïnkörner und Klümpchen mit ihren Einschlüssen als Reservestoffe aufzufassen, womit, soweit ich sehe, alle bisherigen Erfahrungen in guter Uebereinstimmung stehen. In allen Fällen, wo es sich um sichtbare Ablagerungen von Sekretstoffen in sezernierenden Zellen handelt, hat sich mehr oder weniger sicher feststellen lassen, daß dieselben bei anhaltender Absonderungstätigkeit eine erhebliche Verminderung erfahren oder wohl auch ganz verschwinden, und man hätte daher ein gleiches auch in unserem Falle erwarten sollen; dies ist jedoch keineswegs der Fall, vielmehr macht sich in bezug auf die in Rede stehenden Zelleinschlüsse eine ganz auffallende Konstanz der Befunde geltend; ja man kann sogar eher von einer Vermehrung (Zunahme) derselben während der Verdauung sprechen; wenigstens gilt dies sicher von den kristallinischen Einschlüssen der Kerne und Körner.

Auf der anderen Seite ist es bekannt, daß dem Darmepithel aller Tiere in eminentem Maße resorptive Eigenschaften zukommen, durch welche sie befähigt erscheinen, organische und anorganische Stoffe der verschiedensten Art aus dem Nahrungsbrei aufzunehmen und vorübergehend zu speichern. Es liegt daher der Gedanke sehr nahe, ähnlich wie etwa vorhandene Fetttropfen auch die besprochenen geformten Eiweißeinschlüsse der Zellen als Produkte resorptiver Vorgänge aufzufassen. Man wird hierbei selbstredend nicht an eine Aufnahme geformter fester Nahrungsbestandteile denken, vielmehr würde es sich ja wohl um eine synthetische Entstehung der betreffenden Ablagerungen aus gelösten Stoffen handeln, wie etwa das Glykogen der Leberzellen aus zugeführtem Zucker gebildet wird.

Man wird allem dem vielleicht entgegenhalten wollen, daß gerade das Darmepithel der Insekten, von dem wir, wie noch zu zeigen sein wird, wissen, daß es in raschem Wechsel und in stetiger Wiedererneuerung begriffen ist, anscheinend wenig geeignet wäre, als „Speichergewebe“ zu fungieren. Allein man wird einerseits die eigentümlichen Verhältnisse gerade bei den Insekten mit vollkommener Metamorphose berücksichtigen müssen, wo dem Darmepithel während der Puppenruhe eine ganz außerordentliche wichtige „plastische“ Funktion zufällt, während andererseits auch darauf hingewiesen werden kann, daß tatsächlich auch bei anderen Tieren das Darmepithel bisweilen, wenigstens vorübergehend, als Speichergewebe fungiert. So

führt beispielsweise Barfurth (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 25) an, daß im Zylinderepithel des Tractus intestinalis von Wirbeltierembryonen außerordentlich große Mengen von Glykogen enthalten sind, desgleichen in den Darmepithelien von *Limax*.

Nach den vorliegenden Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung der Insekten ist der Verdauungskanal der Imago durchaus als eine Neubildung anzusehen. „Die Prozesse der Zerstörung und Neubildung treten im allgemeinen früh auf, noch im Larvenstadium des Insekts, wenn die Larve nur eben zu fressen aufgehört hat, obschon sie sich noch bewegt, um einen passenden Ort zur Verpuppung aufzusuchen." — „Die Muskulatur unterliegt nebst den Tracheen und Nerven einem völligen Zerfall. Die Zerfallprodukte gelangen in die Leibeshöhle, wo sie mit anderen Zerfallelementen zusammen aufgesogen werden. Die Epithelschicht des Mitteldarmes löst sich in ihrer ganzen Ausdehnung von der Darmwandung ab und umgibt sich mit einer besonderen Cyste (der Tunica propria der Larve nach Rengel, 203), in der sie zerfällt und schließlich resorbiert wird." — „Am 2. Tage nach der Verpuppung sind alle Zerstörungsprozesse beendet; fast der ganze Mitteldarm der Imago ist dann schon angelegt. Er erinnert vollständig an den Mitteldarm des Embryo. Auch er besteht aus zwei embryonalen Schichten, nur daß hier an die Stelle des ernährenden Eidotters das alte, in der Cyste eingeschlossene Larvenepithel tritt." Ich habe diese Sätze, welche Rengel (l. c.) nach Ganin zitiert, deswegen wörtlich mitgeteilt, weil sie in sehr klarer Weise die Rolle präzisieren, welche bei den merkwürdigen, teils regressiven, teils progressiven Vorgängen der Metamorphose das Darmepithel spielt. Die Zweckmäßigkeit einer Speicherung von Nährmaterial in demselben liegt unter solchen Umständen auf der Hand. Um so mehr aber drängt sich dann auch die Frage auf, wie entsteht das Verdauungssekret, welches dieselben Zellen des Mitteldarmes produzieren, und welches sind dessen Eigenschaften?

Die absolute Notwendigkeit einer Enzymbildung seitens der Mitteldarmepithelien erhellt ohne weiteres aus dem Umstande, daß abgesehen von den Speicheldrüsen, welche bei vielen Insekten vorn in den Verdauungskanal münden, und den als Nieren fungierenden Malpighischen Schläuchen bei den Insekten keine bestimmt differenzierten Anhangsdrüsen des Darmtraktus vorkommen, denn die zottigen, sackartigen oder sonstwie beschaffenen Anhänge sind nichts als einfache Ausstülpungen der Darmwand und tragen ein mit dieser ganz übereinstimmendes Epithel. (J. Frenzel.)

Ausgehend von dem häufigen Vorkommen großer, geformter, anscheinend fester Sekretmassen im Innern der Mitteldarmzellen, gelangte J. Frenzel zu der Anschauung, daß die ganzen Zellen bei der Sekretion zugrunde gehen, und in der Tat sind solche Vorgänge in der Folge direkt beobachtet worden, doch ist dies keineswegs ausnahmslose Regel, ja es wäre ganz wohl möglich, daß vor der definitiven Abstoßung einer Zelle dieselbe schon des öfteren Sekret geliefert hat.

Wie dies geschehen kann, darüber liegen mehrfache Beobachtungen vor. 1890 veröffentlichte Van Gehuchten (80) eine umfangreiche Arbeit über den Bau und die Tätigkeit der Mitteldarmzellen der Larve von *Ptychoptera contaminata* (Diptere). Er unterscheidet zweierlei funktionell verschiedene Zellformen, Drüsenzellen und der Resorption dienende Elemente („cellules absorbantes"). Der ganze

Verdauungsapparat der Larve von *Ptychoptera* besteht aus dem dünnen Oesophagus, in dessen Anfang 2 Speicheldrüsen münden und der sich als „Rüssel" (Schneider) in den Mitteldarm einstülpt. Dieser steht mit dem Oesophagus durch einen „Proventriculus" in Verbindung und trägt an seinem Anfang einen Kranz von 8 drüsigen Divertikeln. Am Uebergang in den Enddarm münden 4 Malpighische Schläuche. Die „Drüsenzellen" des Mitteldarmes bekleiden den Abschnitt zwischen dem Proventriculus und der Einmündungsstelle der Divertikel, sowie den Endabschnitt, während eine mittlere Partie von den „Resorptionszellen" eingenommen wird. Die ersteren bilden im Ruhezustand ein Zylinderepithel mit sehr deutlich entwickeltem Stäbchensaum, der in der Phase der Sekretion von blasigen Ausstülpungen der Zellen durchbrochen und abgehoben wird, die sich entweder einzeln abschnüren und dann größere kugelige Tropfen bilden, oder rasch hintereinander, wobei es zur Bildung einer geschichteten Lage kleinerer Tröpfchen kommt (Fig. 230 A). Ganz entsprechende

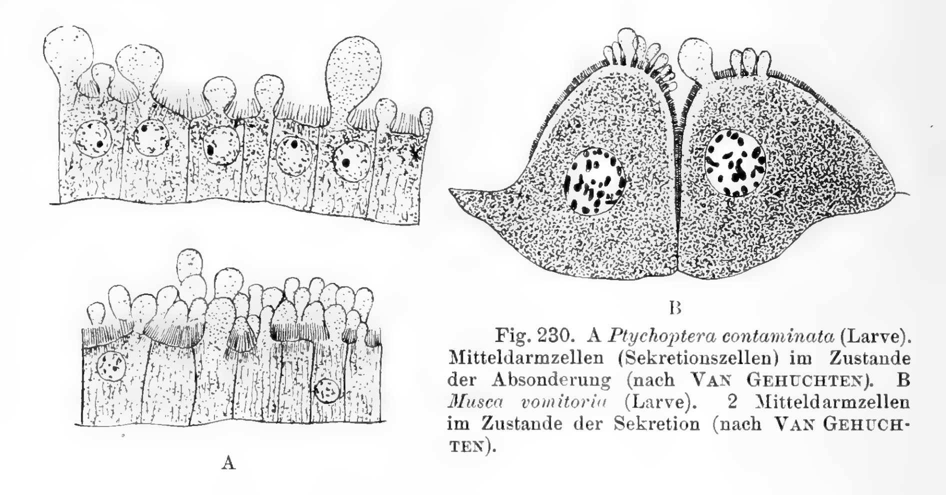
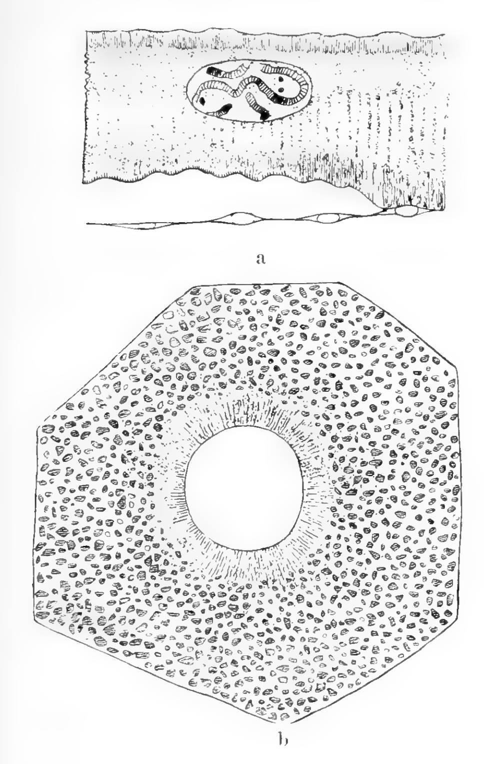


Fig. 230. A *Ptychoptera contaminata* (Larve). Mitteldarmzellen (Sekretionszellen) im Zustande der Absonderung (nach Van Gehuchten). B *Musca vomitoria* (Larve). 2 Mitteldarmzellen im Zustande der Sekretion (nach Van Gehuchten).

Vorgänge spielen sich auch in den Mitteldarmdivertikeln ab. Nicht immer kommt es zu einer völligen Abschnürung dieser Sekretblasen, sondern sie platzen unter Umständen noch in Zusammenhang mit den Zellen und entleeren ihren flüssigen Inhalt in den Hohlraum des Darmes.

Einen ganz verschiedenen Bau zeigen die von Van Gehuchten als „Resorptionszellen" gedeuteten, durch ihre Größe auffallenden Elemente des mittleren Abschnittes des Mitteldarmes. Wie Fig. 231 zeigt, handelt es sich um, von der Fläche gesehen, polygonale Zellen, deren Durchmesser 127—156 μ beträgt. Frisch untersucht, erscheint das Plasma durchsetzt von einer Unmasse kleiner, stark lichtbrechender Körperchen von unregelmäßiger Form, deren Größe von der Peripherie nach dem Zentrum hin abnimmt. Hier findet sich ein großer Kern mit einem quergegliederten Chromatinfaden, ähnlich, wie ihn Balbiani in den Kernen der Speicheldrüsenzellen von *Chironomus* beschrieben hat. Jene Körperchen, von denen Van Gehuchten glaubt, daß sie eiweißartiger Natur sind, liegen in den Hohlräumen eines Wabenwerkes, welches erst nach Auflösung der Einschlüsse deutlich hervortritt. An Querschnitten erscheinen diese Zellen viel breiter als hoch und lassen 3 verschiedene Schichten erkennen. Unmittelbar unter dem manchmal fehlenden, fein radiär gestrichelten Cuticularsaum findet sich eine fein granulierte Lage, an die sich eine mittlere Schichte anschließt, welche jene Einschlüsse und den Kern enthält. Nach unten folgt wieder eine körnige, manchmal etwas streifige Schicht.

Ganz übereinstimmend wie bei *Ptychoptera* gestaltet sich nach VAN GEHUCHTEN auch der Sekretionsvorgang bei den Zellen des Mitteldarmes und seiner 4 Divertikel von Fliegenlarven. Diese durch ihre Größe ausgezeichneten Zellen zeigen bisweilen einen sehr deutlichen Stäbchensaum (Bürstenbesatz, Fig. 230 B), der aber sehr häufig fehlt, was wohl als Folge der sekretorischen Tätigkeit anzusehen ist. Man findet dann die Zellen an ihrem freien Rande besetzt mit mehr oder weniger großen blasigen Hervorragungen, die, wie man bisweilen deutlich zu erkennen vermag, mit einer Schicht von gleicher Beschaffenheit, zusammenhängen, die sich zwischen Cuticularsaum und dem körnigen Plasma der Zellen einschaltet. Am Mitteldarm von Lamellicornier-Larven hat auch MINGAZZINI (169) Abschnürungsvorgänge be-



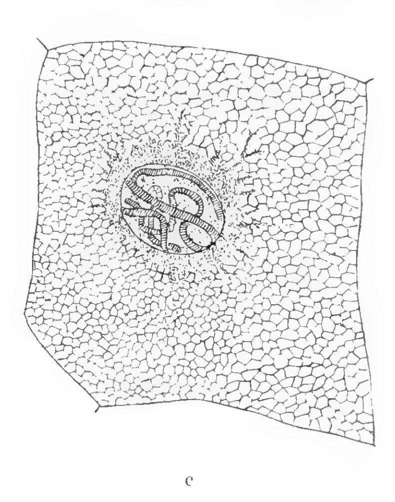
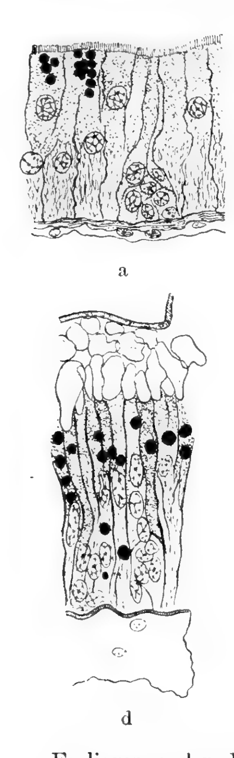


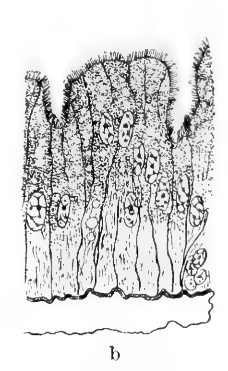
Fig. 231. *Ptychoptera contaminata* (Larve). Mitteldarmzellen (Resorptionszellen) a im Querschnitt, b und c von der Fläche gesehen. b mit, c ohne Eiweißeinschlüssen (nach VAN GEHUCHTEN).

obachtet. „Le cellule (bei *Anomia* und *Anoxia*) possono essere claviformi coll' estremo libero molto rigonfiato e ripieno del succo digestivo, che si colora alquanto intensamente . . .“ „Queste estremità rigonfie poi si staccano man mano dal corpo cellulare, finchè non vi restano aderenti che per uno strettissimo peduncolo, il quale finalmente si scioglie e la vescicola ripiena di succo si versa nella cavità intestinale per agire sulle materie alimentari.“ In der Folge gehen schließlich die ganzen Zellen zugrunde.

Aehnliche Vorgänge hat später auch VOINOV (231) am Mitteldarmepithel der Larven von *Libellula* und *Aeschnu* beschrieben. Infolge des Vorhandenseins von stark lichtbrechenden gelben Tropfen in den Zellen erscheint dieser etwa nur ein Viertel des ganzen Darmes ausmachende Abschnitt meist lebhaft goldgelb gefärbt. Doch kann er bei lebhafter Verdauung auch farblos werden, indem die Tropfen an Zahl abnehmen und sich entfärben. Das Aussehen der betreffenden Zellen gestaltet sich je nach dem physiologischen Zustand derselben sehr wechselnd. Ein sehr gleich-

förmiges Aussehen bieten sie nach energischer Verdauung im Zustande der Ruhe (Fig. 232 a). Die einzelnen zylindrischen Elemente enthalten in ihrem Plasma kleine gelbe Tröpfchen bezw. die Räume, in welchen jene ursprünglich lagen. An der basalen Seite der Zellen bemerkt man von Stelle zu Stelle Anhäufungen kleiner (Ersatz-)Zellen. Bei beginnender Sekretion verlängern sich die Zellen sehr beträchtlich, indem zugleich ihre innere Partie auf Kosten der äußeren anschwillt, während die im Ruhestadium ebene Begrenzungsfläche sich faltet. Der eigentliche Sekretionsakt ist auch hier wieder charakterisiert durch die Entstehung von blasenartigen hellen Ausstülpungen, die sich schließlich abschnüren und entweder völlig homogen und farblos sind oder gelbe Tröpfchen einschließen. Endlich finden sich auch noch





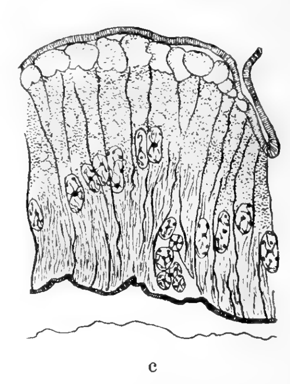


Fig. 232. *Aeschna* (Nymphe). a Querschnitt durch den Mitteldarm, 2 Zellen enthalten gelbe (schwarze) Tröpfchen (Ruhezustand). b Beginn der Sekretionstätigkeit. c Weiter vorgeschrittenes Stadium (Bildung von Sekretbläschen). d Noch späteres Stadium [Bildung von Fett (schwarz) in den Zellen] (nach VOINOV).

kugelige Gebilde, welche neben Vakuolen und gelben Tröpfchen einen Kern umschließen und dadurch ihre Zellennatur sofort verraten. Bei lebhafter Absonderung findet man oft mehrere übereinander geschichtete Lagen kernloser Sekretblasen zwischen der abgehobenen Cuticula und den oberen Enden der noch erhaltenen Zellkörper (Fig. 232 d).

Es liegen andere Beobachtungen vor, welche für eine direkte Beteiligung des Kernes bei dem Sekretionsakt zu sprechen scheinen. So gibt HOLTZ (98) an, daß der Kern der großen, kubischen Mitteldarmzellen der Larve einer Hemiptere (*Nematus*) sich im Beginn der Absonderungstätigkeit in die Länge streckt und nach dem freien Ende der Zellen hinwandert, welches sich nun kegelförmig nach dem Darmlumen hin vorwölbt, dabei den Bürstenbesatz vor sich herschiebend. Am inneren (dem Lumen zugewendeten) Kernpol häufen sich dann zahlreiche kleine Granula an, die nach dem Platzen der Kernmembran ausgestoßen werden und nun, von Protoplasma umgeben, in der Spitze des Kegels liegen. Hier entsteht schließlich eine Oeffnung, durch welche die Sekretblase hervortritt. Dieselbe besteht aus einer großen Anzahl von Granulis, die in einer Flüssigkeit schwimmen. Die Blase wird jedoch nicht sofort frei. Sie hängt zunächst noch mit dem Zellkörper durch einen Plasmastiel zusammen, der oft von einem Gang durchbohrt wird, durch welchen die Sekretblase mit der Oeffnung in der Kernmembran in Verbindung steht, und man sieht dann Granula aus dem Kern in die Blase hineinwandern. Schließlich platzen die Sekretblasen, und die Granula treten aus und mischen sich dem Darminhalt bei,

in dem sie sich auflösen. Die Zelle geht bei diesen Vorgängen nicht zugrunde, sondern nimmt unter Rückwanderung des Kernes nach dem Innern sehr bald ihre frühere Beschaffenheit an. Bei weniger intensiver Sekretion kommt es oft schon zur Ausstoßung der Granula aus dem Kern, ehe dieser die Zelloberfläche erreicht hat. Dann wandern die frei gewordenen Körnchen für sich nach vorn und bedingen die Entstehung mehrerer kleinerer kegelförmiger Erhebungen an der Zelloberfläche. Nach Léger und Duboscq (135) soll bei Orthopteren (*Gryllus*) die Sekretbildung innerhalb der Mitteldarmzellen in der Weise erfolgen, daß sich oberhalb oder unter-

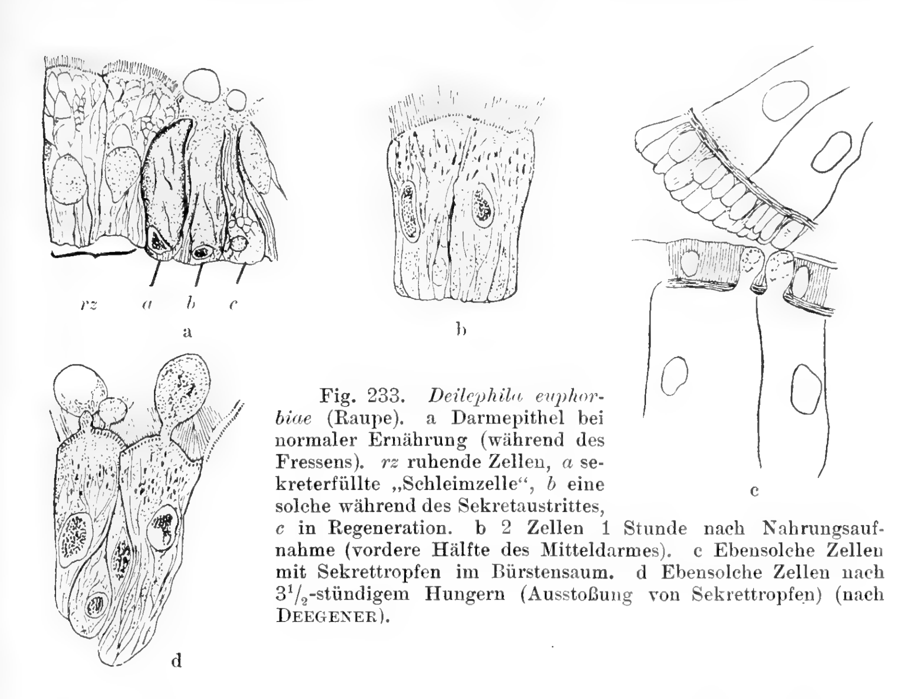


Fig. 233. *Deilephila euphorbiae* (Raupe). a Darmepithel bei normaler Ernährung (während des Fressens). *rz* ruhende Zellen, *a* sekreterfüllte „Schleimzelle“, *b* eine solche während des Sekretaustrittes, *c* in Regeneration. b 2 Zellen 1 Stunde nach Nahrungsaufnahme (vordere Hälfte des Mitteldarmes). c Ebensolche Zellen mit Sekrettropfen im Bürstensaum. d Ebensolche Zellen nach $3^1/_2$-stündigem Hungern (Ausstoßung von Sekrettropfen) (nach Deegener).

halb des Kernes rundliche oder eiförmige Körper im Plasma bilden, welche zum Teil chromatische Substanz (Chromatin) einschließen oder davon umgeben sind. Das Freiwerden derselben ist hier an eine Abstoßung der Zellen geknüpft, indem einzelne reife Elemente aus dem Verbande austreten und als kugelige Blasen mit ihrem Inhalt ins Lumen des Darmes gelangen, wo sie schließlich zerfallen. Auch soll es vorkommen, daß nur ein Teil der Zellen mit den Sekretkugeln sich abschnürt.

In allerjüngster Zeit hat Deegener (48) die mikroskopischen Vorgänge bei der Sekretbildung im Darme von *Deilephila euphorbiae* untersucht. Er geht von dem Zustande des Epithels aus, in welchem es sich während der Nahrungsaufnahme der Raupe befindet. Man unterscheidet dann leicht zwei verschiedene Zellformen, die Deegener auch als verschiedene Zellarten auffaßt: zylindrische, mit einem kontinuierlichen Stäbchensaum (Fig. 233a *rz*), unter welchem sich eine schmale Zone kleiner Körnchen findet und deren Inneres von netzigen Plasmasträngen durchzogen erscheint (Frenzels „Zylinderzellen“), und andere offenbar im Zustande der Sekretion befindliche Zellen, die Frenzel seinerzeit als „Schleimzellen“ im Raupendarm beschrieben hat (Fig. 233a). In der Regel füllt das Sekret als ein die Form der Zelle wiederholender Tropfen feinkörniger Masse das Innere dieser letzteren fast vollkommen aus. Wie bei den ersterwähnten

Zellen findet sich auch hier zunächst ein deutlicher Stäbchensaum. Wenn aber mit dem Vordringen der Sekretvakuole nach der Oberfläche, wobei der Kern basalwärts verdrängt wird, die Wand platzt und das Sekret austritt, verschwindet der Stäbchensaum anscheinend, „indem er jenes wie ein Schwamm zwischen seinen Stäbchen festhält". Nach dem Austritt des Vakuoleninhaltes schließt sich die Zelloberfläche wieder, und die Vakuole verkleinert sich von der Basis her, wobei der Kern wieder mehr in die Mitte der Zelle rückt.

Untersucht man Därme von Raupen, die einige Zeit gehungert haben, so findet man in der vorderen Darmhälfte auch die vorher ruhenden „Zylinderzellen" in tätigem Zustande, dessen Beginn sich durch Zunahme der Körnchen im Plasmakörper der Zellen sowie durch das Auftreten kleiner Vakuolen im Stäbchensaum verrät (Fig. 233 b, c). Diese letzteren vergrößern sich in der Folge sehr bedeutend und werden schließlich als kugelige Tropfen (Sekretkugeln) in das Darmlumen abgeschnürt, wobei sie die Stäbchen zur Seite drängen (Fig. 233 d). Oft gewinnt man den Eindruck, als ob sich die ganze vorgewölbte distale Zellpartie ablöste, doch bestreitet dies Deegener durchaus und legt Nachdruck darauf, daß er in keinem Falle eine Abstoßung einzelner Zellen oder größerer Zellkomplexe gesehen habe. Im flüssigen Inhalt der von einer deutlichen Membran umhüllten Sekretkugeln bemerkt man Körnchen, welche sich von den im Zellplasma liegenden Granulis nicht wesentlich unterscheiden und anscheinend aus diesem in jene übertreten.

Nachdem die Raupen 48 Stunden gehungert haben, sind die „Zylinderzellen" im **vorderen** Darmabschnitt sämtlich in außerordentlich lebhafter Tätigkeit, und man findet abgestoßene Sekretkugeln in Menge. Je weiter nach dem Kropfe zu, um so lebhafter ist die Sekretion dieser Zellen, und um so mehr überwiegen sie die Zahl der „Schleimzellen".

Nach dem Enddarm hin ändert sich bei der hungernden Raupe das Aussehen des Epithels in umgekehrtem Sinne. Die „Zylinderzellen" („Sphärocyten" Deegeners) haben zwar auch hier noch numerisch das Uebergewicht, sind aber in viel weniger lebhafter Tätigkeit, wie auch aus der geringen Zahl von Sekretkugeln zu schließen ist. Die „Schleimzellen" („Calycocyten" Deegeners) dagegen befinden sich überwiegend im Zustande lebhafter Sekretentleerung.

Aus diesem Zustande des Darmepithels nach 48-stündigem Hungern ergibt sich, daß die Sekretion nicht durch die Aufnahme neuer Nahrung, sondern durch den Hunger angeregt wird; Hunger im Sinne von Nahrungsmangel im Darm. Offenbar folgt die Phase des Sekretaustrittes der Calycocyten der Sekretkugelbildung der Sphärocyten zeitlich nach, und jene gehen in den Ruhezustand über, wenn diese in lebhaftester Tätigkeit sind. Auch beim Mehlwurm war es mir immer aufgefallen, daß der Darm hungernder Individuen stets mit wirksamem Sekret angefüllt ist. Sehr charakteristisch gestaltet sich auch das Verhalten des Darmepithels einer *Deilephila*-Raupe, welche nach längerem Hunger Nahrung wieder aufgenommen hatte und dann sofort fixiert wurde. Würde die Absonderung unmittelbar durch die eingeführte Nahrung bedingt, so wäre im gegebenen Falle zu erwarten gewesen, daß die Zellen der vorderen Mitteldarmhälfte sich in lebhafter Sekretion befinden. Die Untersuchung lehrt aber, daß die Sekretion hier gerade umgekehrt völlig ruht, während der Zustand der hinteren Darmhälfte noch die unlängst beendete Bildung von Sekretkugeln verrät und die „Calycocyten" sich noch in der Phase der Sekretentleerung befinden. Es geht demnach diese letztere der Nahrungsaufnahme voraus, und die neue Nahrung findet bei ihrem Eintritt in den Mitteldarm das zu ihrer Verdauung bestimmte Sekret schon fertig vor. Deegener be-

obachtete, daß auch bei Raupen, welche vor der Verpuppung stehen und keine Nahrung mehr aufnehmen, noch eine starke Sekretentleerung stattfindet.

Wenn im Sinne von DEEGENER beiderlei im Mitteldarm der Wolfsmilchraupe nachweisbare Zellarten als Drüsenzellen fungieren und vielleicht verschieden wirkende Sekrete liefern, so erhebt sich die Frage, ob sie zugleich auch der Resorption der Verdauungsprodukte dienen. Geformte Inhaltskörper (Eiweißkristalle, Glykogen, Fett etc.), welche darauf schließen ließen, scheinen sie nicht zu enthalten, doch wäre bei erneuter Untersuchung wohl noch darauf zu achten. DEEGENER hält es für unwahrscheinlich, daß Sekretion und Resorption gleichzeitig von einer und derselben Zelle geleistet werden kann, doch finden sich ganz abgesehen von den Einzelligen bei niederen wirbellosen Tieren zahlreiche Beispiele, welche dies unabweisbar erscheinen lassen. Von seinem Standpunkt aus glaubt DEEGENER, daß nur die „Sphärocyten“ und auch diese „nur nach der Sekretentleerung und vor oder während der Neubildung des Sekretes“ möglicherweise Resorption vermitteln.

Man vermißt bei der ganzen, an sich sehr verdienstlichen Arbeit DEEGENERS wieder sehr die Untersuchung im frischen Zustande, wie sie denn überhaupt einen vorwiegend morphologischen Charakter trägt. Bei anderen Raupen (Vanessen) — und man wird nicht annehmen wollen, daß *Deilephila* sich prinzipiell verschieden verhält — ist Resorption von Nahrungsbestandteilen seitens der Epithelzellen des Mitteldarmes längst nachgewiesen. Gräfin v. LINDEN (147) hat beobachtet, daß bei der Raupe von *Vanessa urticae* das ganze Mitteldarmepithel und ebenso das des Enddarmes „von grünen Farbstofftröpfchen dicht erfüllt ist“. Ab und zu finden sich in den Zellen außer den grünen Tröpfchen noch Körnchen oder Kristalle eines grünlichgelben, gelben oder rotgelben Pigmentes, welches nachweislich aus jenen hervorgeht. Da die grüne Substanz nach Ausweis des spektralen Verhaltens aus dem Chlorophyll der Nahrung herstammt, so kann füglich an dem Resorptionsvermögen jener Zellen ebensowenig gezweifelt werden, wie an deren sekretorischer Tätigkeit.

Wenn durch alle diese Befunde das schließliche Zugrundegehen und Abgestoßenwerden einzelner Mitteldarmzellen wenigstens in manchen Fällen als erwiesen gelten darf, so sind auf der anderen Seite auch Tatsachen bekannt, welche eine sehr ausgedehnte Zerstörung und Wiedererneuerung des Mitteldarmepithels der Insekten im Laufe des Lebens beweisen. Schon 1892/93 veröffentlichte BIZZOZERO (15) sehr bemerkenswerte Beobachtungen über periodische Abstoßung und Neubildung des Epithels im Mitteldarm von *Hydrophilus piceus*, Vorgänge, welche, wie RENGEL (204) später zeigte, nicht nur bei dem genannten Käfer und seinen nächsten Verwandten (*Hydrobius fuscipes* und *Hydrous caraboides*), sondern auch bei einigen Lamellicorniern vorkommen und wahrscheinlich noch allgemeiner verbreitet sind. Vor der Abstoßung des alten Epithels sind (besonders bei *Hydrophilus*) die Darmdivertikel sehr lang (Fig. 234) und lassen in ihrem Innern morphologisch drei Zellengruppen erkennen. An dem distalen Pole liegt ein Regenerationsherd, ein Komplex von Zellen embryonalen Charakters, meist ohne deutliche Zellgrenzen (*a*), in welchen häufig Teilungsfiguren gefunden werden; neben diesen findet sich eine Zone langgestreckter Zellen (*b*) in radialer Anordnung und endlich die das eigentliche Lumen des Divertikels auskleidenden Zellen, welche schon völlig den Darmepithelzellen gleichen und ja auch bestimmt sind, diese zu ersetzen. „Die verhältnismäßig enge Mündung jedes Divertikels wird durch Annäherung und Aneinanderlagerung der gegenüberliegenden Epithelzellen geschlossen, so daß nunmehr das Lumen des eigentlichen Darmrohres durch einen lückenlosen Zylinder palissadenförmiger Epithelzellen begrenzt wird. Die Lumina der zahlreichen Divertikel sind aber vom Darmlumen abgesperrt. Nun sondern alle diejenigen Epithelzellen, welche den Darmhohlraum auskleiden, d. h. nicht auch die Epithelzellen in den Blindsäckchen, aus ihrem zur Darm-

achse distalen Ende eine derbe Chitinmembran ab. Diese liegt also zwischen der Zellbasis und der Membrana propria. Auch die Epithel-

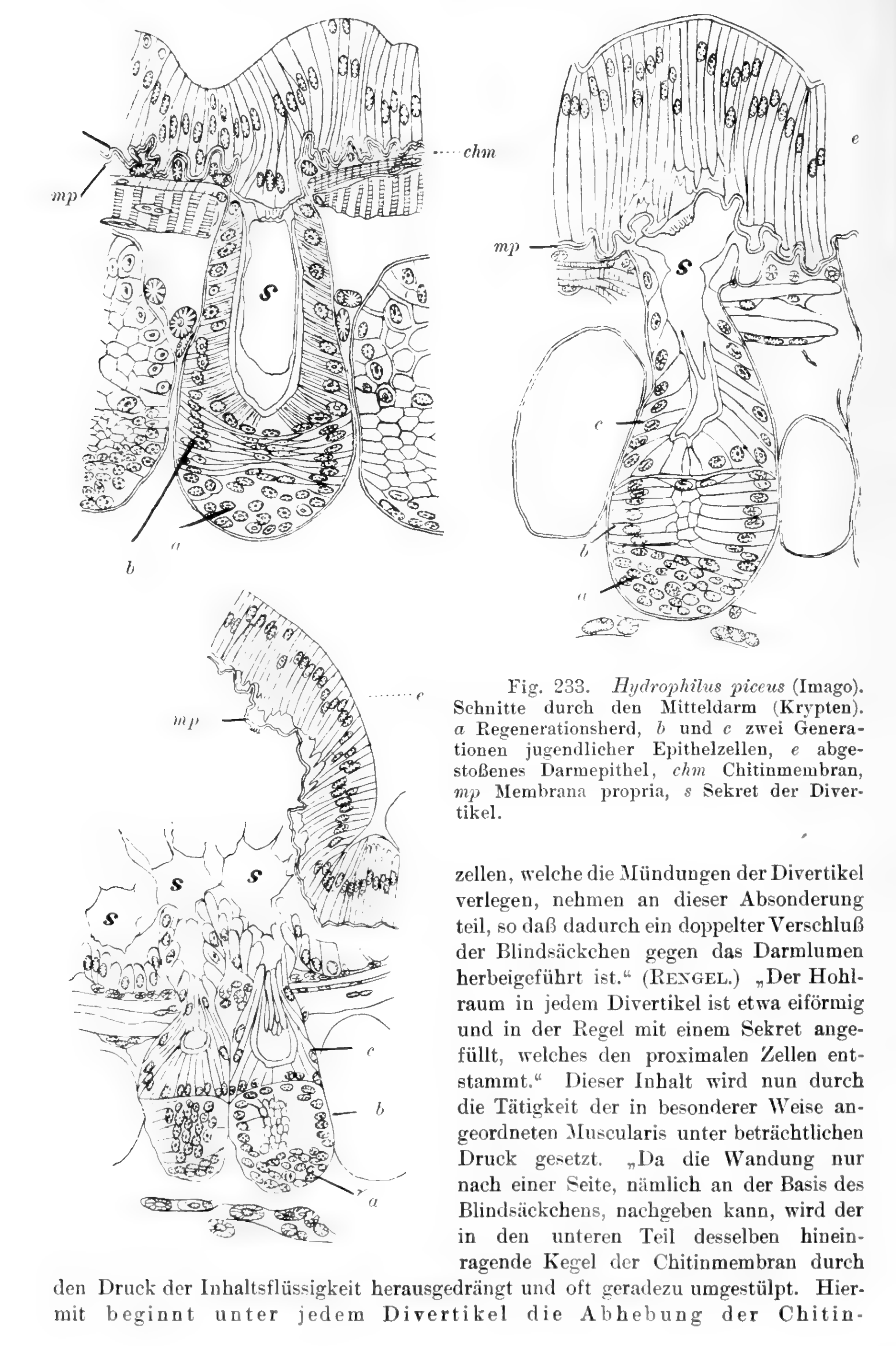


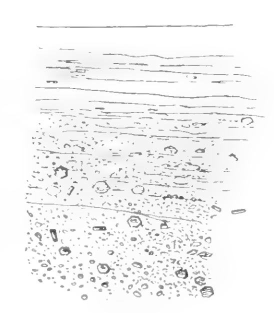
Fig. 233. *Hydrophilus piceus* (Imago). Schnitte durch den Mitteldarm (Krypten). *a* Regenerationsherd, *b* und *c* zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen, *e* abgestoßenes Darmepithel, *chm* Chitinmembran, *mp* Membrana propria, *s* Sekret der Divertikel.

zellen, welche die Mündungen der Divertikel verlegen, nehmen an dieser Absonderung teil, so daß dadurch ein doppelter Verschluß der Blindsäckchen gegen das Darmlumen herbeigeführt ist.“ (Rengel.) „Der Hohlraum in jedem Divertikel ist etwa eiförmig und in der Regel mit einem Sekret angefüllt, welches den proximalen Zellen entstammt.“ Dieser Inhalt wird nun durch die Tätigkeit der in besonderer Weise angeordneten Muscularis unter beträchtlichen Druck gesetzt. „Da die Wandung nur nach einer Seite, nämlich an der Basis des Blindsäckchens, nachgeben kann, wird der in den unteren Teil desselben hineinragende Kegel der Chitinmembran durch den Druck der Inhaltsflüssigkeit herausgedrängt und oft geradezu umgestülpt. Hiermit beginnt unter jedem Divertikel die Abhebung der Chitin-

membran von der Membrana propria. Durch die nachdrängende Flüssigkeit werden die anfangs im allgemeinen kreisförmigen Areale der Loslösung immer größer, bis schließlich der letzte Kontakt der Membranen schwindet und beide durch eine Sekretschicht getrennt sind. Damit ist die Abstoßung der Chitinmembran und des alten Mitteldarmepithels beendet." (RENGEL.) In den ersten Stadien sieht man dann die losgelöste alte Epithelschicht der neuen lose aufliegen. Diese, welche aus den Divertikeln stammt, wird durch eine eigenartige Umstülpung der letzteren in das Darmlumen befördert und breitet sich hier als einschichtiges, anfangs noch niedriges Epithel aus. „Das genannte Sekret (der Divertikel) ist nicht identisch mit dem Verdauungssekret. Es wird, nachdem es bei der Epithelabhebung in das Darmlumen gelangt ist, nicht mehr verändert, sondern bildet fernerhin eine dicke, der abgeschiedenen Chitinmembran aufliegende Schicht, die auch noch nach der Ausstoßung der Chitinmembran durch den After nachweisbar ist." (RENGEL.)

RENGEL äußert sich nicht über die physiologische Bedeutung dieser merkwürdigen Vorgänge, doch kann die Tatsache, daß sich bei den genannten Käfern in kurzen Zwischenräumen von etwa 36 Stunden die ganze Epithelschicht des Mitteldarmes erneuert, wohl kaum einen anderen Sinn haben als den, die notwendigen Verdauungsenzyme frei und verfügbar zu machen. Ich (13) habe seinerzeit ähnliche Erscheinungen auch am Mehlwurmdarm beobachtet, und liegen hier die Verhältnisse noch wesentlich einfacher.

Bei Eröffnung des Darmes fällt auf, daß immer, auch bei lange hungernden Tieren, der gelbbraune, sulzige, klare Inhalt, der nach hinten zu konsistenter wird, als zusammenhängende wurstförmige Masse hervorquillt, die sozusagen einen Abguß des Darmlumens darstellt und sich im Wasser allmählich entfärbt. Die minder konsistenten obersten Inhaltspartien lösen sich vollkommen auf, während der weitaus größere Teil als farbloser, durchsichtiger Zylinder zurückbleibt. Nach hinten gegen den dünnen Enddarm hin spitzt sich derselbe mehr und mehr zu und gewinnt hier ein etwas trüberes, weißliches Aussehen. Bei mikroskopischer Untersuchung erweist sich die ganze Masse sehr eigenartig zusammengesetzt: Man kann von einer Hülle bezw einem Stroma sprechen und einem den Hohlraum erfüllenden Inhalt. Die erstere zeigt ausnahmslos einen mehr oder weniger deutlich geschichteten Bau, so daß man im optischen Längsschnitt oft geradezu an das Bild erinnert wird, welches die lamellös geschichtete Hülle der PACINIschen Körperchen darbietet (Fig. 234). Ohne zu wissen, um was es sich handelt, würde man ohne Zweifel zunächst an Bindegewebe denken müssen. Dieser Eindruck wird noch verstärkt, wenn, wie gar nicht selten, zwischen den Lamellen größere tafelförmige Kristalloïde eingeschlossen liegen, welche, im Profil gesehen, oft täuschend Bindegewebskörperchen gleichen. Gerade dieser Befund ist aber für die Entstehung und Herkunft dieser Hüllmasse von größter Bedeutung, da er unwiderleglich beweist, daß wir es hier mit einem eigentümlichen Produkt des Epithels zu tun haben, bei dessen Entstehung offenbar zahlreiche Zellen zugrunde gehen, aus deren Kernen resp. Proteinkörnern die ganz charakteristischen Kristalloïde allein herstammen können. Nach vorn, wo die Inhaltsmassen immer flüssiger werden, wird auch die geschichtete Hülle immer weicher und lockerer, die einzelnen Lamellen stehen weiter voneinander ab und flottieren schließlich ganz frei in der schleimigen Masse. Nach hinten hin legen sie sich dagegen immer enger zusammen und bilden schließlich eine ziemlich derbe, widerstandsfähige Haut.


Fig. 234.

Wenn schon der bereits erwähnte Befund von Kristalloïden innerhalb der geschichteten Hülle des Mitteldarminhaltes auf eine reichliche Abstoßung von Epithel hinweist, so gibt doch erst der Umstand, daß die ganze wurstförmige Masse oft dicht durchsetzt erscheint von völlig freien Kristalloïden, eine klare Vorstellung von dem Umfange, in welchem dieser Prozeß tatsächlich stattfindet. Mehr nach vorn erweisen sich die Kristalle noch völlig unversehrt, während sie dagegen, je weiter nach hinten, um so mehr angegriffen (verdaut) erscheinen. Dabei werden die einzelnen, von der Fläche gesehen, hexagonalen Tafeln immer dünner, und zwar viel rascher im Innern als am Rande, so daß schließlich in der Mitte jedes Täfelchens ein zirkelrundes Loch entsteht, das sich nun immer mehr ausdehnt und endlich nur einen schmalen Substanzring übrig läßt. Im hintersten Teil der Inhaltsmasse sind auch diese Ringe nicht mehr zu finden, die Kristalle sind vollkommen aufgelöst. Auf einen lebhaften Zellverbrauch deutet, wie schon Frenzel mit Recht hervorhebt, auch das fortwährende Nachrücken zahlreicher junger Zellen hin, welche durch beständige Neubildung aus den Epithelmutterzellen hervorgehen, deren Kerne vielfach in Teilung begriffen gefunden werden.

Leider ist mir seinerzeit nicht gelungen, die Entstehung der geschichteten Chitinhülle des Darminhaltes völlig aufzuklären, doch wäre es wohl denkbar, daß auch hier an der Basis der Epithelzellen eine Chitinmembran abgeschieden wird, welche sich periodisch mit den aufsitzenden Zellen ablöst und dann nach Zerfall der letzteren je eine Schichte jener Hülle bildet. Ich konnte in der Tat einigemal am Rande frisch untersuchter Präparate von in Verdauung begriffenen Individuen über der eigentlichen Epithelschicht eine dicke Lage noch im Zusammenhang befindlicher Zellen erkennen, die wohl nur als Ganzes abgestoßen sein konnte.

Eine membranartige Umhüllung der Inhaltsmasse des Mitteldarmes wurde bereits mehrfach bei verschiedenen Arthropoden beobachtet. Schon Ramdohr beschrieb eine solche bei *Hemerobius perla.* Später hat diese Membran eine sehr verschiedenartige Deutung erfahren. Pagenstecher (184) betrachtete sie als das Absonderungsprodukt der Speicheldrüsen, während Metschnikoff (164) sie in Zusammenhang mit dem Oesophagus stehen läßt und ihre chitinige Natur betont. Auch A. Schneider (209), welcher für die in Rede stehende Hülle den Namen „Trichter" vorschlägt, hält sie für eine direkte Fortsetzung der Cuticula des Oesophagus und glaubt ihre Bedeutung darin erblicken zu sollen, daß sie das Mitteldarmepithel vor der direkten Berührung mit den Nahrungsbestandteilen schützt. Der Wahrheit am nächsten ist wohl Plateau gekommen, welcher die von Balbiani (4) als „membrane péritrophique" bezeichnete Membran auch bei Myriopoden fand und sie hier als besonderes Sekret des Mitteldarmepithels auffaßt, während Van Gehuchten (80) für ihre Entstehung bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* besondere Zellen des Proventriculus verantwortlich macht. Auch bei den Mücken (*Culex, Anopheles*) darf es nach Schaudinn (207) als sicher gelten, daß die Nahrung nicht direkt die Epithelzellen des Mitteldarmes berührt, sondern, wie bei anderen Insekten, „durch eine gallertige Chitinschicht davon getrennt ist". Auch er betrachtet es „als eine Funktion des Vormagens, diese Schicht zu liefern". Prowazek (196) gibt an, daß auch bei Musciden (*Musca, Sarcophaga*) die Nahrung von den Darmzellen durch eine chitinige, flüssige, röhrenartige Membran oder Schichte getrennt wird, die am Proventriculus beginnt. Sie wird stets mit den Faecesmassen teilweise ausgestoßen und wieder kontinuierlich neu gebildet. Endlich hat Voinov (231) die für manche Fälle gewiß nicht unwahrscheinliche Ansicht geäußert, daß die „membrane péritrophique" nichts anderes darstellt als die durch das Sekret abgehobene Cuticula der Epithelzellen des Mitteldarmes. Es ist klar, daß unter der Voraussetzung einer wiederholten Neubildung der Cuticularschicht sich der geschichtete Charakter jener Hülle auch ohne die Annahme einer völligen Abstoßung des Epithels erklären ließe. Doch sind weitere Untersuchungen durchaus erforderlich.

II. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

A. Allgemeines.

Es kann selbstverständlich gar nicht daran gedacht werden, hier die ganze ungeheure Mannigfaltigkeit der Ernährungsweise der Insekten zu besprechen, denn es gibt fast keine organische Substanz, welche vor ihnen sicher wäre, sondern es können nur einige ganz allgemeine Andeutungen gegeben werden, zumal sich noch wiederholt Gelegenheit finden wird, gewisse Einzelheiten des Nahrungserwerbes in speziellen Fällen des näheren zu erörtern.

Wir begegnen unter den Insekten typischen Omnivoren, aber auf der anderen Seite auch ebenso typischen „Spezialisten". Zu diesen letzteren zählen insbesondere viele Schmetterlingsraupen sowie holzfressende Käfer (Borkenkäfer). Trotz der ganz ausgeprägten Anpassung an Pflanzennahrung und oft an eine ganz bestimmte Pflanzenspecies sind aber auch von Raupen Fälle bekannt, wo wenigstens gelegentlich tierische Nahrung aufgenommen wird. So hat man die Raupe einer Eule (*Noctua derassa*) sowie von *Cosmia* und *Scuta maritima* andere Raupen, ja sogar die der eigenen Gattung anfallen und verzehren sehen. Die in physiologischer Beziehung sehr merkwürdige Spezialisierung der Mottenraupen für Keratinsubstanzen ist bekannt. Viele Raupen, die unter normalen Verhältnissen rein monophag sind, nehmen gezwungen auch andere Pflanzen an (*Bombyx mori*), entwickeln sich dann aber meist nicht so gut. Balbiani hat Larven des Katzenflohes mit Frosch- und Fischblut zu ernähren versucht, sie gelangten aber bei dieser Nahrung nicht zur Verpuppung und bedürfen unter allen Umständen zu ihrer vollkommenen Entwicklung des Blutes von Warmblütern. Gerade solche parasitische Formen bieten sowohl bei Phytophagen (*Phylloxera* nur auf Weinreben, Blutlaus, *Schizoneura lanigera*, nur auf Apfelbäumen, ebenso viele andere Blatt- und Schildläuse), wie bei den Zoophagen (Ichneumoniden-Larven, *Oestrus*-Larven, Flöhe, Läuse) typische Beispiele von Monophagie. Bisweilen findet man unter nahen Verwandten die größten Verschiedenheiten in der Nahrungswahl. So leben manche Ameisen fast ausschließlich von Blattlausexkrementen, andere sind reine Vegetarianer und wieder andere ebenso entschiedene Fleischfresser. In beiden Gruppen gibt es wieder Spezialisten, die eine Vorliebe für ganz besondere Speise besitzen. So nähren sich gewisse Ameisen von bestimmten Pflanzensamen oder Pilzen, andere haben es wieder auf bestimmte Tierarten abgesehen, so z. B. *Leptgenys elongata* auf einige Crustaceen (*Armadillium* und *Oniscus*), andere Arten derselben Gattung auf Termiten usw.

Am meisten spezialisiert scheinen unter den Ameisen die *Atta*-Arten zu sein, von deren Pilzzüchtung später die Rede sein wird. In den meisten Fällen zeigt sich aber eine große Plastizität, indem Vegetarianer gelegentlich zur Fleischkost übergeben, wenn es sein muß, und umgekehrt Carnivoren zur Pflanzenkost. So hat Wheeler gezeigt, daß *Pogonomyrmex imberbiculus*, eine körnersammelnde Ameise, auch Fliegen frißt und sogar ihre Larven damit füttert, und Wasmann hat beobachtet, daß der Blattlauszüchter *Lasius fuliginosus* zuweilen auch auf den Raub von Ameisenpuppen und Larven ausgeht. (Escherich, 67.)

Die Termiten sind, wie ihre Vorfahren, die Blattiden, in der Hauptsache Vegetarianer. Als solche sind sie wenig wählerisch und fressen so ziemlich alles — mag es sich um lebendes oder totes, grünes oder verholztes, weiches oder hartes, unverarbeitetes oder verarbeitetes Material handeln. Aber auch tierische Stoffe nehmen sie an, wenn auch wohl erst in zweiter Linie. So sind Ledergegenstände, Wollstoffe usw. beliebte Nahrungsquellen. Außerdem ist durch Grassi u. a. mehrfach beobachtet, daß die Termiten die abgestreiften Häute sowie ihre toten oder kränklichen Genossen gern verzehren. Auch tierischer Kot sowie größere Tierleichen werden nicht selten als Nahrung angenommen. (Escherich, l. c.)

Auch unter den Käfern finden wir nicht selten eine große Anpassungsfähigkeit an verschiedene Nahrung. Mannigfache Käferarten, die gewohnt sind, kleine, lebende Beute zu erjagen oder frische Pflanzenteile zu verzehren oder mit verwesenden tierischen oder pflanzlichen Stoffen sich zu beköstigen, trifft man ausnahmsweise auch einmal auf Blumen, um hier Nektar aufzulecken. Herm. Müller (176) berichtet dies von den normalerweise carnivoren *Tachyporus*-Arten sowie von *Micraspis 12-punctata*. „Von den Weichflüglern sehen wir die *Telephorus*-Arten, die ihrer ursprünglichen fleischfressenden Lebensweise zum Teil noch treu geblieben sind, nicht nur den völlig offenen Honig der Schirmpflanzen und des Hornstrauches (*Cornus sanguinea*) lecken und auf Blütenkörbchen der Compositen in vergeblichem Abmühen nach Honig den Kopf tief zwischen die Blüten senken, sondern auch Blütenstaub und die Antheren selbst verzehren" (Herm. Müller, l. c.). Schon früher war davon die Rede, daß auch *Hydrophilus*, der für gewöhnlich vegetarisch lebt, Fleischkost unter Umständen nicht verschmäht. Sowohl in bezug auf Quantität wie auf Qualität der Nahrung bestehen oft außerordentlich große Differenzen zwischen den entwickelten Insekten und deren Larven, ja es gibt Fälle, wo die Nahrungsaufnahme überhaupt nur auf die Zeit des Larvenlebens als die des eigentlichen Wachstums beschränkt ist. Bei den Schmetterlingen gehören die Raupen wohl zu den gefräßigsten Tieren und vertilgen Unmassen von Nährmaterial, während der entwickelte Falter sich während seiner kurzen Lebenszeit mit Blütennektar begnügt.

Höchst bemerkenswert ist bei manchen Insekten die Fähigkeit, mit den trockensten Substanzen auszukommen. So erzählt Pagenstecher (Allgem. Zoologie), daß die Larven eines den Buprestiden angehörigen Käfers (*Chalcophora?*) aus den etwa 20 Jahre alten Dielen des Zoologischen Museums lebend hervorkamen. *Ptinus*-Arten bewohnen den ältesten Hausrat am liebsten. Die Larven von *Anthrenus muscorum* zehren in dürren Insektensammlungen, die *Trox* und *Dermestes* an trockenen, sehnigen Anhängen alter Knochen und Felle, die Kleider- und Pelzmotte an trockener Wolle, Pferdehaaren, Pelzen etc. Im allgemeinen sehen wir, daß bei Pflanzen sowohl wie bei Tieren der normale Ablauf der Lebensvorgänge an einen gewissen Wassergehalt der Gewebe gebunden ist und daß eine Austrockung, die gewisse, eng gezogene Grenzen überschreitet, den Tod herbeiführt. Allerdings gibt es eine Anzahl von Lebensformen (Samen, Rotatorien, Infusoriencysten, Tardigraden und gewisse Nematoden), welche eine weitgehende und langanhaltende Wasserentziehung ohne Schaden ertragen, indem ihre Lebensvorgänge anscheinend latent werden, um bei Wasserzufuhr

aufs neue zu erwachen. Um so bemerkenswerter erscheint das Vermögen gewisser Insekten, lange Zeit in einem relativ trockenen Medium zu leben, und es drängt sich hier die Frage auf, „ob nicht die Existenzfähigkeit jener Lebewesen unter anscheinend so abnormen Bedingungen vielleicht darauf beruht, daß denselben die Fähigkeit innewohnt, das für den normalen Ablauf der Lebensfunktionen selbstverständlich unentbehrliche Wasser aus der aufgenommenen trockenen Nahrung in ihrem Stoffwechsel selbst zu produzieren. Wissen wir doch, daß hungernde Tiere ihren Wasserbedarf großenteils durch die Verbrennung ihres eigenen Fettes decken. Falls also etwa ein Mehlwurm in wasserfreiem Mehl wirklich zu gedeihen vermag, so könnte dies in dem Umstande begründet sein, daß er das Wasser nicht wie andere Tiere als solches aufnimmt, sondern mit jenem Wasser sein Auskommen findet, welches bei der Oxydation seiner Nahrung im Stoffwechsel entsteht.“ (B. Berger, 11.) B. Berger hat unter Exners Leitung Versuche in dieser Richtung an *Tenebrio*-Larven angestellt, die aber keinerlei Anhaltspunkte für die Annahme boten, daß dieselben das Vermögen besitzen, durch Produktion von Wasser auf dem Wege der Verbrennung aufgenommener Nahrung ihren Flüssigkeitsbedarf zu decken. Wachstumsvorgänge sind bei ihnen wie bei anderen Tieren an **direkte** Wasseraufnahme gebunden. Immerhin erscheint es bemerkenswert, daß die *Tenebrio*-Larven offenbar infolge Anpassung an ihre natürlichen Existenzbedingungen wochenlang einen Aufenthalt in einem absolut trockenen Medium überdauern und dabei trotz des großen absoluten Wasserverlustes den relativen Feuchtigkeitsgehalt ihres Körpers annähernd konstant zu erhalten vermögen, indem dissimilatorische Gewebseinschmelzung und Wasserabgabe einander parallel gehen. (Berger.)

Es darf nicht unbemerkt bleiben, daß Sieber und Metalnikow (213) bei einer Untersuchung des Stoffwechsels und der Verdauung der wachsfressenden Raupe von *Galleria mellonella* (Bienenmotte) ebenfalls dem Gedanken Ausdruck gaben, daß die Bedeutung der für das Gedeihen derselben unerläßlichen Wachsaufnahme mit darin zu suchen wäre, daß das zur Ernährung notwendige Wasser von den Tieren aus dem Wachs gewonnen wird. Es enthält dasselbe verschiedene Alkohole, die sich bei Oxydation in Säuren umwandeln, wobei Wasser abgespalten werden kann.

Es darf wohl als einer der bestbegründeten Sätze der Ernährungsphysiologie gelten, daß Tiere (abgesehen von den mit grünen Pflanzen in Symbiose lebenden) ihren Kohlenstoff nur aus organischen Verbindungen aufzunehmen vermögen und gänzlich unfähig sind, einfache anorganische Verbindungen, wie insbesondere Kohlensäure, zu assimilieren. Es liegen nun aber aus neuerer Zeit Arbeiten vor, welche dem widersprechen und die Möglichkeit einer Assimilation von CO_2, allerdings nur in einzelnen Fällen, behaupten.

Bei Gelegenheit einer Untersuchung des Gaswechsels verschiedener Schmetterlingspuppen gelangte Gräfin v. Linden (148) zu der Ansicht, daß „die Schmetterlingspuppen imstande sind, aus der Luft Kohlensäure zu absorbieren und dieselbe gleich den Pflanzen vorzüglich bei Lichtzutritt in einen C-haltigen Komplex und in Sauerstoff zu spalten und den C ihrem Körper als organische Substanz einzuverleiben“. In dieser Ansicht wurde Gräfin v. Linden durch

die Beobachtung bestärkt, daß Puppen von *Papilio podalirius* (Segelfalter) während des Aufenthaltes in einer an CO_2 reichen Atmosphäre langsam, aber stetig an Gewicht zunahmen, obwohl Lepidopteren unter normalen Verhältnissen während der ganzen Dauer des Puppenstadiums einen beträchtlichen Gewichtsverlust erleiden. Aus jener Gewichtszunahme schließt Gräfin v. Linden, daß in diesem Falle „durch den Kohlensäuregehalt der Atmosphäre eine Mästung der Puppen eingetreten war“. Die Tatsachen, auf welche sich diese Annahme stützt, sind im wesentlichen folgende: Es wurden drei Serien von Segelfalterpuppen unter verschiedene Bedingungen gebracht; die Puppen der Serie I lagen bei freiem Luftzutritt auf zeitweilig befeuchtetem Moos im geheizten Raume; diese Puppen nahmen kontinuierlich an Gewicht ab. Die Puppen der Serie II wurden in atmosphärischer Luft in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume gehalten; sie nahmen langsam an Gewicht zu. Die Puppen der Serie III wurden in einem mit Wasserdampf gesättigten Luft-Kohlensäuregemisch gehalten, sie nahmen in den ersten 7 Wochen des Versuches langsamer zu als die in feuchter Luft gehaltenen Tiere, begannen aber später plötzlich rapid an Gewicht zuzunehmen, so daß sie schließlich um etwa 27 Proz. mehr wogen als die Puppen einer Kontrollserie, die im Keller überwintert hatten und dann eine Woche im geheizten Zimmer gehalten worden waren. Auch Puppen von *Deilephila euphorbiae*, die in CO_2-reicher Atmosphäre von hohem Feuchtigkeitsgehalt aufbewahrt wurden, zeigten eine Gewichtszunahme.

In einer späteren zweiten Versuchsreihe an einem größeren Materiale von Puppen des Segelfalters und von *Hylophila prasinana* brachte Gräfin v. Linden einen Teil der Puppen „in eine Atmosphäre mit einem durchschnittlichen CO_2-Gehalt von 11 Proz., ein zweiter Teil entwickelte sich in atmosphärischer Luft, und ein dritter Teil befand sich in einem Raume, der durch eine in demselben aufgestellte Schale mit KOH-Lauge von CO_2 frei gehalten wurde“. Auch hierbei nahmen die CO_2-Puppen erheblich an Gewicht zu und stellten sich schließlich auf ein konstantes Gewicht ein. Die chemische Untersuchung bei Abschluß des Versuches ergab, daß dieselben nicht nur an Kohlenstoff und Wasserstoff, sondern auch an Stickstoff reicher waren als die Puppen der beiden anderen Serien.

E. Th. v. Brücke (32 u. 33) kam nun bei einer kritischen Nachuntersuchung dieser auffallenden Ergebnisse zu dem Resultat, „daß die von Gräfin v. Linden beobachtete Gewichtszunahme der in CO_2-haltiger Atmosphäre aufgezogenen Puppen keinen Beweis für eine Assimilation der Kohlensäure bildet“.

Er untersuchte die Gewichtsveränderungen bei vier Serien Segelfalter-Puppen, von denen zwei in einer Atmosphäre mit einem CO_2-Gehalt von 12 Proz. und zwei in atmosphärischer Luft gehalten wurden, wobei für absolut gleichen Feuchtigkeitsgehalt gesorgt wurde. Die Puppen je einer Luft- und einer CO_2-Serie wurden durch tägliches Besprengen mittels eines Sprayapparates andauernd feucht erhalten. In denselben Gefäßen, in denen je eine Serie naß gehaltener Puppen aufbewahrt wurde, war außerdem noch je eine zweite Serie von Puppen untergebracht, die während der ganzen Versuchsdauer nie mit Wasser in Berührung kamen, aber dadurch, daß sie gemeinsam mit den nassen Puppen in verschlossenen Gefäßen standen, immer in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre lebten. Es ergab

sich, „daß ein prinzipieller Unterschied zwischen den Gewichtskurven der in atmosphärischer Luft und der in einem Luft-CO_2-Gemisch aufgezogenen Segelfalterpuppen nicht besteht. Unter beiden Bedingungen nehmen die Puppen an Gewicht zu, wenn sie naß gehalten werden, und (trotz feuchter Kammer) ab, wenn sie unbenetzt aufbewahrt werden.“ „Es besteht aber eine graduelle Differenz zwischen den Gewichtsverhältnissen insofern, als die Puppen der CO_2.n-Serie während längerer Zeit und ausgiebiger an Gewicht zunehmen, als die der L.n-Serie, und die Puppen der CO_2.t-Serie langsamer an Gewicht verlieren, als die der L.t-Serie.“ v. Brücke erklärt dies durch die verschieden rasche Entwicklung der beiden Serienpaare, wobei die langsamere Entwicklung der CO_2-Puppen der narkotischen Wirkung der CO_2 zugeschrieben wird. So lassen sich auch die Ergebnisse der Elementaranalyse der v. Lindenschen Versuchstiere ungezwungen deuten. „Der höhere Gehalt der Kohlensäurepuppen an organischem Material ist nicht durch Assimilation, sondern durch geringeren Verbrauch der sich relativ langsam entwickelnden Puppen zu erklären.“ (v. Brücke.)

Es gibt wohl keine Klasse des Tierreiches, welche dem Anatomen in gleicher Weise wie dem Physiologen in bezug auf die Werkzeuge, die der Nahrungsaufnahme dienen, eine solche Fülle mannigfaltiger Einrichtungen darbietet, wie gerade die Insekten, bei welchen dieselben teils der Aufnahme von Flüssigkeiten, teils auch zum Zerkleinern fester Nahrung oder des Baumaterials der Nester dienen. „Wer würde wohl“, um mit Breithaupt (30) zu sprechen, „bei der ersten Betrachtung des sauber zusammengefalteten Bienenrüssels, des uhrfederartigen Rollrüssels eines Falters, des taschenmesserartig eingeklappten Saugrüssels einer Wanze oder des dolchbewehrten Stechrüssels der Bremse, auf den Gedanken kommen, daß all diese anscheinend so spezifischen Zwecken dienenden Mundeinrichtungen keine Neubildungen sind, sondern nichts als Modifikationen, als mehr oder minder weitgehende Umgestaltungen desselben Kiefermaterials darstellen, aus welchem die Mundteile der kauenden Insekten zusammengesetzt sind?“ Aber nicht minder sind es physiologische Fragen, welche sich hier anknüpfen und noch keineswegs als völlig gelöst gelten können. „Sollte man es für glaublich halten“, sagt Graber mit Recht, „daß die wenigsten Imker eine auch nur halbwegs klare Vorstellung davon haben, wie die Bienen den Honig zu sich nehmen, um dessentwillen man ihnen so viele Sorgfalt angedeihen läßt? Und doch ist es so. Man kennt den Bau der Biene genauer, wie den irgendeines anderen Insektes; über die Organisation des Rüssels und des Mechanismus der Honiganeignung überhaupt haben aber selbst unsere ersten Bienenanatomen sehr abweichende Ansichten aufgestellt“ (88).

B. Kauinsekten.

Soweit es sich um die Kauinsekten handelt, welche die einfachsten Verhältnisse der Mundteile aufweisen, wurde schon früher auf die interessanten Beziehungen hingewiesen, welche zwischen Bau und Funktion der Mandibeln und Maxillen bestehen, und es ließe sich

die Zahl der Beispiele für die Anpassung der Form und Struktur an die jeweilige Nahrung leicht noch vermehren.

Es muß aber nochmals ausdrücklich bemerkt werden, daß von einem eigentlichen „Kauen“ bei den Insekten nur in den seltensten Fällen gesprochen werden kann. Meist dienen speziell die in so mannigfacher Weise ausgestalteten Oberkiefer ganz anderen Zwecken, vor allem dem Erfassen und Halten lebender Beute und ferner dem Nagen. So sagt auch Escherich (67) bei Besprechung der am „Kaurande“ oft zierlich gezähnten Mandibeln vieler Ameisen, daß dieselben viel eher mit den Händen als mit den Kiefern des Menschen vergleichbar sind. „Die Ameisen bedienen sich ihrer als Waffen zur Verteidigung und zum Ergreifen und Zerreißen der Beutetiere, als Transportorgane zum Tragen der Brut, Herbeischleppen von Baumaterial usw., ferner als Grab- und Maurerwerkzeuge etc.“ „Wo der Kaurand fehlt, da sind bei den Ameisen die Mandibeln entweder nur noch als Waffe oder als Transportorgane zu gebrauchen, nicht mehr aber zum Graben, Mauern. Die Träger solcher glatten (‚sichel-, hakenförmigen oder linearen‘) Mandibeln sind daher mehr oder weniger unselbständig und auf Hilfe angewiesen. Wo alle Stände einer Art damit bedacht sind (Amazonen- oder Säbelameisen), da müssen fremde Ameisen, deren Mandibeln mit Kaurand versehen sind, zur Hilfe beschafft werden (Sklavenraub, Parasitismus).“ (Escherich.) Eine außerordentliche Formverschiedenheit der zum Fressen ganz untauglichen Mandibeln finden wir bei den „Soldaten“ der Termiten (Escherich, 68). Es kommen da starke, dreieckig gezähnte Kiefer, lange, dicke, stangenförmige, die weit übereinander greifen, ferner hornförmig gewundene, symmetrische oder gänzlich asymmetrische vor (Fig. 235). Auch noch in anderen Fällen haben die gerade dann besonders mächtig entwickelten Oberkiefer mit der Nahrungsaufnahme gar nichts zu tun, so z. B. beim Männchen unseres Hirschkäfers (*Lucanus cervus*) und manchen Bockkäfern (Cerambyciden). In beiden Fällen werden fast nur flüssige Stoffe aufgenommen (z. B. Baumsäfte), d. h. mit den pinselförmigen Endstücken der Unterkiefer aufgeleckt. Auch bei vielen Lamellicorniern (*Copris*, *Aphodius*, *Cetonia*, *Trichius*) sind die Oberkiefer dünn und blattartig und dienen nur dazu, flüssige oder halbflüssige Stoffe in den Mund zu befördern. Welcher Kraftleistungen aber die Mandibeln namentlich bei nagenden Insekten oft fähig sind, dafür legt wohl am besten die Tatsache Zeugnis ab, daß manche Insektenlarven sich sogar durch weichere Metalle „hindurchzufressen“ imstande sind (Bockkäfer, Holzwespen [*Sirex*]); Beispiele aus der Literatur finden sich bei Klein, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893, p. 207 f.

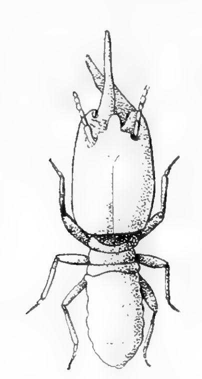


Fig. 235. *Capritermes opacus.* Großer „Soldat“ mit assymmetrischen Oberkiefern (nach Escherich).

Hier mögen nur noch einige Bemerkungen über die Bewegungen der Mundteile bei der Nahrungsaufnahme der Kauinsekten Platz finden.

Wenn eine Heuschrecke oder ein Käfer im Begriffe steht, zu fressen, so treten in der Regel die „Taster“ in Tätigkeit, indem sie sich zitternd oder tastend,

gleichsam eifrig prüfend, bewegen, so daß es scheint, als ob sie bei der Nahrungsaufnahme eine wesentliche Rolle spielten. Es wurde auch die Meinung ausgesprochen, daß die Taster, wie Finger, bestimmt seien, bei der Zuführung zum Munde behilflich zu sein. Indessen wird ein Käfer nicht immer daran gehindert, Speise aufzunehmen, wenn ihm die Taster abgeschnitten worden sind. PLATEAU, der schon früher (189) die Ansicht ausgesprochen hatte, daß die Palpen an dem Ergreifen der Nahrung keinen Anteil haben, stellte später zahlreiche Versuche an (192), bei welchen die Palpen abgeschnitten wurden. Es betraf dies bald die Taster der Unterkiefer, bald die Lippentaster, bald beide. Im Gegensatz zu anderen Beobachtern fand er die Fortnahme der Taster (bei verschiedenen Käfern) ohne Einfluß auf die Fähigkeit, die Nahrung zu erkennen und zu ergreifen. Er sah die Insekten trotz der Entfernung der 4 Taster auf vollkommen normale Weise fressen. Demungeachtet kann es aber, wie KOLBE (116) mit Recht bemerkt, nicht zweifelhaft sein, daß die so vielgestaltigen Taster den Tieren in irgendeiner Weise bei der Nahrungsaufnahme nützlich sein müssen. Ein unnützes Organ wird rudimentär, und tatsächlich sind auch bei vielen Insekten die Taster sehr verkürzt oder verschwunden. Dies ist nun, wie WASMANN (232) hervorhebt, gerade bei denjenigen Käfern und Hymenopteren der Fall, welche die selbständige Ernährungsweise mehr oder weniger aufgegeben haben und von anderen Insekten gefüttert werden, z. B. bei den echten Gästen der Ameisen und Termiten und bei den sklavenhaltenden Ameisen. Die Pselaphiden, die nicht oder wenigstens nicht ausschließlich bei Ameisen zu wohnen pflegen, haben stark entwickelte Kiefertaster, die manchmal die Hälfte der Körperlänge erreichen; dagegen haben jene Gattungen, die nur in Ameisennestern leben, durchweg kürzere Taster (*Batrisus, Abatrisops, Centrotoma, Chennium*). Auch die mit der eben genannten Familie nahe verwandten Clavigeriden gehören zu den Ameisenfreunden; sie sind echte Gäste der Ameisen, von denen sie gefüttert werden; und dementsprechend sind ihre Freßwerkzeuge, namentlich auch die Taster, so sehr verkümmert, daß letztere nur aus einem einzigen, kaum über den Stamm der Unterkiefer vorragenden Gliede bestehen.

Zu dem gleichen Schlusse führt die vergleichende Betrachtung myrmecophiler und termitophiler Staphyliniden. Aus dieser Familie sind als echte Ameisengäste *Atameles* und *Lomechusa*, als echte Termitengäste *Carotoca* und *Spirachtha* bekannt. Es steht bei ihnen die Entwicklung der Lippentaster in geradem Verhältnis zur Selbständigkeit der Nahrungsaufnahme, und mit der Rückbildung jener verbindet sich hier eine Vergrößerung (Verbreiterung) der Zunge, weil die Käfer dadurch den ihnen auf der Unterlippe der fütternden Ameisen gebotenen Tropfen leichter und rascher auflecken können. „Die Ameisen nehmen sämtlich ihre (flüssige) Nahrung durch Lecken zu sich und haben deshalb durchweg eine große, breit zugerundete Zunge. Man könnte somit die Zungenbildung der genannten echten Gäste unter den Staphyliniden gewissermaßen als eine Annäherung an die Zungenbildung ihrer Wirte bezeichnen.“ (WASMANN.) In bezug auf die Reduktion der Taster der sklavenhaltenden Ameisen führt WASMANN an, daß, während die nicht sklavenhaltende *Formica sanguinea* und deren Verwandte lange, sechsgliedrige Kiefertaster und viergliedrige Lippentaster besitzen, die gewöhnlich auf die Fütterung durch Sklaven angewiesene Art *Polyergus rufescens* im Verhältnis dreimal kürzere Taster aufweist. *Anergates atratulus*, der ganz abhängig ist von den fütternden sogenannten Sklavenameisen, ist durch fast ganz verkümmerte Taster ausgezeichnet; die Kiefertaster sind zweigliedrig, die Lippentaster eingliedrig. Diese Wechselbeziehungen führten WASMANN zu der Annahme, daß die Selbständigkeit der Nahrungsaufnahme in einer gesetzmäßigen Beziehung zur Entwicklung der Taster steht.

„Bei den Curculioniden und Tomiciden ist die Kleinheit der Taster — verkümmert kann man sie hier nicht nennen — dadurch bedingt, daß diese Käfer

mit ihrem meist rüsselförmig verlängerten Kopf in Pflanzenteile sich einbohren; längere Taster wären in diesem Falle unmöglich, weil sie verletzt würden."

Was nun die funktionelle Bedeutung der Taster anlangt, so ermittelte Wasmann, daß sie vorzugsweise zum Aufsuchen und zur Prüfung der geeigneten Nahrung dienen, denn sie treten bei jenen Insekten zurück, wo diese Funktion durch die Fütterung aus fremdem Munde entbehrlich geworden ist. „Es ist zu beachten, daß bei manchen Insekten, die sich dergestalt füttern lassen, nur die Lippentaster verkümmern, während die Kiefertaster groß und gut entwickelt bleiben. Es sind dies Ameisen und Termitengäste von halbparasitischer Lebensweise (*Atemeles, Lomechusa*). Bei anderen erstreckt sich die Reduktion auch auf die Kiefertaster (Clavigeriden und sklavenhaltende Ameisen). In diesem Falle sind die Kiefertaster manchmal auffallender reduziert als die Lippentaster. Verkümmerung beider Tasterpaare findet sich erst auf der höchsten Stufe des echten Gastverhältnisses, bei jenen Gästen, die ausschließlich oder fast ausschließlich auf die Fütterung durch ihre Wirte angewiesen sind." (Wasmann.) Was nun andere Käfer anlangt, so gebrauchen manche ihre Kiefertaster bei der Nahrungsaufnahme in der Tat als Finger, um den Bissen leichter in den Mund zu schieben (*Hydrophilus piceus*). Andere (*Staphylinus caesareus*) berühren wenigstens mit ihren Kiefertastern jeden Bissen bei jeder neuen Bewegung der Kiefer. Einige Coleopteren können nach Verlust sämtlicher Taster keine Nahrung mehr zu sich nehmen, sondern verhungern (*Hydrophilus*). Andere vermögen zwar noch die Nahrung aufzufinden, fressen aber an derselben merklich unbeholfener als früher (*Dytiscus marginalis, Cybister virens*). Der erstere kann auch umgekehrt nach Verlust beider Fühler noch mittels der Taster die Beute auffinden und an derselben wie gewöhnlich fressen; erst wenn man ihm Fühler und Taster amputiert, ist er zum Hungertode verurteilt (Wasmann). An *Dytiscus* hat später auch W. Nagel (177) Versuche angestellt und gelangte zu wesentlich gleichartigen Resultaten. Er fand nach Entfernung der Taster die Fähigkeit der Nahrungssuche zwar nicht aufgehoben, aber beträchtlich vermindert. „Selbst direkte Berührung der Mundteile oder Fühler mit Fleisch bewirkt in vielen Fällen nicht, daß angebissen wird." „Berührt man die Tasterspitzen eines an der Wasseroberfläche hängenden Käfers mit einem Glasstab oder einer Nadel, so wirkt die Berührung gerade so, wie wenn man ihm Fleisch geboten hätte . . ., sofort greift der Käfer zu, Taster und Fühler werden lebhaft bewegt, die Unterkiefer geöffnet, so daß die an ihnen und der gleichzeitig hervortretenden Gaumenplatte befindlichen Schmeckorgane bloßgelegt werden."

Plateau (191, 192) hebt für den fressenden *Carabus auratus* als besonders charakteristisch hervor, daß sich die Ober- und Unterkiefer regelmäßig abwechselnd bewegen. Während die Mandibeln sich nähern, um ein Fleischstückchen abzuschneiden, entfernen sich die Maxillen voneinander und umgekehrt, wobei dann die Maxillen den Bissen in die Mundhöhle schieben. Die Palpen stehen bei *Carabus* während des Fressens unbeweglich nach vorn. Ein eigentliches Kauen kommt bei den Carabiden anscheinend gar nicht vor. „Comme les hyènes qu'on voit manger dans les ménageries, ils avalent gloutonnement de grosses bonchées." Tötet man die Käfer unmittelbar nach dem Fressen, so findet man im Kropfe Fleischstückchen, welche im Vergleich zur Größe der Tiere als sehr ansehnlich gelten müssen. (Bei *Dytiscus marg.* und *dimidiatus* etwa 2 mm im Durchmesser messend.) Schon Burmeister hat in seinem Handbuch der Entomologie die Carabiden sowie die fleischfressenden Wasserkäfer als solche bezeichnet, welche ihre Nahrung nicht kauen. Für *Dytiscus* stimmt dies jedoch nicht ganz, und Plateau führt an, daß diese räuberischen Tiere, wenn sie ein anderes Insekt verzehren, die harten Chitinteile sehr fein zerkleinern, die man dann untermischt mit Muskeln im Inhalte des Kropfes findet. „Un *Dytiscus dimidiatus* mâle, de forte taille, ayant dévoré une grande partie du corps d'un *Acilius sulcatus*, qui habitait le même bocal son jabot ouvert

quelques heures après, se trouva contenir, outre les produits visqueux de la digestion, un grand nombre de petits fragments du dermatosquellette de la victime. Ces fragments se dessinaient dans la masse générale comme autant de points noires." (F. PLATEAU.) Nach PLATEAU zerbeißt *Pterostichus* (*Feronia*) *niger* angebotenes Fleisch zu kleinen Stücken. Bei Eröffnung des Darmes findet man zerkaute Chitinreste erbeuteter Insekten; JORDAN (103) konnte dagegen nicht nachweisen, daß Fleisch von diesem Laufkäfer wirklich in Form so kleiner Bissen aufgenommen wird. Für *Carabus auratus* (und *auronitens*) hält er das Schneidevermögen der Mundwerkzeuge für äußerst gering. Beim Fressen eines Regenwurmes beginnt der Käfer allerdings mit dem Zerbeißen des Tieres, „doch geschieht dies keineswegs derart, daß die Mandibeln den Wurm unmittelbar durchschneiden: sie packen und klemmen ihn, und seine heftigen Bewegungen haben dem Anschein nach am Zerreißen in der eingeklemmten Stelle ebensoviel Anteil, als der Druck der Zangen. Vom einfachen Zerschneiden unterscheidet sich der Vorgang schon durch seine lange Dauer."

Außerordentlich fein zerkauen auch die Libellen, welche ihre Beute im Fluge fangen, die Nahrung. Untersucht man den Inhalt des Kropfes bei frisch gefangenen Tieren, so bildet er eine schwärzliche Masse, welche aus zahllosen, sehr kleinen Insektentrümmern besteht, unter welchen sich oft auch Fragmente der facettierten Corneae finden, was ohne weiteres auf ein sehr vollkommenes Kauen hinweist.

Bei den Larven der Hydrophiliden scheint es sich zum Teil um Kauen, zum Teil um Aussaugen der Beute zu handeln. SCHMIDT-SCHWEDT (ZACHARIAS, 247) gibt an, daß die Larve von *Hydrous caraboïdes* die erbeuteten Tiere (Schnecken, Würmer) „vor der Mundöffnung mit den Oberkiefern zermalmt und dann die Säfte durch den Mund aufsaugt, während die Chitinteile vor diesem letzteren liegen bleiben". Die Larve von *Hydrophilus piceus* ergreift nach RENGEL (204) das Beutetier mit den Mandibeln und drückt diese zangenartig zusammen, bis eine von beiden die Haut und den Hautmuskelschlauch durchbohrt hat. Die entstandene Wunde ist nicht groß, weil die Mandibeln an der Spitze ziemlich dünn sind. „Nun ist es sehr wahrscheinlich, daß die Larve die entstandene Wunde, vielleicht mittels der Vorderbeine, an den Mund bringt und dann zu saugen beginnt."

An und für sich würde man ein feines Zerkauen der Nahrung nach Analogie der Wirbeltiere am ehesten bei den phytophagen Insekten, namentlich bei allen denen voraussetzen dürfen, welche sich von grünen Pflanzenteilen (Blättern, Gras etc.) nähren. Indessen stehen die Erfahrungen mit dieser Voraussetzung keineswegs im Einklang, ja es läßt sich, wie schon erwähnt, in vielen Fällen konstatieren, daß sehr entwickelte „Kauwerkzeuge" ganz anderen Zwecken dienen als der Zerkleinerung der Nahrungsbestandteile.

Unter allen Umständen bedürfen aber vielzellige Pflanzenteile lediglich für ihre Einführung in den Verdauungskanal einer mehr oder weniger weitgehenden Zerkleinerung durch die äußeren Mundwerkzeuge der Insekten. Oeffnet man den Kropf einer Heuschrecke, so findet man ihn ganz oder teilweise erfüllt mit Pflanzenstückchen in Form feiner Streifen, welche nach PLATEAU bei *Stetheophyma* 2—3 mm lang und etwa $^1/_2$ mm breit sind. Auch Schmetterlingsraupen zerschneiden die Blätter, von denen sie fressen, in kleine Fragmente, welche bei *Liparis dispar* kleine Vierecke von etwa $^1/_2$ mm Seitenlänge darstellen. Bei einer ganzen Reihe namentlich pflanzenfressender Insekten findet sich am Uebergang des Vorderdarmes in den Mitteldarm ein durch seine Struktur besonders ausgezeichneter Abschnitt, der meist als „Kaumagen" bezeichnet wird und dem man eine große Bedeutung für die weitere mechanische Zerkleinerung

der Nahrung zugeschrieben hat, eine Ansicht, die freilich nicht unbestritten geblieben ist.

Betrachtet man ganz unbefangen die Chitinbewaffnung des betreffenden Abschnittes des Verdauungstraktus bei einer Grille oder Heuschrecke (*Locusta*), so wird man ohne allen Zweifel zu derselben Anschauung gelangen, wie L. Dufour (57), welcher sich über den Kaumagen der Orthopteren folgendermaßen äußert: „Le gésier est un organe d'une structure intérieure admirable. Sa composition, comme ses fonctions, en font une sorte d'appareil dentaire gastrique, une machine à triturer, à broyer, un véritable moulin. Les centaines de dents qui garnissent ses parois internes sont implantés sur une base musculaire et peuvent exécuter des mouvements très variés quoique peu étendues. La pâte nutritive, déjà comminuée, pétrie dans la bouche et le jabot, vient recevoir dans le gésier un nouveau degré d'élaboration, qui la convertit en un pulpe impalpable." Von neueren Autoren hat sich V. Graber (85) dieser Auffassung durchaus angeschlossen. Er hält die mechanische Funktion des Kaumagens im Sinne einer weiteren Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrungsbestandteile hauptsächlich aus dem Grunde für gerechtfertigt, weil er fand, daß die aus dem Proventriculus austretenden Stückchen außerordentlich viel feiner zerteilt sind, als jene des Kropfes, in dem man meist noch ziemlich große Stücke sowohl von animalischen als vegetabilischen Stoffen findet. Die Art und Weise der Zerkleinerung der Nahrungskörper im Kaumagen ist nach Graber (85) im wesentlichen die, daß durch die Kontraktion der an diesem Organ so mächtig entwickelten Muskulatur das Chitingerüst zusammengeschnürt wird, wodurch sich der Hohlraum bedeutend verengert und die in demselben befindlichen Nahrungsstoffe zwischen den einzelnen Reihen der mit Zacken und Zähnen ausgestatteten Chitinplatten gepreßt werden, welche dann wie Mühlsteine die in den Leistenvertiefungen befindlichen Nahrungsteile zermalmen.

Demgegenüber betrachtet Milne-Edwards den Kaumagen lediglich als eine Filtervorrichtung, wenigstens soweit es sich um den Endteil desselben nach dem Mitteldarm hin handelt, deren Bedeutung hauptsächlich darin läge, ein Regurgitieren des Inhaltes des letzteren zu verhindern. F. Plateau (189) geht dann noch einen Schritt weiter und spricht dem Kaumagen jede zerkleinernde Wirkung auf die Nahrung gänzlich ab und glaubt, daß die vertieften Rinnen zwischen den Chitinbildungen nur dazu dienen, die parallel angeordneten Pflanzenstückchen nach dem Mitteldarm hinzuleiten. Auch konnte er sich von dem Größenunterschied derselben vor und hinter dem Kaumagen nicht überzeugen.

Soweit ich mir selbst ein Urteil habe bilden können, bestehen beide Auffassungen zu Recht. Wie wir schon bei den Crustaceen gesehen haben, bildet das Ende des Kaumagens hier in vielen Fällen wirklich eine äußerst komplizierte Filtervorrichtung, bestimmt, bereits gelöste oder fein verteilte feste Bestandteile der Nahrung nach dem Resorptionsorgan (der Mitteldarmdrüse oder Leber) hinzuleiten, und es dürfte wohl auch bei manchen Insekten darauf ankommen, daß in den Mitteldarm als vorwiegende Stätte der Aufsaugung nur fein zerkleinerte Nahrungsteile gelangen. Indessen kann, glaube ich, kein Zweifel darüber bestehen, daß in Fällen, wo, wie bei vielen Orthopteren, ein Kaumagen mit so komplizierten Zahnbildungen entwickelt ist, seine Funktion nicht allein die eines Filters sein kann. Auch habe ich mich bei *Gryllus* und *Locusta* von der Richtigkeit der Graberschen Angaben überzeugen können. Daß die Aufnahme von Pflanzenteilen als Nahrung nicht immer mit der Entwicklung eines „Kaumagens" verbunden ist, dafür liefern die Schmetterlingsraupen wohl das beste Beispiel. Mingazzini (169) hat hier, wie mir scheint, einen sehr richtigen biologischen Gesichtspunkt geltend gemacht. In einem Falle (Orthopteren) handelt es sich um sehr bewegliche, von Feinden viel bedrohte, kurzlebige Tiere, die wenig Zeit haben, ihre Nahrung sorgfältiger zu zerkleinern, so

daß ihnen ein Hilfsapparat sehr von Vorteil sein wird. Die Raupen dagegen sind im allgemeinen träge, schwerfällige Tiere, welche während des Fressens ruhig sitzen und die Nahrung entsprechend fein mit ihren Mundteilen zerkleinern.

C. Saugende Insekten.

Eine eingehendere Betrachtung erfordert die Nahrungsaufnahme saugender Insekten, insbesondere der entwickelten Hymenopteren, Rhynchoten (Hemipteren), Dipteren und Lepidopteren, bei welchen oft äußerst komplizierte Mechanismen entwickelt sind.

1. Insektenlarven.

Am einfachsten gestaltet sich die Aufnahme flüssiger Nahrung bei gewissen Larven (*Dytiscus, Myrmeleon, Hemerobius, Chrysopa*). Hier fehlt anscheinend eine eigentliche Mundöffnung, obschon es sich um äußerst räuberische und gefräßige Tiere handelt. Betrachten wir zunächst eine *Dytiscus*-Larve, so erscheint der platte Kopf oben und unten durch eine sehr feste Chitindecke begrenzt, welche nirgends von einer sichtbaren Mundöffnung durchbrochen ist. Wie Fr. Meinert (160) gezeigt hat, ist eine solche aber dennoch vorhanden, sitzt auch an der gewöhnlichen Stelle an der Unterseite des Kopfes, nur ist sie in so eigentümlicher Weise verengert und verdeckt, daß sie bei makroskopischer Betrachtung ganz zu fehlen scheint. Zu beiden Seiten des Kopfrandes sitzen, beweglich eingelenkt, die beiden hakenförmig gebogenen, den Mandibeln (Oberkiefer) anderer Insekten homologen Saugzangen. Nahe dem konkaven Innenrande durchzieht die Zangen ein Kanal, der unterhalb der Spitze ausmündet. Er ist nicht ringsum geschlossen, sondern besteht aus einer Rinne im Chitin, deren Ränder sich oben nahezu berühren und ineinander greifen, so daß der Kanal faktisch doch nahezu geschlossen ist. „An der Basis der Zangen kommuniziert der Kanal durch einen feinen Verbindungsgang mit dem Hohlraum im Kopfe, den man wohl als Mundhöhle, besser vielleicht als Kopfdarm bezeichnen kann.“ (Nagel, 177.) Etwas anders beschreibt F. Plateau (189) auf Grund von Injektionsversuchen mit gefärbter Flüssigkeit, die in den Oesophagus gespritzt wurde, den Verlauf der Kanäle: „L'injection produit une colonne médiane jusqu' à la hauteur de la lèvre inférieure, puis fournit deux branches latérales qui pénètrent dans mandibules.“ Demnach würden die Hohlräume der Zangen mit dem Anfang des Oesophagus kommunizieren. Da dieser letztere sehr dünn ist und keinen Kropf bildet, erscheint es nicht ganz klar, welche saugende Kraft eigentlich einwirkt. Plateau ist geneigt, eine Erweiterung des Mitteldarmes dafür verantwortlich zu machen, was von vornherein als äußerst unwahrscheinlich gelten muß. Nagel gibt an, daß man einige Zeit, nachdem die erste „Speichel“-Ergießung stattgefunden hat, in dem sehr durchscheinenden platten Kopf der Larve zweierlei Bewegungen auftreten sieht, „erstens Kontraktionen der großen Muskelmasse, die von der dorsalen Seite des Kopfes entspringt, und zweitens (dies dürfte die Hauptsache sein) sieht man in unregelmäßigen Zwischenräumen in der Mittellinie des Kopfes, da, wo er in den Hals übergeht, einen dunklen Körper schnell nach vorn und wieder zurück sich bewegen“. Genauere Untersuchungen über diesen Mechanismus stehen noch aus.

Die Nahrung besteht beim freilebenden Tier fast ausschließlich aus lebender Beute, wenn es auch tote Substanzen keineswegs verschmäht. „Was die Larve veranlaßt, einen vor ihrem Kopf befindlichen Gegenstand anzubeißen, das ist fast ausschließlich die Bewegung desselben. Unbewegliche Nahrungsstoffe erregen nicht ihre Aufmerksamkeit.“ Nach bewegten Objekten schnappt die Larve ganz wahllos, doch ist das weitere Verhalten gegen den gepackten Gegenstand sehr verschieden, je nach seiner Beschaffenheit. Ist das gepackte Objekt hart und glatt (Glaßstab), so

läßt sie alsbald los. Ist sie aber im Erregungsstadium, so schnappt sie auch dann noch, nachdem der Gegenstand sich als ungenießbar erwiesen hat, mehrmals heftig nach demselben, jedesmal sofort wieder den Kopf zurückziehend (Nagel). Hat man die Larve in weiche, aber ungenießbare Stoffe, wie Bällchen aus reinem Fließpapier, beißen lassen, so werden diese mindestens einige Sekunden festgehalten; die Kiefer wühlen darin herum, die Fühler und Taster betasten, drehen und wenden das Objekt einigemal herum, öfters mit Hilfe des vordersten Beinpaares. Jetzt aber öffnen sich die Zangen wieder, lösen sich aus dem Gewirre der Cellulosefäden und der Vorderbeine und stoßen den als ungenießbar befundenen Gegenstand heftig fort. Wieder anders ist das Verhalten gegen die wirkliche Nahrung. Hier tritt dann der Kanal der Mandibeln in Wirksamkeit, indem durch ihn zunächst der chemisch wirksame „Speichel" entleert und dann die flüssige Nahrung eingesaugt wird. (Nagel.)

„Ein wirkliches Kauen ist der *Dytiscus*-Larve bei der eigentümlichen Beschaffenheit ihrer Mundteile natürlich nicht möglich. Gleichwohl wird bei der Lockerung der zu verdauenden Massen auch mechanisch nachgeholfen. Am deutlichsten ist dies beim Saugen an rohem Rindfleisch. Die Zangen wühlen fast ununterbrochen in demselben, die Fühler, Taster und Vorderbeine helfen dabei nach, indem sie das Stück drehen und wenden. Etwas anders ist das Verhalten der Larve gegen ein erbeutetes kleines Insekt, eine Fliege oder dergleichen. Hat sie die Zangen in das Tier eingeschlagen, so flüchtet sie meist damit an einen ihr sicher scheinenden Ort und hält das Opfer nun einige Zeit ganz regungslos fest, ohne daß die später zu beschreibenden Saugbewegungen eintreten. Ist die Beute erst gelähmt, so wühlen die Zangen in dem Leichnam, indem bald die eine, bald die andere tiefer eingebohrt, dann wieder weiter herausgezogen wird. Doch bleiben bei kleinen Tieren die Kiefer stets in der zuerst geschlagenen Wunde in der Chitinhülle. Nur bei großen, namentlich langgestreckten Tieren zieht die Larve, wenn sie einen Teil des Körpers leergesaugt hat, die Zangen heraus, um sie an einer anderen Stelle wieder einzuschlagen." (Nagel.)

Die Hauptnahrung der *Dytiscus*-Larven bilden verschiedene kleinere Wassertiere, Wasserasseln, Krebschen (*Gammarus*), andere Insektenlarven oder ins Wasser gefallene Käfer, Fliegen etc.; auch Froschlarven werden leicht bewältigt. Lyonet sah sie auch junge Frösche mit Erfolg anfallen, und wie Nagel angibt, bezwingt die *Dytiscus*-Larve mit Leichtigkeit durch den offenbar giftigen Biß einen doppelt so großen Wassersalamander.

Aehnlich wie die *Dytiscus*-Larve sind auch die nächstverwandten Larven von Wasserkäfern (*Acilius, Colymbetes, Cybister* etc.), sowie die Larven des Ameisenlöwen (*Myrmeleon*) und der Florfliegen (*Chrysopa, Hemerobius*) auf flüssige Nahrung tierischen Ursprunges angewiesen. Bei *Myrmeleon* wird nach Meinert und Dewitz jede Saugzange aus zwei Stücken gebildet, dem Ober- und Unterkiefer, die beide die gleiche langgestreckte Form haben und zwischen sich den Saugkanal einschließen. Beide Teile sind durch eine Führung derart miteinander verbunden, daß sie nicht leicht sich aneinander verschieben können. Auch bei der Larve von *Osmylus maculatus* bestehen die Saugzangen aus den übereinander gelegten Mandibeln und Maxillen. Sie sind lang, fast gerade und an der Spitze etwas auswärts gebogen. Die Larve spießt ihre Beute mit diesen Zangen auf, öffnet dieselben dann wieder ein wenig, so daß sie durch das Wundloch des Opfers nicht mehr zurückziehbar sind, und saugt letzteres aus. (Brauer, Arch. f. Naturgesch., 1851, p. 255.) In ähnlicher Weise saugt die Larve von *Scymnus* (Käfer) nach Lemoine (137) Phylloxeren aus.

2. Hymenopteren.

Wenden wir uns von diesem verhältnismäßig einfachsten Saugmechanismus gleich zu dem vielleicht kompliziertesten, wie er bei den Hymenopteren (*Apis, Bombus*) entwickelt ist. Die Mundteile dieser

kauenden und saugenden Insekten wurden bereits früher geschildert. Sie bestehen aus der kurzen trapezförmigen Oberlippe, welche von oben her den Eingang zu der Mundöffnung bedeckt. Beiderseits von der letzteren liegen die mit scharfen Rändern versehenen Oberkiefer (Mandibeln), welche hauptsächlich zur Bearbeitung des Wachses dienen. Namentlich bei *Bombus* sind sie äußerst kräftig entwickelt und mit mächtigen Muskeln verbunden. Den unteren Verschluß der Mundhöhle bildet der aus den Unterkiefern und der Unterlippe zusammengesetzte Rüssel, seitlich und hinten beweglich an dem Kopfskelett befestigt durch eine Anzahl kleinerer Hebelstücke und eine dazwischen ausgespannte weiße, dehnbare Gelenkhaut, welche an ihrem vorderen Rande in eine innere, die Mundhöhle bekleidende Duplikatur übergeht. (Breithaupt, 30.) Man erkennt dies am besten, wenn man das Endstück des Rüssels (Mentum) mit einer Pinzette faßt und gegen die Brust herabzieht. Im Grunde des so geöffneten Mundtrichters (Fig. 236), dort, wo er in das enge Schlundrohr übergeht, sieht man

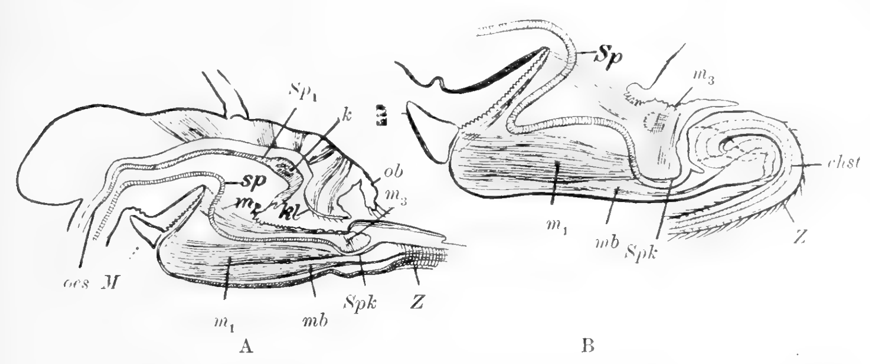


Fig. 236. *Apis mellifica.* A Schematischer Mittellängsschnitt durch den Kopf und die Unterlippe bei vorgestreckter Zunge. *ob* Oberlippe, *kl* Mundklappe, darunter der Mund, Sp_1 untere Schlundplatte, *sp* Speichelgang, m_1 Retraktor der Zunge (*Z*), *mb* Retraktor des Zungenbeines, m_3 Hebemuskel der Speichelklappe (*Spk*), *M* Mentum, *k* Kissen. B Teilweise schematisierter Mittellängsschnitt durch die Unterlippe bei zurückgezogener und nach hinten umgeschlagener Zunge. *chst* Chitinstab der Zunge, sonstige Bezeichnung wie vorher (nach Breithaupt).

von oben, d. h. vom Gaumengewölbe, eine längliche Hautfalte, das „Gaumensegel" (*kl*, Mundklappe Breithaupt), herabhängen und gegenüber, d. h. auf der unteren Schlundwandung und etwas weiter nach hinten, erhebt sich ein rauhes Kissen (*k*), von dem vorn eine in die Mundhöhle frei hineinragende und gabelig ausgeschnittene Chitinplatte, das „Zünglein", entspringt. Auf dieser „unteren Schlundplatte (Sp_1) münden in zwei seitlichen Reservoirs, wie früher schon erwähnt, die Ausführgänge der oberen Kopfspeicheldrüsen. Die Mundklappe wurde von Wolff (246) fälschlich als „Riechorgan" gedeutet und dient wohl vor allem dazu, bei den noch zu besprechenden Pumpbewegungen des Schlundes teils die Schlundöffnung, teils die Mundhöhle nach vorn abzuschließen, welches letztere dadurch erreicht wird, daß sich die Klappe (*kl*) bei vorgestrecktem Rüssel zwischen diesen und die Oberlippe einschiebt. Fig. 236 A läßt sehr schön erkennen, wie das obere Dach des Schlundes nebst der sein vorderes Ende bildenden Schlundklappe von Muskeln durchzogen ist, deren

Kontraktion die untere weiche Schlunddecke dem oberen festen Schädeldach nähert, so daß der Schlund selbst die nämlichen Pumpbewegungen macht, wie ein Blasebalg, indem er sich rhythmisch erweitert und verengert. Man kann diese Bewegungen sehr deutlich am lebenden Tier beobachten. Zur Erweiterung tragen außer den genannten Muskeln auch noch eine Anzahl Muskelpaare bei, welche sich zwischen der unteren Schlundplatte und den tiefer gelegenen Seitenwänden des Kopfes ausspannen. Die Verengerung dagegen erfolgt vornehmlich durch die Kontraktion der Ringmuskeln des Schlundes.

Es stellt, wie man sieht, der Hymenopteren-Schlund ein sehr vollkommenes, nach vorn durch die bewegliche Mundklappe (Gaumensegel Grabers) luftdicht verschließbares Pumpwerk dar, welches seiner Aufgabe in weitgehendstem Maße entspricht und daher der Mitwirkung eines sogenannten „Saugmagens“, als welcher die Honigblase (Honigmagen) der Bienen früher (Treviranus, Burmeister) gedeutet wurde, nicht bedarf.

Wir kehren nun wieder zur Besprechung des Rüssels zurück, welcher die aufgesaugte flüssige Nahrung nach dem Schlunde zu leiten hat, und betrachten zunächst die Unterlippe mit der Zunge. Der als Kinn (Mentum) bezeichnete Zungenstiel liegt in einer tiefen, halbzylindrischen Aushöhlung der Kopfbasis (Fig. 236). Man kann die Zunge samt dem Mentum fast ganz aus dieser Höhlung hervorziehen, und zwar deshalb, weil sie hinten durch eine im Ruhezustand faltenartig eingeschlagene und durch eine Chitingabel gestützte Gelenkshaut mit der Kehle beweglich verbunden ist. Am Vorderrande des Mentum sitzt nun die Hauptzunge mit den beiden Nebenzungen und den Lippentastern. Die erstere bildet ein zylindrisches, plattgedrücktes Organ, welches auf der Außenseite mit regelmäßig angeordneten Quirlen steifer Haare oder Borsten besetzt ist, die der Zunge das Aussehen einer Flaschenbürste oder eines Fuchsschwanzes geben (vgl. Fig. 202). Ihre Basis wird von den schuppenartigen Paraglossen umgeben, während das ganze Gebilde unten von den Lippentastern, den seitlichen Fortsätzen der Unterlippe, oben von den Laden der Unterkiefer vollständig umhüllt wird. Die letzteren bilden, wie zwei mit ihren Rändern aufeinander gelegte Dachrinnen, durch dichtes Auf- und Uebereinanderlegen ihrer behaarten Ränder ein geschlossenes Rohr, das wichtige Saugrohr des Rüssels oder die äußere Zungenscheide, in der sich die Zunge, wie der Kolben einer Pumpe, auf- und abwärts bewegen kann. (Breithaupt, 30.)

„Die Zunge selbst stellt eine zylindrisch gekrümmte Chitinplatte dar, deren seitliche Ränder der Länge nach nach unten eingerollt sind und so an der Unterseite der Zunge eine offene Rinne (Fig. 237) bilden, in welche von unten her ein chitinöser Stab als ‚Zungenkern‘ sich einlagert, der die Zunge in ihrer ganzen Länge durchzieht und ihr als Stütze dient.“ Auch dieser Chitinstab trägt an seiner Unterseite eine tiefe Rinne, welche durch die übergreifenden seitlichen Ränder des Stabes und durch die darin sitzenden, nach der Mitte und vorwärts gerichteten Schließhaare zum Kanal (h_1) geschlossen wird. An der Zungenspitze setzt sich dieser hohle Stab in das sogenannte „Löffelchen“ fort, wobei der nach unten offene Kanal vorn auf das Löffelchen ausmündet, dessen Konvexität nach oben, also gerade entgegengesetzt, gerichtet ist (Fig. 238). Der Löffelstiel ist von einem dichten Wirtel ziemlich langer geknöpfter Haare

(Sammelhaare BREITHAUPT) umgeben. Auch das Löffelchen selbst erscheint an seiner konkaven Oberseite behaart. „Trifft nun die Biene nur mit ihrer äußersten Zungenspitze auf eine dünn mit Honig überzogene Stelle auf, so biegt sich das Löffelchen mit der Konkavität stets nach unten um. Folglich werden die kleinsten Flüssigkeitsmengen teils mit dem Rande des Löffelchens geschöpft, teils von den Sammelhaaren nach der Konkavität des Löffelchens geleitet, von wo sie nun in dem Kapillarrohr (h_1) aufsteigen.“ Dieser Vorgang wird noch durch die Behaarung der konkaven Fläche unterstützt, wodurch dem Löffelchen ein dichtes Auflegen seiner Ränder auf die abzuleckende Fläche, sowie ein vollständiges Abkratzen jeder Spur von Honig ermöglicht wird.

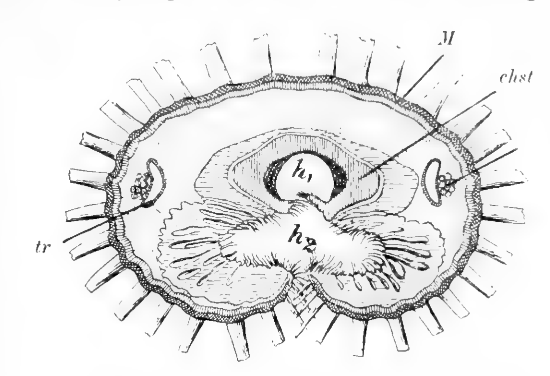


Fig. 237. *Apis mellifica*. Querschnitt durch die Zunge, etwa in der Mitte. *M* Der behaarte Zungenmantel, *chst* Chitinstab (Zungenbein, Zungenkern), h_1 das Kapillarrohr des Chitinstabes, h_2 die an der Unterseite der Zunge liegende Rinne (nach BREITHAUPT).

In früherer Zeit hatte man über die Bedeutung dieses Zungenabschnittes zum Teil sehr sonderbare Anschauungen. Viele sahen das Löffelchen als einen halbkugeligen Knopf, andere als eine Saugscheibe oder Saugwarze an, die in der Mitte durchbohrt sei und in das Innere der röhrigen Zunge führe. SWAMMERDAM bildet die sogenannte „Saugscheibe“ ähnlich wie den Hakenkranz einer *Taenia* ab.

Dadurch, daß sich der äußerlich sichtbare Teil der Zunge (der Zungenmantel) wie ein der Länge nach von den Rändern eingerolltes Blatt um den beschriebenen Zungenkern (Chitinstab) herumlegt, wird ein zweites Rohr (h_2) gebildet, welches im Innern mit Haaren ausgekleidet erscheint (Fig. 237), die aber viel kürzer sind als die langen in Quirlen gestellten Borsten der äußeren Zungenoberfläche. Da diese letzteren beim Eintauchen der Zunge in eine Flüssigkeit durch Kapillarattraktion auseinandergehen, so hatte man früher mehrfach die Meinung geäußert, daß diese Mantelhaare sich aktiv aufrichten könnten, und von „erektilen Haaren“ gesprochen.

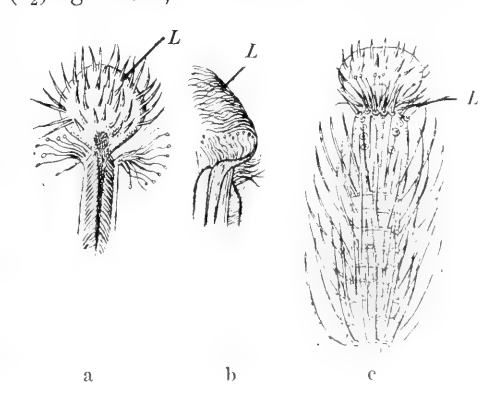


Fig. 238. *Apis mellifica*. a Vorderes Ende des Chitinstabes mit dem Löffelchen (*L*) von oben. b Seitenansicht desselben (Oberseite links, Unterseite rechts liegend). c Zungenspitze von *Bombus ruderatus* von oben (nach BREITHAUPT).

Die Schilderung des Bienenrüssels würde unvollständig sein, wenn wir nicht auch noch der Beziehungen der zahlreichen schon früher erwähnten Speicheldrüsen zu dem Organe gedächten, zumal deren Absonderung bei der Funktion des „Rüssels" eine sehr wichtige Rolle spielt. Daß die beiden Sammelgänge des ersten Paares Kopfspeicheldrüsen in zwei besonderen Reservoirs auf der unteren Schlundplatte ausmünden, wurde schon oben erwähnt. Hier bleibt nur noch das Verhalten der Brustspeicheldrüsen (Schiemenz, System III) zu besprechen. Der paarige Sammelgang entspringt im Thorax und steigt unterhalb des Oesophagus in den Kopf auf, um, nachdem er hier noch die ebenfalls paarigen Sammelgänge der zu beiden Seiten des Hinterkopfes gelegenen Speicheldrüsen (System II) aufgenommen hat, als unpaarer Ausführungsgang (*Sp*, Fig. 236) in die Unterlippe einzutreten und in derselben (im Mentum) bis zum Zungengrunde zu verlaufen. Das Lumen dieses Ganges ist schon hier ziemlich weit und mit einem elastischen Spiralfaden nach Art einer Trachee ausgekleidet, der das Zusammenfallen der Wandungen verhütet. Die Ausmündung dieses Kanals bildet eine trichterförmige Oeffnung direkt hinter der Zungenwurzel, den Vorhof der Speichelampulle oder, wie sie Briant (31) benennt, die „Speichelkammer". An die Decke derselben setzen sich, wie die Fig. 236 erkennen läßt, starke Muskelbündel an (m_3), deren Kontraktion die obere Wand der Ampulle hebt und nach oben wölbt, so daß ein luftverdünnter Raum gebildet wird, in den eine große Menge Speichel eintreten kann. Nach Erschlaffung dieser Muskeln wird sodann die Decke des Speichelganges (Speichelklappe) infolge ihrer eigenen Elastizität in ihre alte Lage innerhalb der unteren Halbrinne zurückgehen, so daß der Speichel, diesem Drucke nachgebend, nach vorn gespritzt wird und zunächst in den Vorhof und in den Hohlraum der inneren Zungenscheide eintritt. Durch diese Einrichtung ist die Biene in den Stand gesetzt, willkürlich eine bestimmte Menge Speichel dem den Hohlraum (h_1) passierenden und nach dem Munde emporsteigenden Nektar beizumischen, und zwar in der Weise, daß der Speichel schon seine Einwirkung begonnen hat, wenn die süße Flüssigkeit zur Prüfung ihres Geschmackes an die Papillen des zu beiden Seiten der Zungenwurzel gelegenen Geschmacksorganes herantritt. Gleichzeitig scheint aber nach Breithaupt die Lage des Ausführungsganges der Speicheldrüsen am hinteren Ende des ganzen Saugrohres überhaupt darauf hinzudeuten, daß der ausgespritzte Speichel teilweise dazu bestimmt ist, die Zunge zum Zwecke der Honigaufnahme stets feucht zu erhalten, und andererseits in der Zungenscheide auf der behaarten Zungenoberfläche abwärts nach der Nahrungsquelle zu fließen, um dort entweder zähflüssige Substanzen zu verdünnen oder feste aufzulösen. Breithaupt konstatierte an leckenden Bienen, daß an den Stellen, wo der recht dünn auf das Glas aufgetragene und etwas eingetrocknete blau gefärbte Zuckersaft von der emsig leckenden Zunge berührt wurde, im Umkreis der Zungenspitze öfters eine klare Flüssigkeit sich bemerkbar machte, die sich durch Auflösung des Zuckersaftes schnell blau färbte und dann mitsamt dem gelösten Safte ebenso schnell von der Zungenspitze abgeleckt wurde. Auch kann man eine lokale Lösung von festem Kandiszucker beobachten, wenn eine Biene oder Hummel daran leckt.

Zum Zwecke der Honigaufnahme wird der in der Ruhe unter den Kopf eingeschlagene Rüssel (Fig. 236 B) nach vorn emporgeschlagen und vorgestreckt, wobei die Zunge innerhalb der äußeren Zungenscheide zwei verschiedene Lagen einnehmen kann, wie man aus dem stoßweisen Vorstrecken und Zurückziehen derselben schließen muß. Wird die Zunge vorgestreckt, so ragt sie über die Zungenscheide ein ganzes Stück heraus, zieht sie sich dagegen wieder zurück, so wird die Zungenwurzel mitsamt den Nebenzungen, also kurz der mittlere Lappen der Unterlippe in diese hineingezogen, wie in ein Futteral. Das Zurückziehen der Zunge besorgen mächtige, im Mentum gelegene Muskeln (Fig. 236, Retractoren der Zunge, Retractoren des Zungenbeins und Retractoren der Unterlippe und der Nebenzungen), während das Ausstrecken durch die Elastizität des Zungenbeins bewirkt wird, so daß besondere Extensoren erspart werden.

„Dieser ganze Mechanismus ist aber so eingerichtet, daß nicht bloß die Zunge vor- und zurückgezogen wird, sondern auch die Zungenscheide, d. h. das Saugrohr selbst, bei der Streckung zugleich mitgestreckt und erweitert wird; daß ferner die Zunge in dem Maße, als sie sich zur Tätigkeit anschickt, mit Speichel befeuchtet wird, daß ihre Haare beim Vorstrecken durch lange, steife Borsten an der Innenseite eines jeden der vier die Zungenscheide (das Saugrohr) bildenden Blätter aufgerichtet werden und dadurch nicht nur ihre Aufnahmefähigkeit wesentlich erhöhen, sondern auch zugleich das Saugrohr erweitern helfen, und daß schließlich beim Zurückziehen der Zunge sich die Haare wieder niederlegen und das Saugrohr verengen.“ (Breithaupt, l. c.)

Aber nicht nur die Zunge kann rasch vorgestreckt werden, um sie einer Honigquelle zu nähern, sondern auch der ganze Unterlippenapparat kann samt den Unterkiefern nach vorn geschoben werden. Der höchste Grad der Protraktion jedoch, den die Zunge annehmen kann, wenn die Biene Honig aus einem besonderen tiefen Blumenkelche holen will, wird erst dadurch erreicht, daß, nachdem der Unterlippen- und Unterkieferapparat gemeinsam vorgeschoben worden ist, die Unterlippe für sich durch eine mit ihrer Spitze dem Fulcrum gelenkig verbundene Chitingabel noch weiter vorgestreckt wird. Klappt bei bereits vorgestreckter Unterlippe die Spitze dieser Gabel nach unten und vorn um, so muß durch diese Bewegung das Fulcrum und mit ihm die Unterlippe noch um die doppelte Länge des gabelförmigen Hebels weiter vorgestreckt werden als die Unterkiefer.

Was nun den eigentlichen Saugakt betrifft, so ist aus dem Vorhergehenden ohne weiteres ersichtlich, daß dem Honig im vorgestreckten Bienenrüssel zwei Wege offenstehen, auf denen er zum Munde emporsteigen kann. Der eine ist in dem feinen Kapillarröhrchen (Wolffs „Geschmacksröhrchen“) gegeben, welches den Zungenstab durchzieht und vorn auf dem Löffel, hinten aber in den Hohlraum der inneren Zungenscheide ausmündet und durch diese weiter mit dem Munde in Verbindung steht. Den zweiten Weg haben wir in dem viel größeren Saugrohr vor uns, welches durch die vier Blätter der äußeren Zungenscheide und die Zungenoberfläche selbst gebildet wird. Durch ihn wird natürlich eine viel größere Menge von Honig nach dem Munde geleitet als durch das ersterwähnte

Kapillarröhrchen, dessen Dünne nur minimalen Quantitäten den Durchtritt verstattet. Sein Durchmesser beträgt bei *Apis* 0,03, bei *Bombus* 0,035 mm. Ein Teil des Honigs kann übrigens auch durch die Rinne h_2 fließen, welche von den umgebogenen Rändern der Zunge eingeschlossen wird.

Seit alter Zeit stehen sich bezüglich der Honigaufnahme zwei Theorien gegenüber, die von Réaumur begründete „Lecktheorie“, der sich eine große Zahl von Forschern, unter anderen auch Leuckart und v. Berlepsch, anschlossen, und die auf Swammerdam zurückgehende „Saugtheorie“. Der ersteren zufolge sollte sich die Zungenspitze wie ein feuchter Schwamm durch Kapillarität mit Honig vollsaugen, der dann beim Zurückziehen der Zunge in ihre Scheide durch die Pumpbewegungen des Schlundes nach dem Munde weitergeleitet wurde. Mit Recht hat man demgegenüber hervorgehoben, daß dabei die in der Zunge liegenden Organe sowie der löffelförmige Anhang ganz unerklärt bleiben. Swammerdam war der erste, welcher die Zunge für ein Röhrchen hielt, welches an dem Endknöpfchen, der „Saugwarze“, durchbohrt sei und dasjenige Organ darstelle, durch welches der Honig aufgesogen wurde. Ungefähr 100 Jahre später widerlegte dies Réaumur (198). Er hatte zwar anfangs mit Swammerdam geglaubt, daß die Bienen den Blumensaft durch das mit einer Oeffnung versehene Ende der Zunge aufsaugten, änderte aber seine Meinung, nachdem er gesehen hatte, daß Bienen, die sich in einer gläsernen, innen hier und da mit Honig bestrichenen Röhre befanden, mit der Fläche des Rüssels (Zunge) in dem Honig so herumfuhren, als wenn sie ihn ableckten. („Il semble que ce soit pour l'y faire agir, comme un chien qui lape du lait ou du bouillon, fait agir sa langue.“) Auch Kirby und Spence (113) meinen, „daß die Zunge, obgleich so lang und aufgeblasen, doch nicht eine Röhre ist, durch welche der Honig passiert, noch eine Saugpumpe, sondern eine wirkliche Zunge, welche den Honig aufwischt oder aufleckt und ihn, wie wir es auch machen, auf ihrer Oberfläche nach dem Munde befördert“. Auch Huxley und Newport vertreten die gleiche Anschauung. Nach dem letzteren ist die Art und Weise, wie der Honig aufgenommen wird, wenn das Organ im Grunde einer Blüte in denselben getaucht wird, „die des Aufleckens oder eine gleichmäßige Aufeinanderfolge von kurzen und schnellen Vorstreckungen und Zusammenziehungen des Organes, welches die Flüssigkeit veranlaßt, sich auf demselben anzuhäufen und längs seiner Oberfläche aufzusteigen, bis sie die Oeffnung der Röhre erreicht, welche gebildet wird durch Zusammenlegen der Maxillen oben und der Lippentaster und dieses Teiles der Zunge unten .... Bei jeder Kontraktion wird ein Teil der ausgestreckten Zunge in die Oeffnung der Röhre hineingezogen, und der Honig, mit dem sie bedeckt ist, steigt in die Mundhöhle hinein, in seiner Entfernung von der Zungenoberfläche unterstützt durch die kleinen Haarbüschel, mit dem das verlängerte zweite Glied jedes Lippentasters ausgestattet ist.“ Auch Herm. Müller (176) war ein Vertreter der Lecktheorie und stellte sich vor, „daß die Haarquirle an der Spitze durch Adhäsion mit Honig gefüllt werden; dieser Honig wird in die Zungenscheide gezogen und nach dem Oesophagus getrieben durch eine doppelte Ursache: erstens durch den Druck der aufgerichteten Haarquirle und zweitens durch Saugen.“ Sobald man die röhrige Natur der Zunge erkannt hatte, neigte man sich mehr

der Ansicht hin, daß die durch das Löffelchen ausmündende Röhre es ist, welche der Honigleitung dient, und daß die Oeffnung dieser Röhre auf dem Löffelchen zugleich die Eintrittsstelle für den Honig bildet. Eine vermittelnde Stellung zwischen beiderlei Anschauungen nehmen Briant (31), Wolff (246) und V. Graber (88) ein. Der erstere läßt größere Honigmengen durch die an der Unterseite der Zunge befindliche, ziemlich weite Rinne (h_2) leiten, die minimalsten Spuren jedoch durch den Kanal (h_1) des Chitinstabes. Graber stellt den Saugakt in der Weise dar, daß die Biene zuerst nur die äußerste Zungenspitze in den Nektar stecke. „Es füllt sich, angezogen durch die Haare, zuerst das Löffelchen, von wo das süße Naß blitzschnell durch das Kapillarrohr der Zunge bis zu ihrer Wurzel aufsteigt, wo es sich, weil die Rinne hier weit auseinanderklafft, in die Höhlung des Rüssels, sowie über die ‚Schmeckbecher' ergießt. Mundet der Saft, dann erst beginnt die mechanische Saugkraft des Schlundes ihr Werk. Der dehnbare Rachen sperrt sich weit auf, und sogleich stürzt ein Strom der früher nur gekosteten Flüssigkeit zwischen der Zunge und der Rüsselwand in denselben empor. Darauf schließt sich das Gaumensegel (d. i. die Mundklappe), das Schlundrohr zieht sich zusammen, und so wird der erste Schluck in den Saugmagen befördert."

Auch Breithaupt hat sich überzeugt, daß das große äußere Saugrohr des Rüssels der Weg ist, auf welchem größere Honigmengen aufgenommen werden. Er brachte Zuckerlösung, welche mit Indigo gefärbt und mit Vanillin riechend gemacht war, in dünner Schicht auf einen Objektträger und beobachtete die Biene dann bei der Aufnahme desselben unter Lupe und Mikroskop. „Emsig wischte die Zunge alsbald über das Glas hin. Stoß folgte auf Stoß, jedesmal begleitet von einem Anschwellen der Zunge. Deutlich war zu sehen, wie der gefärbte Zucker in dem großen Saugrohr des Rüssels aufstieg. Dabei legte sich die nach hinten umgelegte Zungenspitze fast stets mit ihrer Rückenseite und mit ihrer ganzen Fläche an das Glas an, so daß das Löffelchen mit seiner Konkavität nach unten gekehrt war. Zuletzt, wenn nur noch Spuren von Zucker vorhanden waren, wischte nur noch die äußerste Spitze und das Löffelchen, welches sich mit seinen Rändern dabei fest an die abzuleckende Fläche anlegte und darauf hin und her schabte. In kürzester Zeit war jede Spur von Zuckersaft aufgepinselt." Um nun den Weg, welchen derselbe in der Zunge nahm, festzustellen, schnitt Breithaupt während des Leckens die Spitze oder wohl auch einen größeren Teil des Rüssels mit der Schere ab. Bei der mikroskopischen Untersuchung von Querschnittserien nach Alkoholhärtung ergab sich, daß die gefärbte Zuckermasse in den meisten Fällen auf der Außenseite der Zunge in den Zwischenräumen der einzelnen Haare, teilweise auch in der Rinne (h_2), in welche sie von unten her eingedrungen war, haftete. Nur in zwei Fällen war auf der Außenseite nichts zu entdecken, dagegen fand sich der Kanal des Stabes (das Kapillarrohr h_1) fast in seiner ganzen Länge mit der gefärbten Zuckermasse angefüllt. Hier war die Zunge in dem Augenblick abgeschnitten worden, wo die Biene oder Hummel eben noch die letzten Spuren des dünn aufgetragenen Sirups von dem Glasplättchen ableckte.

Es geht aus diesen Beobachtungen demnach mit Sicherheit hervor, „daß in zwei verschiedenen Fällen die beiden möglichen Leitungswege zur Honigaufnahme benützt worden waren: der eine in dem

großen Saugrohr des Rüssels, wobei also die Biene den reichlich vorhandenen Zucker mit ihrer Zunge nur geleckt hatte; der andere Weg durch das Kapillarrohr des Chitinstabes, wenn die letzten Reste vom Zucker aufgenommen wurden". Die Biene leckt daher nur so lange, als noch genügend Flüssigkeit vorhanden ist, um die Zungenoberfläche sich vollsaugen und derart beladen zu lassen, daß jedes einzelne Kapillarröhrchen zwischen den Haaren erfüllt ist, wodurch es der Biene ermöglicht wird, die Ladung nach dem Zurückziehen der Zunge

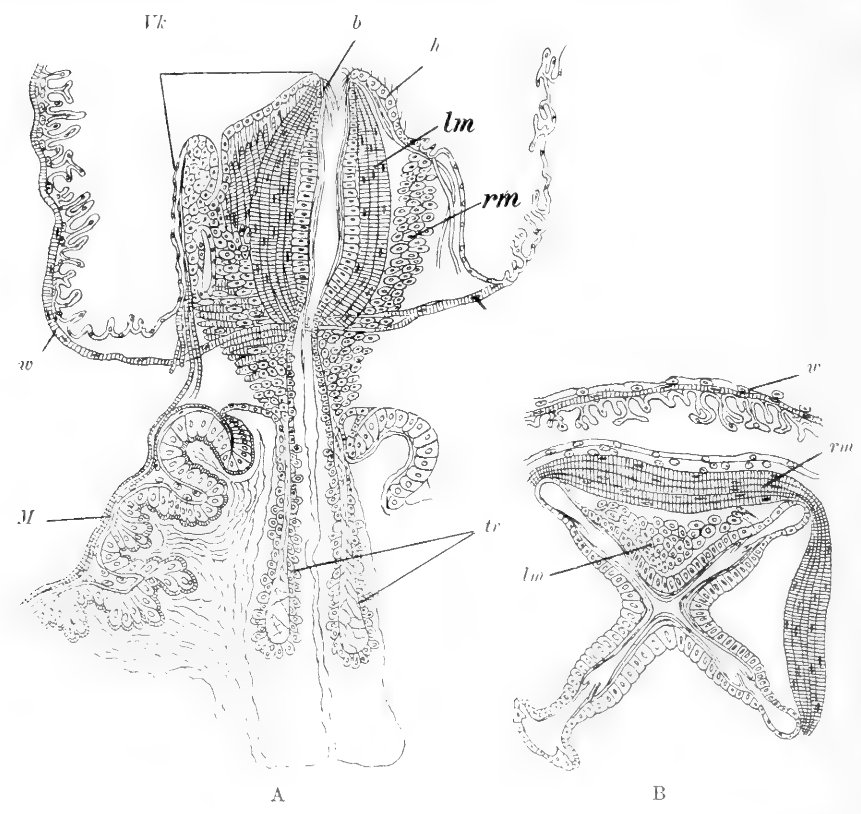


Fig. 239. *Apis mellifica.* A Längsschnitt durch das Zwischenstück und einen Teil des Honigmagens und des Mitteldarmes. *Vk* Verschlußknopf, *b* Haare am Eingang, *w* Wand des Honigmagens, Längs- (*lm*) und Ringmuskeln (*rm*) des Verschlußknopfes, *M* Mitteldarmanfang, *tr* Trichter. B Querschnitt durch den Verschlußknopf. Bezeichnungen die gleichen wie in A. (Nach Schiemenz.)

in das Futteral des Rüssels einzusaugen. Nur um die letzten Spuren aufzunehmen, verwendet das Tier das Kapillarröhrchen des Zungenstabes, auch wird dies immer dann der Fall sein, wenn die Biene den Honig nur mit der äußersten Spitze ihrer Zunge erreichen kann. In dieser Hinsicht sind Versuche von Cook bemerkenswert. Er brachte Honig in feine Röhren und hinter feine Drahtgaze, so daß die Bienen ihn gerade mit dem Löffelchen erreichen konnten. Soweit dies der Fall war, so weit verschwand er. Cook sah in solchen Fällen die

rote Achse, wenn die Bienen gefärbten Sirup schlürften. Die nachfolgende Untersuchung ergab die rote Flüssigkeit in der Röhre des Stabes.

Bekanntlich verzehren die Bienen, wie die meisten Hymenopteren nicht allein flüssigen Nektar der Blüten, sondern auch Blütenstaub (Pollen). Beides gelangt nun zunächst in eine im Abdomen gelegene sackartige, äußerst dehnbare Erweiterung der Speiseröhre, den sogenannten Honigmagen, der nun seinerseits mittels eines sehr eigentümlich gebauten Zwischenstückes in den Mitteldarm (Chylusdarm) mündet. Bei den Bienen, wie überhaupt den sozialen Hymenopteren fungiert nun der Honigmagen (Kropf) wesentlich als ein Sammelreservoir, in welchem große Mengen von Nahrungsmaterial aufgespeichert werden, um später zum größten Teil wieder entleert zu werden, während nur ein kleiner Bruchteil für den eigenen Bedarf Verwendung findet und demzufolge in den Mitteldarm als eigentliches Verdauungs- und Resorptionsorgan übergeleitet wird.

An der Grenze zwischen den beiden genannten Darmabschnitten befindet sich nun eine sehr eigentümliche Verschlußvorrichtung („Magenmund“ SCHÖNFELDS, 210), durch welche eine gänzliche Absperrung des Mitteldarmes vom Honigmagen ermöglicht wird und die in den letzteren als ein kegelförmiges, aus 4 Lippen bestehendes Gebilde („Verschlußknopf“ nach SCHIEMENZ) vorspringt (Fig. 239 A).

Ueber den feineren Bau hat SCHIEMENZ (208) Mitteilung gemacht. Ein Querschnitt (Fig. 239 B) läßt die dicke Chitinbekleidung der ein kreuzförmiges Lumen umschließenden Lippen ohne weiteres erkennen. Umsäumt wird der Verschlußknopf von einem überaus kräftig entwickelten Ringmuskel, dessen Kontraktion die Höhlung bis zum Verschwinden des Lumens verengt. Dies geschieht immer, wenn die Biene Honig sammelt, um ihn einzutragen. Will sie aber selbst Nahrung aufnehmen (namentlich Pollen), so wird die Oeffnung durch Kontraktion eines Längsmuskelsystems erweitert und die 4 Klappen so auseinandergezogen, daß sie einen Trichter bilden, der geeignet ist, den Inhalt des Honigmagens in den Chylusdarm überzuführen. Die den Verschluß mitherstellenden einwärts gerichteten Haare an der vorderen Mündung bilden zugleich für die oft mit Stacheln und Höckern besetzten Pollenkörner einen passenden Gleitapparat (SCHIEMENZ). Nach SCHÖNFELD sollen diese Haare Tastorgane sein: „Sobald Pollenkörner diese Tastborsten berühren und dadurch ihre Nähe vor der Oeffnung kundtun, greifen die Lippen (des Verschlußknopfes) zu.“ .... „Solange viel Pollen im Honigmagen schwimmt, wird durch peristaltische Bewegungen desselben immer neuer Vorrat vor die Lippen geschoben. Hat die Biene aber nur wenig Pollen mit ihrem äußeren Munde aufgenommen, dann müssen die Pollenkörner von dem Magenmund aufgesucht werden. Die Fähigkeit dazu ist gegeben“; sie liegt in der (schon früher erwähnten und in Fig. 239 A deutlich sichtbaren) Einstülpung des Vorderdarmes (Honigmagens) in den Mitteldarm. „Wenn die Biene“, meint SCHÖNFELD, „die Ringmuskeln im unteren Teil des Mitteldarmes kontrahiert, so wird der Honigmagen und Magenmund (Verschlußknopf), indem sich die Einstülpung ausstülpt, nach vorn und oben gezogen. Dadurch wird die innere Höhlung des Honigmagens verkleinert und der Pollen somit in einen engeren Raum zusammengedrängt, und da die Kontraktionen der Muskeln immer ruckweise erfolgen, wird es dem Magenmunde, weil sein Hals sich verlängern kann, möglich, wie ein Fisch hin und her zu gleiten und die begegnenden Pollenkörner zu ergreifen.“ (SCHÖNFELD.) Viel wahrscheinlicher, als diese etwas gekünstelte Deutung, scheint mir zu sein, daß die Bedeutung der Einstülpung des Vorderdarmes (des „Trichters“) hier ganz die gleiche ist, wie bei den

den Mücken, indem bei ihrer Entfaltung der flüssige Inhalt des Honigmagens nach dem Mitteldarm hin gesogen oder gepumpt wird.

Auch bei den Ameisen finden wir ganz ähnliche Verhältnisse. Hier lassen sich am Darmkanal nach Escherich (vgl. Fig. 215 A) folgende Abschnitte unterscheiden: Mundhöhle, Pharynx, ein durch seine

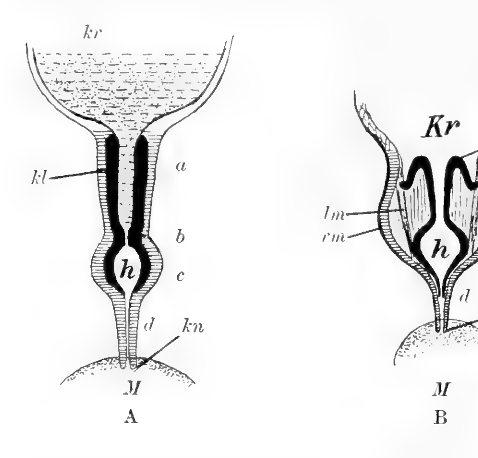


Fig. 240. Pumpmagen von Ameisen: A von *Camponotus*, B von *Plagiolepis*. *a* Kelchregion, *b* Klappenregion, *c* Kugelregion, *d* zylindrischer Abschnitt, *h* Hohlraum der Kugel, *kl* Kelchglocke und Kelchblätter, *kn* Knopf, *kr* Kropf, *M* Mitteldarm (Magen), *rm* Ringmuskeln, *lm* Längsmuskeln (nach Forel und Emery aus Escherich, Die Ameise, 1906).

enorme Länge auffallender Oesophagus, dessen hinteres Ende sich zu dem dem Honigmagen der Bienen entsprechenden „Kropf" erweitert, von dem wieder eine eigentümliche Verschluß- und Pumpvorrichtung (Pumpmagen) den Uebergang zum Mitteldarm herstellt, der hier eine ziemlich kugelige Form hat; es folgt schließlich noch ein engerer Abschnitt (Dünndarm) und endlich der Enddarm (Rectum).

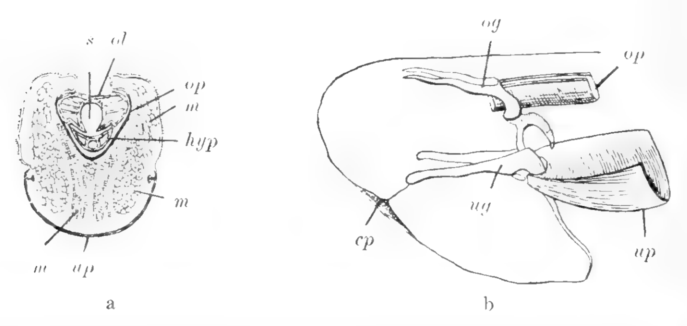


Fig. 241. a Querschnitt durch einen Fliegenrüssel. *up* Untere Chitinplatte der Unterlippe, *op* obere Chitinplatte, *ol* Oberlippe, *hyp* Hypopharynx, *s* Saugrohr, *m* Muskeln. b Die stärker chitinisierten Teile des Rüsselkopfes von der Seite. *op* obere Chitinplatte, *up* untere Chitinplatte, *og* obere Gabel, *ug* untere Gabel, *cp* chitinisiertes Plättchen am äußeren Labellenrande (nach Kraepelin).

Wie bei den Bienen und Hummeln, so dient auch bei den Ameisen der „Pumpmagen" einerseits dazu, Nahrung vom Kropf in den Mitteldarm (Verdauungsmagen) zu pumpen, andererseits einen hermetischen Verschluß zwischen Kropf und Magen herzustellen. „Der Bau des Pumpmagens ist keineswegs bei allen Ameisen der gleiche, sondern weist in den verschiedenen Gattungen ganz beträchtliche Differenzen auf. In seiner höchsten Ausbildung (bei den Camponotinen) besteht er aus folgenden Abschnitten: dem Kropf schließt sich zunächst der **Kelch** an

(Fig. 240), in welchem man 4 lange chitinöse Blätter unterscheiden kann. Weiter nach hinten folgt die verengte Region der Klappen und hinter diesen wieder eine Erweiterung (Kugel). Die Verbindung mit dem Chylusmagen wird durch ein enges Rohr hergestellt (zylindrischer Abschnitt), welches im Innern des Magens mit einer wulstigen Vorragung endet (Knopf). Was die Muskulatur betrifft, so handelt es sich in der Hauptsache um Ringmuskeln, die besonders kräftig in der Kugelregion entwickelt sind. Die Längsmuskeln treten dagegen ganz in den Hintergrund. (ESCHERICH.)

Ganz abweichend verhält sich nach ESCHERICH der Pumpmagen der Dorylinen, Ponerinen und Myrmicinen. Hier besteht der ganze Apparat lediglich aus einem einfachen, zylindrischen, mit starken Ringmuskeln ausgestatteten Rohre, in dessen Lumen eine Anzahl kräftiger chitinöser Längsfalten vorspringen. Die Beförderung der Nahrung aus dem Kropf in den Magen geschieht hier nicht durch Pumpbewegungen, sondern durch peristaltische Kontraktionen.

3. Dipteren.

Außerordentlich kompliziert gestaltet sich auch der Saugapparat der Musciden, dessen massigsten Bestandteil die Unterlippe bildet, die eine im allgemeinen zylindrische Ausstülpung des „Kopfkegels“ darstellt. Sie dient im wesentlichen als Futteral des eigentlichen Saugrohres, wie (auch bei anderen Dipteren) als Saugrohr selbst. Der innere Hohlraum der Unterlippe ist mit Muskeln, Nerven, Tracheen und Drüsen ausgefüllt. Ihre stark gewölbte Unterfläche trägt eine chitinisierte Platte (Fig. 241 *up*), welche scharf gegen die dünne Membran abgesetzt ist, die den oberen Teil der Seitenwand der Unterlippe bildet. Dieser „unteren Chitinplatte“ entspricht eine obere (Fig. 241 *op*), welche den Boden einer tiefen Längsrinne bildet, die das eigentliche Saugrohr (Oberlippe + Hypopharynx) aufnimmt (Fig. 241 a). Sowohl die obere wie die untere Chitinplatte endigen vorn mit je einer beweglich eingelenkten Gabel (Fig. 241 b) und dienen der Kopfscheibe des Rüsselkopfes zur Stütze. Die beiden parallel verlaufenden Aeste der oberen Gabel bilden den Ausgangspunkt einer sehr eigenartigen Skulptur der inneren Kissenflächen, die KRAEPELIN (121) folgendermaßen schildert:

„Jeder der Gabeläste trägt ungefähr an der Gelenkstelle mit dem Rande der Rinnenplatte einen mit ihm starr verbundenen, in seiner Längsrichtung verlaufenden Chitinbogen (Fig. 242 a *cb*). Die Figur stellt einen Längsschnitt in der Medianebene der Unterlippe dar, so daß die rechte Labelle von der Innenfläche sichtbar wird, zwischen welchen die Kissenmembran ausgespannt ist. Diese Membran ist aber keine ebene Fläche, sondern sie zeigt schon unmittelbar an ihrer Insertion mit dem Chitinbogen radiale Falten und regelmäßig mit diesen abwechselnde Vorwölbungen. Letztere gehen aus dem Basrelief, in dem sie gewissermaßen auf der Kissenfläche skulptiert erscheinen, bald so sehr in das Hautrelief über, daß sie sich ganz von ihrer Unterlage abheben und als kurze, zweizinkige Kratzzähne oder Dornen (Fig. 242 b) frei hervorragen. Solcher Dornenreihen finden sich drei, die dadurch ineinander geschachtelt erscheinen, daß nicht je zwei benachbarte Faltenränder zu einem Dorn sich vereinigen, sondern daß die zweite Dornenreihe von je zwei Falten (Fig. 242 *fb*) gebildet wird, die rechts und links vom Dorn erster Ordnung liegen. Zu einer vierten Reihe Dornen sind allerdings die stärker chitinisierten Faltenränder (*fd*) noch vorhanden; sie kommt aber nicht mehr zustande, da sich diese zwei Chitinleisten, welchen einen Dorn der dritten Reihe rechts und links

flankieren, nicht mehr in der Mittellinie jenes Dornes vereinigen, sondern vielmehr eine gerade entgegengesetzte Richtung einschlagen und eine selbständige, halbkreisförmig gebogene Spange und damit den Anfang einer fast geschlossenen Ringfurche bilden, welche nun, von dicht aufeinander folgenden Spangen gestützt, in radialer Richtung über die ganze Breite der Innenfläche des Labellenkissens hinzieht. Diese Rinnenfurchen sind die vielbeschriebenen und vielbesprochenen „Pseudotracheen“ (Fig. 242a, b); die eigentümliche Gabelung ihrer Stützspangen beginnt erst in einiger Entfernung von ihrer oben geschilderten Eingangsöffnung.

Auf die funktionelle Bedeutung dieser Gebilde komme ich noch zurück.

Was zunächst den eigentlichen Saugmechanismus betrifft, so handelt es sich bei den Fliegen zwar um prinzipiell ähnliche Einrichtungen, wie bei den Hymenopteren, doch ist der Bau des betreffenden Apparates bei den Musciden ein ganz anderer.

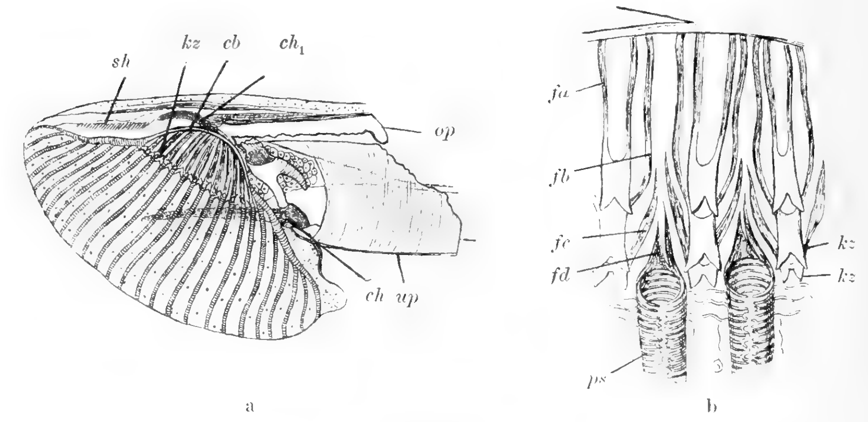


Fig. 242. *Musca vomitoria.* a Medianschnitt der Unterlippe, so daß das rechte Labellum von innen her sichtbar wird. *op* obere Chitinplatte, *up* untere Chitinplatte, ch_1 obere, *ch* untere Gabel, *sh* Sperrhaare, *kz* Kratzzähne, *cb* Chitinbogen, von dem die Pseudotracheen entspringen. b Stück vom basalen Teil der Innenfläche des Labellums, stärker vergrößert. *fa—fd* Verdickte Furchenränder I.—IV. Ordnung, *kz* Kratzzähne (nach Kraepelin).

Betrachtet man einen ausgestreckten Fliegenrüssel von oben, so bemerkt man an der oberen vorderen Seite des „Kopfkegels“ (vgl. Fig. 205a) eine Chitinverdickung in Form eines nach vorn offenen Hufeisens, welches sich nach oben als ein breites Chitinband fortsetzt, mittels dessen es an der scharfen vorderen Kante der Kopfkapsel aufgehängt erscheint. Nach Entfernung der seitlichen dünnen Wand des Kopfkegels (Fig. 243a) erkennt man, daß jenes Hufeisen nur der an die Oberfläche tretende Teil eines im Innern gelegenen großen Chitingebildes ist, das als „Fulcrum“ (Menzbier, Dimmock), „Schlundgerüst“ (Becher) oder „Pharynx“ (Meinert) beschrieben wurde und nicht nur allen Dipteren, sondern auch den Hemipteren zukommt, und eine chitinöse Verdickung der Schlundwandungen darstellt. In ihm haben wir das Pumpwerk zu erblicken, welches die Aufsaugung flüssiger Nahrung vermittelt. Seiner Form nach ist es bei den Musciden einem spanischen Steigbügel zu vergleichen, dessen obere Wölbung von dem Hufeisen und der zwischen

seinen Schenkeln ausgespannten Membran der Kopfdecke gebildet wird und mittels des erwähnten Chitinbandes beweglich pendelnd an der Vorderkante der Kopfkapsel aufgehängt ist. Die Seitenteile sind starre Chitinwände, die am Hinterrande tief ausgekehlt sind. Die

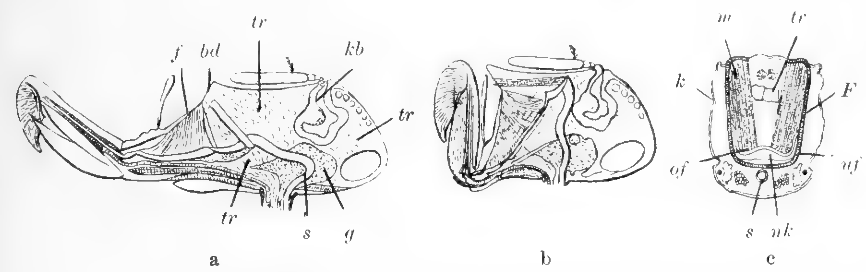


Fig. 243. *Musca vomitoria.* a Medianer Längsschnitt durch den Kopf mit gestrecktem Rüssel. *f* Fulcrum, *bd* Aufhängeband desselben, *tr* Tracheenblasen, *kb* Kopfblase, *s* Speichelgang, *g* Gehirn. b Längsschnitt mit zusammengeklapptem Rüssel. c Querschnitt durch den Kopfkegel (*k*) und das Fulcrum (*F*). *of* oberer, *uf* unterer Fulcrumboden, *s* Speichelgang, *nk* Nahrungskanal, *m* Fulcrum-Muskeln, *tr* Tracheen (nach Kraepelin).

Sohle des Steigbügels ist ein Doppelboden, aus zwei übereinander liegenden Chitinplatten gebildet (Fig. 243a u. c), deren untere unmittelbar in die Seitenwände übergeht (Fig. 243c *uf*), während die obere in federnder Weise mit den Seitenwänden verbunden ist (Fig. 243c). Der Hohlraum zwischen den beiden Sohlenplatten ist der Nahrungskanal (*nk*).

Vom Bau des eigentlichen Saugrohres war schon früher die Rede. Dieses letztere wird von der Oberlippe und dem Hypopharynx gebildet, welche beide Halbrinnen darstellen, deren Mündungen einander zugekehrt (Fig. 220 u. 241a) und im Innern hohl sind. Während der Hypopharynx vom Speichelgang durchzogen wird, enthält die Oberlippe radiär von Wand zu Wand ziehende Muskeln (Fig. 241a), welche, wie wir sehen werden, beim Saugen von Bedeutung sind. Ein Eintreten von Flüssigkeit in das Saugrohr, welches vorn an der Mündung der Unterlippenrinne (Saugrinne) beginnt und mit dem allseitig geschlossenen Napf kommuniziert, der von den beiden aufgeklappten Labellenkissen, die oben durch Falz und Nute (Fig. 244) miteinander verbunden sind, gebildet wird, kann teilweise schon durch die Muskulatur der Oberlippe allein bewirkt werden, indem die erwähnten Radiärfasern eine Annäherung der Rohrwandungen und damit eine Erweiterung der Saugröhre bewirken müssen. Ungleich mehr leistet aber das „Fulcrum“ mit seiner stark entwickelten Muskulatur, die sich, wie der Querschnitt (Fig. 243c) zeigt, zwischen der festen, hufeisenförmigen Wölbung

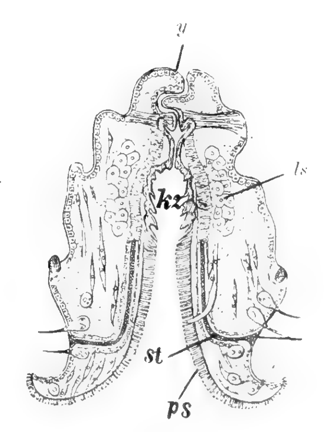


Fig. 244. *Musca vomitoria.* Schrägschnitt durch die zusammengeklappten Labellenkissen parallel mit den Pseudotracheen. *y* Verfalzung der beiden Labellen, *ls* Lippenspeicheldrüse, *kz* Kratzzähne, *ps* Pseudotracheen (nach Kraepelin).

jenes Chitingebildes und der oberen Platte des Fulcrumbodens ausspannt. (Bei Tabaniden findet sich, wie Meinert [162] nachwies, noch ein weiterer Dilatationsmechanismus am absteigenden Ast des dünnwandigen Speiserohres.) Es ist leicht ersichtlich, daß bei der Hebung des oberen Fulcrumbodens Flüssigkeit in den Fulcrumkanal aufsteigen muß, die nun beim darauffolgenden Senken nach beiden Seiten ausweichen würde, wenn nicht die vordere Partie des oberen Bodens sich zuerst senkte und so ein Ventil darstellte, welches beim weiteren Niedergang der oberen Fulcrumplatte ein Ausweichen der Flüssigkeit nur nach hinten in das Speiserohr gestattet.

Da die Fliegen nicht nur lösliche, sondern auch feste Nahrung aufnehmen können, so müssen Einrichtungen gegeben sein, diese letztere zu lösen. Wir haben dieselben in den Speicheldrüsen zu erblicken, deren Lage und Bau schon beschrieben wurde. Das Sekret der mächtig entwickelten Thoraxdrüsen ergießt sich aus der Spitze des Hypopharynx nach außen, das der Kopfspeicheldrüsen an der Spitze der oberen Unterlippenplatte. Für die rasche Ausbreitung des Speichels auf der Tupffläche des Rüssels sind nach Kraepelin in erster Linie die Pseudotracheen von Bedeutung, die demnach als „Speichelrinnen“ fungieren würden.

Wenn sich hiergegen kaum wird etwas sagen lassen, so scheint mir doch die weitere Annahme Kraepelins, daß jene Rinnen auch „Kapillarreservoire für gesättigte Lösungen“ darstellen, sehr fragwürdig. Er geht davon aus, daß die Pseudotracheen, abgesehen von ihrer weiten Anfangsmündung, in dem von den Labellen gebildeten Napf nur durch einen äußerst schmalen, in eigentümlicher Schlangenlinie verlaufenden Spalt mit der Umgebung in Verbindung stehen. „Denken wir uns nun den Innenhohlraum jeder solchen Rinne mit reinem Speichel gefüllt, die durch den Spalt ausgetretene und nunmehr über die ganze Tupffläche als gleichmäßige Schicht ausgebreitete Flüssigkeit dagegen, wenn auch nur in geringem Maße, mit den Substanzen gemischt, welche aus der angetupften Nahrung in Lösung gingen, so müssen Diffusionsströme entstehen, durch welche fortwährend reiner Speichel durch die Schlitze nach außen, Nährstofflösung nach innen in die Rinnen tritt.“ Diese Annahme erscheint, abgesehen von den physikalischen Gründen, schon deshalb wenig wahrscheinlich, weil es sich nicht um eine ruhende Flüssigkeitsmasse handelt, sondern in dem Maße, wie Speichel austritt, sofort wieder Aufsaugung erfolgt, die Zeit für einen Diffusionsaustausch also wohl kaum genügen kann.

Bekanntlich stellt der Fliegenrüssel ein außerordentlich bewegliches Gebilde dar, welches ausgestreckt und wieder eingezogen werden kann und sich dabei in charakteristischer Weise gegen den Kopfkegel nach oben einknickt (vgl. Fig. 205); auch sind die Labellen für sich höchst mannigfaltiger Bewegungen fähig. Hierfür existiert ein sehr komplizierter Muskelapparat, bezüglich dessen Einzelheiten auf die Arbeit von Kraepelin (121) verwiesen werden muß. Nur bezüglich des Vorstreckens des Rüssels mögen noch einige Bemerkungen hier Platz finden. Dasselbe erfolgt durch Vermittlung des Tracheensystems. „Durch das Hinterhauptsloch in den Kopf tretend, erweitern sich die Tracheenstämme im Innern der Kopfkapsel zu gewaltigen Blasen (Fig. 243a u. b), welche bei vorgestrecktem

Rüssel den ganzen Innenraum einnehmen, soweit er nicht durch das Nervenzentrum und die eingestülpte sogenannte Kopfblase eingenommen wird. Diese merkwürdige Hohlraumbildung erweist sich zunächst für die Einziehbarkeit des Rüssels von hoher Bedeutung, indem so durch das einfache Zusammendrücken der Tracheenblasen Platz für das nach innen dringende Fulcrum geschaffen wird." Das Wiedervorstrecken des Rüssels würde dann einfach so erfolgen, daß die zusammengedrückten Luftsäcke des Kopfes aufs neue mit Luft geschwellt werden und so auf die Proximalteile des Rüssels einen Druck nach außen ausüben. Diese Wirkung wird noch dadurch unterstützt, daß die Kopftracheensäcke in alle Teile des Rüssels selbst, also auch in die Wölbung des Fulcrums, sowie in die Unterlippe anfangs sehr weite, dann zu Tracheen sich verjüngende Ausstülpungen senden, wodurch also der Kopfkegel selbst gewissermaßen noch aufgeblasen und somit gestreckt wird.

Wie früher erwähnt wurde, findet sich bei sehr vielen Dipteren und Lepidopteren ein sogenannter „Saugmagen" (richtiger „Speisesack") als oft langgestielte blasige Erweiterung des Oesophagus (Vorderdarmes) entwickelt, und man war zunächst der Meinung, daß dieses Organ beim Saugen vermittels des Rüssels aktiv beteiligt sei.

Burmeister (37) entwickelt diese Anschauung mit folgenden Worten: „Seine (des Saugmagens) Funktion besteht nicht darin, Nahrungsmittel in sich aufzunehmen, sondern das Aufsaugen derselben dadurch zu befördern, daß er sich, nach Willkür des Kerfes, erweitert und so die in ihm enthaltene Luft verdünnt, und auf diese Weise das Aufsteigen der Flüssigkeiten in den Rüssel und die Speiseröhre erleichtert" (l. c. Bd. 1, 1832, p. 134). Aus dem Vorhergehenden ergibt sich zur Genüge die Unhaltbarkeit dieser Meinung. Aber noch Breitenbach (28) glaubte sie für die Schmetterlinge annehmen zu müssen. Und doch hat schon Ramdohr (197) diesen Darmanhang richtig als Speisesack bezeichnet.

Den Dipteren sowohl wie den Hymenopteren dient der sogenannte Saugmagen (Kropf, Honigmagen), wie für die ersteren schon Löw (149) richtig erkannte, lediglich als Reservoir für reichlich aufgenommene, besonders flüssige Nahrung. Der Saugmagen ist bei der eben ausgeschlüpften Fliege leer und zusammengefaltet. Nimmt das Tier nur ein wenig Nahrung auf ohne Gier, so gelangt diese direkt abwärts und unterliegt dem Verdauungsvorgang, während der Saugmagen unbeteiligt bleibt. Ganz anders, wenn rasch und viel Nahrung zugeführt wird. Alsdann wird nicht nur der Magen (Mitteldarm), sondern auch der Saugmagen mit Flüssigkeit oder Pflanzenpollen gefüllt. Das läßt sich an Fliegen, deren Bauch ziemlich durchsichtig ist, genau feststellen. Ist die Fliege voll, so treibt sie nach einiger Zeit durch Bewegung und Zusammenziehung des Hinterleibes, wodurch ein Druck auf den prallen Speisesack ausgeübt wird, einen Tropfen der genossenen Speise bis zur Mündung des Rüssels und verschluckt den Tropfen dann von neuem. Dies wiederholt sich mehrmals, wobei der Kropf sichtlich schlaffer wird. Die allmähliche Entleerung desselben hat Löw deutlich gesehen. Auch fand er, wenn die Flugzeit der Fliegen (*Bombylius, Thereva, Dolichopus* etc.) des Morgens erst begonnen hatte, den Kropf ganz mit Wasser (?) gefüllt, zu späterer Tageszeit meist halbleer, bei in später Nachmittagsstunde schwärmenden Bombyliern ganz leer, zuweilen mit einem anderen

gelblichen, halbflüssigen Inhalte, vielleicht Blumenhonig, gefüllt. Nur in seltenen Fällen wurde der Speisesack mit Luft gefüllt gefunden. Die Füllung oder Entleerung des gestielten Kropfes der Dipteren wird dadurch ermöglicht, daß ober- und unterhalb der Ansatzstelle das Darmrohr einen ringförmigen Schließmuskel besitzt. Beginnt nun das Tier zu saugen, so schließt sich der hintere Sphinkter, so daß die Nahrung nur in den Saugmagen gelangen kann; schließt sich umgekehrt der vordere Schließmuskel, während sich der hintere öffnet, so gelangt bei einer Kontraktion oder Kompression des Saugmagens der Inhalt desselben in den Mitteldarm. (V. Graber.)

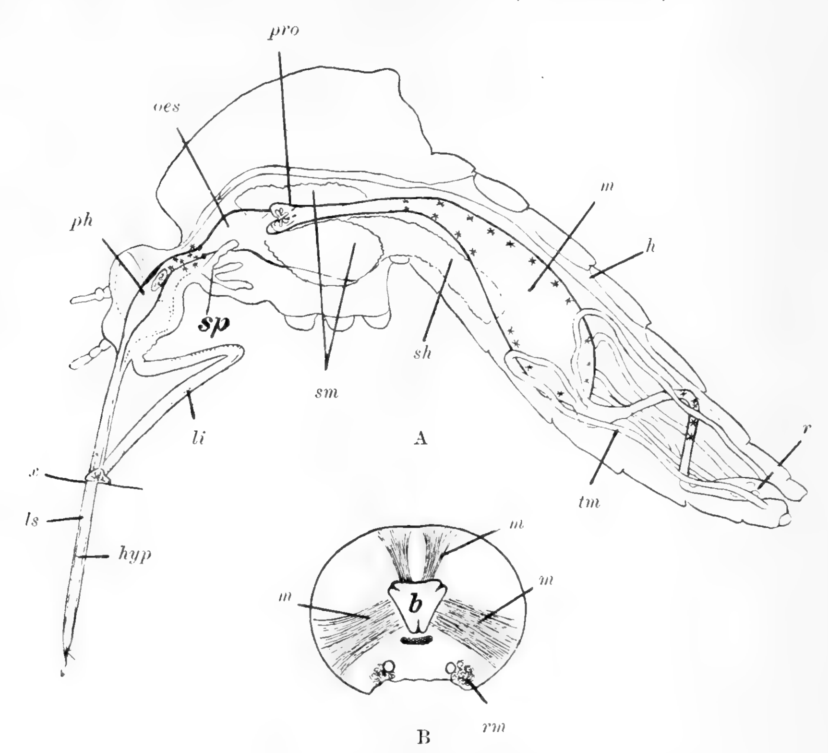


Fig. 245. *Culex pipiens.* A Schematischer Längsschnitt. *h* Herz, *sp* Speicheldrüse, *hyp* Hypopharynx, *ls* Oberlippe. *li* Unterlippe, *ph* Pharynx, *pro* Proventriculus, *sm* Saugmagen (Nebenreservoire), *sh* Hauptreservoir, *m* Mitteldarm (Magen), *tm* Malpighische Schläuche, *x* markiert die Hautoberfläche (nach Schaudinn). B Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes einer Mücke (Weibchen), um den Bau des Pharynx (Saugorgan) zu zeigen. *b* Lumen des Pharynx, *m* dilatatorisch wirkende Muskeln, *rm* Retractoren der Maxillen (nach Dimmock).

Von der komplizierten Klappenvorrichtung (Pumpmagen), durch welche bei den staatenbildenden Hymenopteren der „Honigmagen" vom Mitteldarm beliebig abgeschlossen oder mit ihm verbunden werden kann, war schon früher die Rede.

Sehr eingehend sind in neuerer Zeit die Saugvorrichtungen der Culiciden (*Culex*, *Anopheles*) im Anschluß an die Malariaforschung untersucht worden, und es sollen hier zur Ergänzung des bereits früher in Kürze Mitgeteilten noch einige Details nachgetragen werden.

„Die Mundteile der Mücke sind durch rinnenförmige und stilettartige Umbildung zu einem komplizierten Stech- und Saugorgan vereinigt. Von den 7 Teilen dieses Apparates sind 3 röhrenförmig, 4 stilettartig. 6 Teile bilden das eigentliche Stech- und Saugorgan, während der siebente als Schutzhülle für die ersteren ausgebildet ist. Dieser (die Unterlippe) stellt eine dorsal offene Rinne dar, die während der Ruhe die übrigen Teile umhüllt. Sie ist etwas länger als der Stechapparat und endigt distal mit einer eichelförmigen, abgesetzten Verdickung, der Olive, die in zwei laterale Lappen, die Halboliven, und ein kürzeres medianes Zäpfchen, das Züngelchen, gespalten ist. Beim Stich dringt die Unterlippe nicht mit in die Haut ein, sondern die Olive befestigt sich an der Einstichstelle in der Weise, daß das dicht behaarte Züngelchen fest auf die Haut gepreßt wird, während die Olivenhälften den Stechapparat umfassen (Fig. 245 A). (SCHAUDINN, 207.) So wird die Einstichstelle fixiert und eine feste Verbindung des Rüssels mit der Haut hergestellt. Beim Einsenken der Stilette in die Haut gleiten sie durch den Ring der Halboliven und haben so eine feste Führung. Die Unterlippe krümmt sich beim Eindringen der Stilette; die letzteren, die zusammen steifer sind, bleiben gerade und treten aus dem dorsalen Spalt der Unterlippenröhre heraus. Die Krümmung der Röhre, deren Konvexität ventral gerichtet ist, geht schließlich in eine scharfe Knickung über, deren Winkel von der Tiefe des Eindringens der Stilette bestimmt wird. Letztere dringen bis zur Hälfte, ja bis zu zwei Drittel ihrer Länge in die Haut ein. In diesem Falle erscheint das Labium an der Beugungsstelle ganz spitz geknickt und auf sich selbst zurückgelegt.“ (Fig. 245 A.)

Was nun den eigentlichen Stechapparat betrifft, so wird derselbe bekanntlich von der Oberlippe, dem Hypopharynx, den paarigen Mandibeln und Maxillen gebildet (Fig. 204).

„Die Oberlippe stellt den umfangreichsten Teil dar, sie liegt dorsal und überragt mit ihrer distalen, scharfen, etwas ventralwärts gekrümmten Spitze die anderen. Ueber ihren ventralen Spalt legt sich der ebenfalls blattartig verbreiterte Hypopharynx. So wird eine geschlossene Röhre gebildet, die zur Aufnahme des Blutes beim Saugen dient und sich direkt in die Mundhöhle fortsetzt. Vor dem Saugakt werden durch diese Röhre die Gase der Vorderdarmdivertikel (sogenannter Saugmagen) entleert. In dem verdickten Teil des Hypopharynx verläuft eine engere, rings geschlossene Röhre, die als Ausführungsgang der Speicheldrüsen dient. Wie die Fig. 204a zeigt, endigt der Hypopharynx ebenfalls mit feiner Spitze vor der Oberlippe. Die beiden Maxillen verlaufen auf der dorsolateralen Seite der Oberlippe, während auf der ventrolateralen die Mandibeln sich blattartig auf den Hypopharynx lagern (vgl. Fig. 204a). Maxillen und Mandibeln sind an ihren Enden lanzettartig verbreitert, die letzteren stärker. Auf der verdickten Mittelrippe des Lanzettblattes sitzen Widerhaken, deren Spitzen proximal gerichtet sind; auf den Maxillen sind sie stärker und zahlreicher ausgebildet als auf den Mandibeln. Sie dürften beim Eindringen sägende Funktion ausüben und dann zur Verankerung des Stechapparates in der Haut dienen.“ (SCHAUDINN.)

Das von der Oberlippe und dem Hypopharynx gebildete Saugrohr setzt sich direkt in die Mundhöhle fort, welche nichts weiter darstellt, als eine mit dicker, chitiniger Intima versehene Erweiterung dieser Röhre.

„Bald nach dem Austritt aus dem Schlundring erweitert sich der Pharynx zum Pumporgan, das beim Aufsaugen des Blutes eine wichtige Rolle spielt. Die von CRISTOPHERS gegebene Beschreibung dieses Apparates für *Anopheles* bestätigte SCHAUDINN (207) für *Culex*. Der Pharynx ist hier im Querschnitt dreieckig (Fig. 245 B); dies wird bedingt durch die Einlagerung von drei dicken Chitinplatten in die Wand, die durch eingerollte dünnhäutige, ausdehnungsfähige Wandteile verbunden sind. Diese Chitinleisten, eine dorsale und zwei ventrolaterale, dienen als Ansatz für kräftige Muskeln, deren andere Enden an den Chitinpanzer des Kopfes

befestigt sind. Bei ihrer Kontraktion wird der Pharynx erweitert, es entsteht hier beim Stich ein luftverdünnter Raum, in den das Blut aus dem Rüssel eingesogen wird. Hinter dem Pumporgan wird die Chitinintima des Pharynx schwächer, um so stärker beginnt sich dafür eine Ring- und Längsmuskulatur des Darmes zu entwickeln. Dieser Teil leitet die mit Hilfe des Pumporganes aufgenommene Nahrung durch rhythmische peristaltische Bewegungen, die von vorn nach hinten laufen, weiter und ergießt sie in den Oesophagus mit seinen drei großen Aussackungen (den sogenannten Saugmagen), die aber diesen Namen auch hier mit Unrecht tragen, da sie mit dem Saugen nichts zu tun haben."

Die Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus bildet eine ringförmige Einschnürung des Darmrohres, bedingt durch besonders starke Entwicklung der Ringmuskulatur, die als Klappe fungiert (Pharynxklappe). Sie wird bei Expansion des Pumpapparates geschlossen, bei der Kontraktion geöffnet. Der anfangs dünne Halsteil des Oesophagus, der hinter der Klappe mit ziemlich großen kubischen Zellen ausgekleidet ist, die eine dünne Chitincuticula aufweisen, erweitert sich bald zu einem großen Reservoir, sein Epithel wird etwas niedriger, um in den drei Aussackungen ganz platt zu werden. Gewöhnlich findet sich ein großes ventrales Hauptreservoir und zwei laterale kleinere Nebenreservoire. Dieselben enthalten in der Regel ein Gas in großen Blasen und spärliche Flüssigkeit, sind aber im übrigen zusammengefaltet, und nur beim Saugakt selbst erscheinen sie mit Blut gefüllt.

Während in der großen Mehrzahl der Fälle der „Saugmagen", wie schon erwähnt, mit dem Saugen nichts zu tun hat, scheint es nach Weismann (239) bei den Larven der Musciden (Fliegenmaden) anders zu sein. Hier dient nach diesem Forscher die gestielte Blase, welche dem Oesophagus anhängt, tatsächlich zum Einsaugen der Nahrungsflüssigkeit. Der stark muskulöse Saugmagen ist hier sowohl Saug- wie Druckpumpe. Zusammengedrückt, entleert sich die Blase, und sobald der Druck nachläßt, dehnt sie sich durch ihre Elastizität wieder aus. Den Druck übt in diesem Falle die mächtige Muskelschicht aus, die der Verengerung folgende Erweiterung kann wohl nur auf die elastische Spannung der sehr dicken Intima bezogen werden. Diese wird aber nur bei ganz erschlaffter Muskulatur stark genug sein, eine Ausdehnung der Blase zu bewirken. (Weismann.)

„Die Nahrung der *Culex*-Weibchen besteht normalerweise aus Blut. Dasselbe wird beim Stich aufgenommen; meist stechen die Tiere nur, wenn sie ganz nüchtern sind, und bevorzugen die Zeit der Morgen- und Abenddämmerung. Manche stechen den Menschen überhaupt nicht, während sie an Vögel gleich gehen, und umgekehrt. Nachdem die Mücke auf der Haut zur Ruhe gekommen ist, führt sie mit dem Rüssel tastende Bewegungen aus. Man bemerkt, wie die Olivenhälften und besonders die Züngelchen an der Unterlippe fortwährend in lebhafter auf und nieder steigender Bewegung sind, die man fast mit Vibrieren bezeichnen könnte; plötzlich werden sie höher emporgezogen, die Spitze der Oberlippe erscheint und sticht mit einem Ruck in eine Spalte der Oberhaut. Während dieses Aufsuchens der Einstichstelle hat das Tier seine beiden Hinterbeine emporgehoben und bogenförmig in die Höhe gekrümmt. Allmählich dringt das Stilettbündel in die Tiefe der Haut, hierbei sieht man deutlich die Mandibeln und Maxillen rasche auf- und niedergleitende Bewegungen ausführen, die augenscheinlich dazu dienen, vermittels der sägeartigen distalen Teile dieser Stilete die Wunde zu erweitern. Die Unterlippe knickt in der oben besprochenen Weise um, und wenn der Rüssel bis zur Hälfte oder zwei Drittel seiner Länge eingedrungen ist, tritt Ruhe in dem Stilettbündel ein." Nun folgt die Entleerung des Gases aus dem sogenannten Saugmagen. Die Mandibeln und Maxillen dürften beim

Eindringen einzelne Blutkapillaren anschneiden, so daß Blut in die Wunde fließt und das Ende des Stiletts umspült und alsbald in der als Kapillare fungierenden Oberlippe aufsteigt und dann weiterhin durch den Pumpapparat des Pharynx gehoben wird. Ist die Mundhöhle und der Pharynx mit Blut gefüllt, macht es an der Pharnyxklappe halt, um dann bei der Kontraktion des Pumporganes in den Oesophagus und seine Divertikel (Saugmagen) gedrückt zu werden. Hierbei leistet der hintere peristaltisch bewegliche Teil des Pharnyx Unterstützung. Dieser letztere sowie der Pumpapparat pulsieren in dem Intervall zwischen zwei Atembewegungen des Tieres etwa 4- bis 5mal; es kann also der geräumige Oesophagus mit seinen Divertikeln sehr wohl gefüllt sein, bis die nächste Atembewegung einsetzt. Sobald der Pumpapparat stillesteht, setzt nun die Atembewegung ein, die Kontraktion des Körpers drückt das Blut aus dem Oesophagus und den Divertikeln in den Mitteldarm, da die Pharynxklappe sich fester kontrahiert. Der als Vormagen dienende eingestülpte Teil des Oesophagus wird herausgezogen und zuerst mit Blut gefüllt; er umhüllt nun das Blut mit der schon früher erwähnten gallertig-chitinösen Schicht, dann tritt dasselbe durch die Oesophagusklappe in den Mitteldarm usw., bis der letztere gefüllt und damit das Saugen beendet ist. (SCHAUDINN, l. c.)

Fig. 246. *Pyrrhocoris apterus*. Sagittalschnitt durch den Kopf. *lb* Unterlippe, *lr* Oberlippe, *st* Stechborste (Maxillen und Mandibeln), *spr* Wanzenspritze, *sp.dr* Speicheldrüse, *ig* Unter-, *sg* Oberschlundganglion, M_1—M_4 Musc. dilatatores pharyngis, *mlb* Musc. depressor labii (nach WEDDE).

4. Rhynchoten.

Aeußerst interessante Verhältnisse bietet in bezug auf Bau und Funktion auch der Mundapparat der Schnabelkerfe (Rhynchota) dar, von dessen wesentlichen Bestandteilen schon früher die Rede war. Er besteht ähnlich wie bei den Dipteren aus einer wieder von der Unterlippe gebildeten Rinne, welche als Schutz- und Stützorgan der

„Stechborste“ dient und von oben her teilweise durch die Oberlippe gedeckt wird (Fig. 246). Hebt man diese vorsichtig, so folgt ihr eine scheinbar einheitliche solide Borste. Bei geringem Druck weicht dieselbe in drei Stücke auseinander, zwei zartere helle und ein derberes dunkelbraunes. In Wirklichkeit besteht aber auch das letztere aus zwei Stücken, die aber nur schwer voneinander zu trennen sind, indem die beiden die Maxillen darstellenden Hälften miteinander zu einem Doppelrohr verfalzt sind. Bei den Geocoren, Cicadarien, Aphiden und Cocciden zeigen beide auf der einander zugekehrten Seite eine zweifache Einbuchtung, so daß im Querschnitt die linke das Bild eines griechischen Epsilons, die rechte das einer arabischen Drei liefert (Fig. 247). Von den beiden durch die Maxillen gebildeten und bis zur Spitze völlig isolierten Röhren dient die obere (*n*) ausschließlich zur Nahrungsaufnahme und die untere (*d*) als Ausführungsgang für die Speicheldrüsen. An ihrem äußersten Ende sind die Unterkiefer mit stumpfen Zähnchen spärlich besetzt,

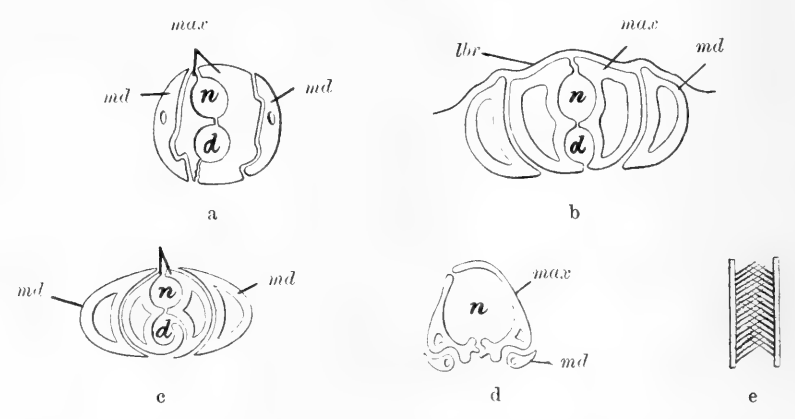


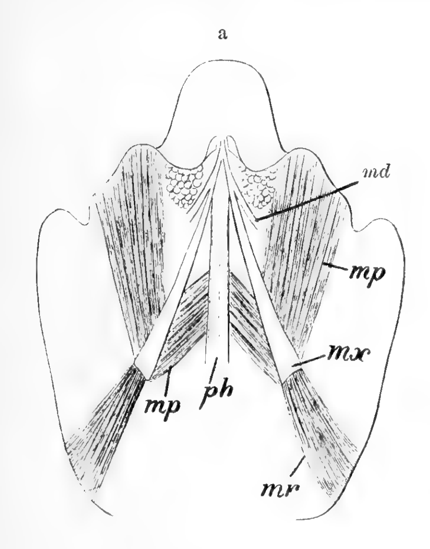
Fig. 247. Querschnitte durch die Stechborste verschiedener Wanzen: a von *Pyrrhocoris apterus*, b von *Notonecta glauca*, c von *Centrotus cornutus*, d von *Acanthia lectularia*. *md* Mandibeln, *mx* Maxillen, *n* Saugrohr, *lbr* Oberlippe, d Ausführungsgang der Spritze. e Ein Stück der beiden miteinander verflochtenen Maxillen von *Hydrometra lacustris* (nach Wedde).

sie erhalten dadurch ganz das Aussehen einer Säge. Viel einfacher sind die Mandibeln gestaltet, die bis an die Spitze der „Stechborste“ seitwärts von den Maxillen liegen. Auch sie tragen an ihrem Ende nach rückwärts gerichtete, scharfe Zähnchen und Häkchen, die sie wie jene befähigt, in der gestochenen Wunde festzuhaften.

Etwas anders fügen sich bei *Cimex lectularius* (Bettwanze) die Maxillen zur Bildung des Saugrohres zusammen (Fig. 247 d). Hier fehlt das zweite Rohr, der Speichelkanal vollständig, d. h. er hat sich mit dem Nahrungskanal vereinigt. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei den Hydrometriden (*H. lacustris*). Die Maxillen sind hier von ihrer Spitze an aufwärts durch Umbiegen ihrer Ränder nach innen zu einer oben nicht sehr tief ausgehöhlten Rinne umgeformt. Den Rändern derselben sitzen dichtgedrängt und in einer Reihe angeordnet helle Chitinstäbchen auf. Sie sind alle parallel nach der Spitze der Maxillen gerichtet. Durch sehr regelmäßige und innige Verflechtung der beiderseitigen Stäbchen kommt es nun zur

Bildung einer Röhre, die oben und unten von den erwähnten rinnenartigen Maxillen selbst und seitlich von den eng verflochtenen Chitinstäbchen begrenzt wird, wie es ähnlich auch bei Schmetterlingen der Fall ist. Auch bei *Hydrometra* ist wie bei *Cimex* nur ein einfaches Maxillenrohr ausgebildet, das gleichzeitig als Nahrungskanal und als Ausführungsgang der Speicheldrüsen fungiert.

Das durch die Maxillen gebildete einfache oder (wie in den meisten Fällen) doppelte Saugrohr steht nun in luftdichter Verbindung mit dem Schlundkopf (Pharynx), der ein stark chitinisiertes Rohr bildet und in mehrfachen Krümmungen den Kopf bis an das obere und untere Schlundganglion durchzieht (Fig. 246). An Horizontalschnitten durch den Kopf (Fig. 248a) sieht man, daß sich dieses Rohr ganz allmählich nach der Kopfspitze zu verengert, wobei sich die Maxillen eng anlegen, um es schließlich nach eingegangener Verfalzung fest zu umschließen. Gehalten und befestigt wird der Schlundkopf, der die



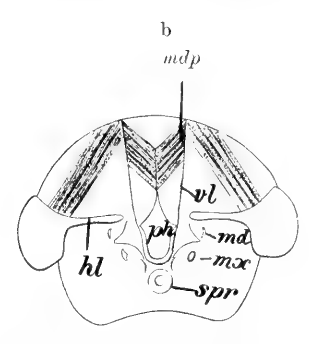


Fig. 248. *Pyrrhocoris apterus*. a Horizontalschnitt durch den Kopf. *ph* Pharynx, *mx* Maxillen, *md* Mandibeln, *mr* Musc. retractor maxillae, *mp* Musc. protractor maxillae. b Querschnitt durch den Kopf. *vl* verdickte Chitinlamelle, *hl* horizontale Chitinlamelle, *mdp* Musc. dilatatores pharyngis, *spr* Speichelspritzengang (nach Wedde).

eigentliche Saugpumpe darstellt, durch Chitinlamellen, welche sich an der Innenseite der oberen Kopfwand inserieren (Fig. 248 b) und die teils von oben nach unten, teils horizontal verlaufen und den Pharynxmuskeln zur Insertion dienen. Diese letzteren sind in vier Gruppen hintereinander geordnet (Fig. 246). Sie setzen sich an der Oberseite des Schlundes an und verlaufen divergierend nach den beiden vertikalen Chitinlamellen. Ihre Tätigkeit ist darauf beschränkt, beim Saugakte den Schlundkopf zu erweitern, dabei erfolgt ihre Kontraktion sukzessiv, mit dem der Kopfspitze am nächsten liegenden Muskel und von einem zum anderen bis zum viertletzten weiter fortschreitend. Die Erschlaffung der Muskulatur geschieht in derselben Reihenfolge. Antagonisten für die Schlundmuskulatur sind nicht vorhanden, es wirken als solche nur die sehr elastischen Chitinteile des Pharynx selbst.

Die Bewegungen der Stechborste sind nur teilweise selbständig. Da sie rings von Ober- und Unterlippe umschlossen werden, so sind sie gezwungen, alle Auf- und Abwärts- sowie Seitwärtsbewegungen

derselben mitzumachen. Zu ihrer wichtigsten Leistung, dem Vor- und Rückwärtsgleiten, oder mit anderen Worten, dem Stechen, sind für Maxillen und Mandibeln je zwei M. retractores und M. protractores entwickelt (Fig. 248 a). Der Rüssel als Ganzes kann teils durch in ihm selbst, teils durch vom Kopfe her kommende Muskeln bewegt werden (Wedde, 234).

Unterhalb des weitesten Teiles des Schlundkopfes, etwa in der Mitte zwischen ihm und der ventralen Körperwand, liegt ein merkwürdiger und für alle saugenden Rhynchoten charakteristisches Organ, nämlich die „Wanzenspritze“ (Fig. 246 u. 249). Dieselbe ist ganz nach dem Prinzip einer Druckpumpe gebaut, und man kann an ihr Ventile, Pumpflasche und Kolben unterscheiden. Die Pumpflasche ist bald konisch geformt (*Hydrometra*), bald zylindrisch (Geocoren, Cicaden). Sie besteht ganz aus Chitin. „An dem Boden der Flasche stülpt sich die Chitinmembran nach innen bis etwa zur Hälfte der Länge des Zylinders um, ohne sich fest an die Außenwand anzulegen und bildet auf diese Weise einen ringförmigen Hohlraum am unteren Ende der Flasche. Dadurch wird die ursprünglich vorhandene weite Oeffnung um ein Bedeutendes verengert, und es bleibt nur ein kleiner Raum, in dem der Stiel des Pumpenkolbens auf- und abwärts gleiten kann. Auch der Kolben wird von der eingestülpten Membran der Flasche überzogen und ist infolgedessen von dem Hohlraum der Pumpe völlig abgeschlossen; seine Form entspricht ganz der der Flasche. Oben ist er abgerundet, und auf seiner ebenen Unterseite setzt sich in der Mitte der Stiel an, der, durch die beschriebene Oeffnung der Flasche gehend, sich allmählich seitlich komprimiert und schließlich in eine lange Platte ausläuft, an der sich der kräftige Pumpenmuskel ansetzt, dessen Aufgabe es ist, den Kolben rückwärts, d. h. nach dem Thorax hin zu ziehen und den elastischen Chitingürtel des hinteren Flaschenteiles zu spannen. An der Unterseite der Spritze finden sich die beiden langen Speicheldrüsenschläuche, die gesondert in die Spritze münden. Von der den Hohlraum der Spritze auskleidenden Chitinhaut setzt sich dicht hinter den Mündungsöffnungen eine elastische Chitinplatte fort und legt sich in der Weise von hinten nach vorn über die Oeffnung, daß sie wie ein Klappenventil fungiert. Bei einer Drucksteigerung im Innern muß sich die Platte senken und die Oeffnung verschließen. Bei aufgehobenem Druck hebt sich die Platte wieder und gestattet den Eintritt des Speichels in den Spritzenhohlraum. Der Hohlraum der Spritze geht vorn in einen Kanal über, der sich in das von den Maxillen gebildete untere Rohr der Saugborste fortsetzt.

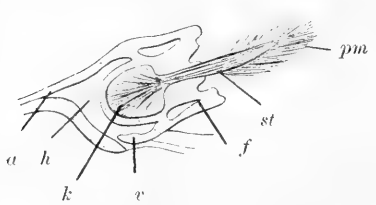


Fig. 249. *Pyrrhocoris apterus*. Wanzenspritze, stark vergrößert. *f* Rumpfflasche, *v* Ventil, *k* Kolben, *h* Hohlraum, *a* Ausführungsgang, *st* Kolbenstange, *pm* Pumpmuskeln (nach Wedde).

Was das Vorkommen und die Bedeutung der „Wanzenspritze“ betrifft, so fehlt dieselbe keiner einzigen Art der Hemipteren und Cicaden. Ebenso ist sie bei den Aphiden und Cocciden vorhanden, dagegen fehlt diese Einrichtung bei den Pediculiden und Mallophagen, die meist im Besitze von beißenden Mundwerkzeugen sind.

Es ist mehrfach behauptet worden, daß die Spritze bei der Nahrungsaufnahme als Saugorgan funktioniere, indessen kann davon nicht die Rede sein, da gar keine Verbindung mit dem Pharynx besteht. Vielmehr fungiert der Pumpapparat nur zur Weiterbeförderung des Speichelsekretes nach außen. Auf einen bestimmten Reiz hin kontrahiert sich der Pumpmuskel, spannt den hinteren elastischen Chitinring der Spritze, zieht den Kolben zurück und erweitert dadurch den Hohlraum der Pumpe. Zu gleicher Zeit öffnet sich das Klappenventil über den Einmündungsstellen der Drüsen, das Sekret fließt ein und füllt die Spritzflasche an. Nun hört die Muskelkontraktion auf, und es wirkt die Spannung des Chitinringes. Der Kolben schnellt zurück, schließt das Ventil, und die Flüssigkeit wird durch den Kanal, dessen Wände auf den hohen Druck auseinanderweichen, in das Maxillarrohr und so nach außen befördert. (Wedde.)

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei den blutsaugenden Rhynchoten die Speichelspritze viel weniger entwickelt erscheint, als bei den von Pflanzensäften lebenden. Wedde ist daher geneigt, anzunehmen, daß bei allen von tierischer Flüssigkeit lebenden Hemipteren der Spritzapparat durch weniger energischen Gebrauch eine mehr oder minder weitgehende Reduktion erfahren hat. Die Bedeutung der Wanzenspritze bei den phytophagen Rhynchoten sieht Wedde darin, „daß durch Injektion des stark alkalinischen Speicheldrüsensekretes ein verstärkter Säftezufluß nach der verwundeten Stelle hin bewirkt wird.“ Wir werden gleich sehen, daß das Sekret in Wirklichkeit einem ganz anderen Zwecke dient. Der Vorgang des Saugens bei den Schnabelkerfen würde sich demnach nach Wedde folgendermaßen vollziehen: „Hat das Tier Nahrungsbedürfnis, so durchbohrt es mit der spitzigen scharfen Borste die pflanzlichen oder tierischen Gewebe. Ist dann die Borste in der Wunde durch ihre Häkchen und Zähnchen fixiert, so erfolgt die Injektion des Speicheldrüsensekretes. Jetzt erst beginnt das eigentliche Saugen. Die vier Dilatatores des Pharynx kontrahieren sich in der früher angegebenen Reihenfolge, erweitern das Lumen des Schlundkopfes und schaffen so einen luftverdünnten Raum in demselben. Die Nahrungsflüssigkeit steigt daher aus dem angestochenen Gewebe in dem Maxillarrohr auf in den Pharynx. Sobald dieser gefüllt ist, tritt Muskelerschlaffung ein, aber das Zurückströmen der aufgesogenen Nahrung wird einmal durch die Flüssigkeitssäule im Saugrohr verhindert und ferner dadurch, daß die Kontraktion des ersten M. dilat. pharyngis aufhört und damit der vordere Abschnitt des Schlundkopfes sein ursprüngliches, enges Lumen wieder erhält. Durch ein sukzessives Nachlassen der Kontraktion der übrigen Muskelgruppen wird die Nahrung dann immer weiter vorwärts gepreßt und endlich in den Magen (Mitteldarm) befördert. Daß bei dem Saugakt das lange Maxillarrohr außerdem wie eine Kapillarröhre wirkt und zumal bei den Aphiden und Cocciden das Aufsteigen der Flüssigkeit wesentlich fördert, ist ohne weiteres klar (Wedde, 234).

Sehr interessante Aufschlüsse über das Saugen der Pflanzenläuse haben wir in neuerer Zeit (1891) durch die Untersuchungen Büsgens (38) über die Bildung des Honigtaus erhalten. Er lieferte den Nachweis, daß die Saugborsten oft außerordentlich tief in das Innere des angestochenen Pflanzenteiles eindringen und dabei natur-

gemäß eine Menge von Hindernissen zu überwinden haben, ehe sie zu der Nahrung spendenden Zelle gelangen. Zuerst sind die Außenwände der Epidermiszellen zu durchbohren, die oft noch einen Wachsüberzug besitzen, der den Saugkanal zu verstopfen droht. Hierauf muß der Rüssel entweder in den Intercellularlücken vorgeschoben werden oder er muß noch eine ganze Reihe anderer Zellen durchdringen. Alle diese Widerstände werden von den Oberkieferborsten

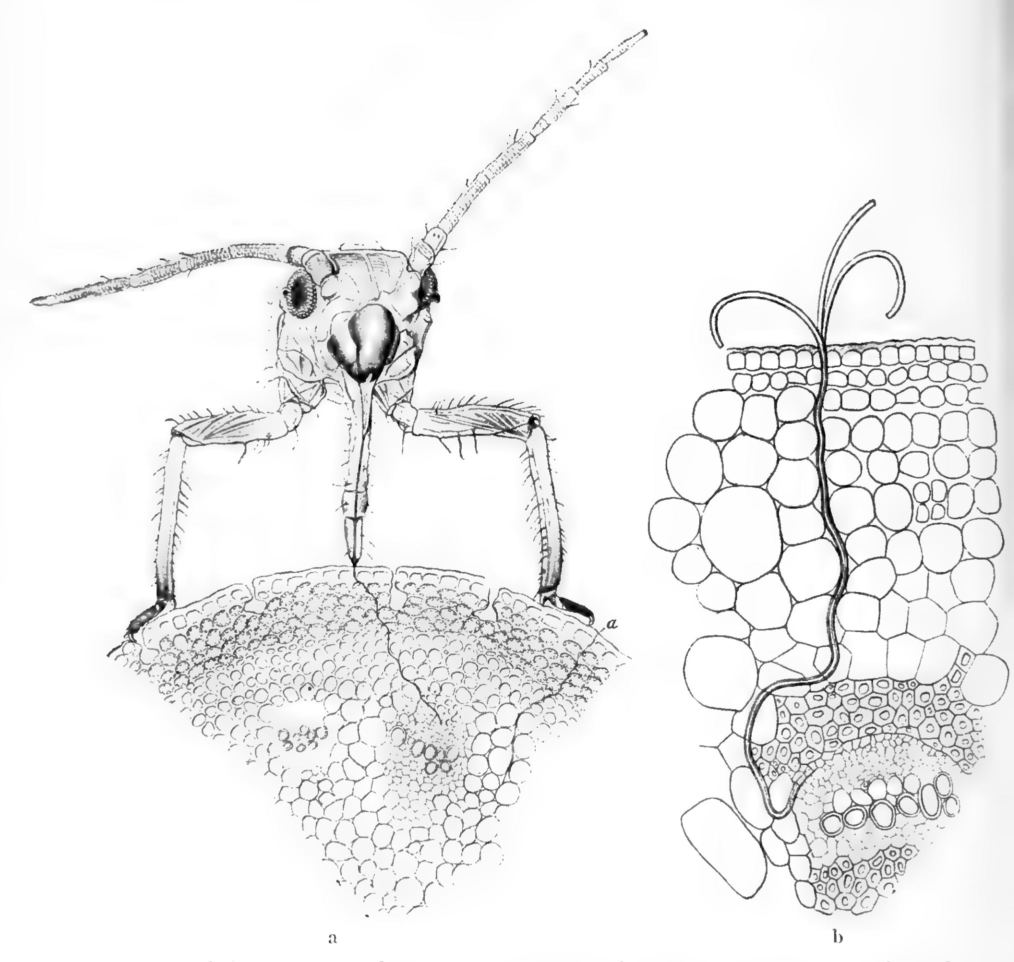


Fig. 250. a Vorderteil von *Aphis Papaveris* in Saugstellung an einem Stengelquerschnitt von *Papaver collinum*. Bei *a* ein leerer Stichkanal (Probestich). Der andere Stichkanal im Weichbast verzweigt. b Borstenbündel von *Aphis Cardui* im Stengel von *Carduus crispus*.

überwunden. Ist das Saugrohr schließlich an Ort und Stelle gelangt, so wird es allein in die Nährzelle eingestochen, während die Oberkieferborsten außerhalb derselben verbleiben, vielleicht mit ihren Rauhigkeiten, wo solche vorhanden sind, gleichsam verankert, und verhindern so, daß während des Saugprozesses der ganze Apparat sich von der Stelle bewegt. J. H. List, der starke Zähne an den Stech-

borsten von *Orthezia cataphracta* (einer Schildlaus) beschreibt, ist der Ansicht, daß dieselben beim Einbohren der Borsten wie eine Säge wirken.

Es lassen sich nach BÜSGEN drei verschiedene Typen des Stiches unterscheiden. Im ersten Falle handelt es sich um Einstich in Cambium oder Siebteile unter völliger Umgehung der sonstigen Parenchymzellen, im zweiten um Stich ins Parenchym unter Durchbohrung der Zellen, im dritten Falle endlich wieder um Einstich in Cambium oder Siebteile, aber unter Durchbohrung der zu passierenden Zellen, ähnlich wie im zweiten Typus. Ein Beispiel für den ersten Typus zeigt Fig. 250 b von *Aphis cardui*. Man sieht, daß das Tier in die Zwischenwand zwischen zwei Epidermiszellen eingestochen hat. Auch weiterhin verlaufen die Borsten zwischen den Zellen, diese auseinanderdrängend und unter Hin- und Herbiegen den Richtungen ihrer schwach gebogenen Wände folgend. So gelangt das Bündel bis zu den Sekretschläuchen, deren Wände zu dünn sind, um eine

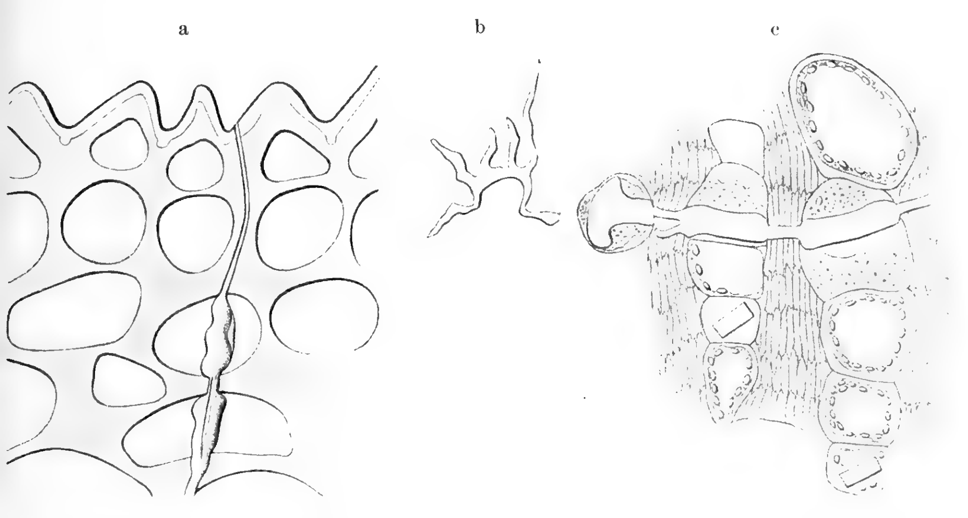


Fig. 251. a Aeußerer Teil eines Stichkanals von *Aphis Viburni* im Blatte von *Viburnum Opulus*. b Verzweigung eines Stichkanals von *Aphis Viburni* im Weichbast eines Blattnerven derselben Pflanze. c Stichkanal in der Rinde von *Picea alba* (*Lachnus Pinicola* [?]).

Spaltung zuzulassen. Es dringt daher in sie ein, um aber bald ein neues Hindernis in den Bastfasern zu finden, deren außerordentlich dicke Membranen das Tier nicht zu durchbohren vermag. Dieselben werden daher umgangen, indem die Borsten senkrecht zu ihrer bisherigen Richtung einen Sekretschlauch nach dem andern durchstechen, bis sie in den Markstrahl zwischen zwei Bündeln gelangen. Hier biegt die Spitze des Borstenbündels plötzlich nach rückwärts um und gelangt so in den Weichbast. Dort macht sie Halt. Offenbar ist nun die Stelle erreicht, wo das Saugen beginnen kann. Auch *A. papaveris* zielt beim Stich nach dem Weichbast der Gefäßbündel und schiebt ihre Saugborsten zwischen den Zellen und zum Teil innerhalb der Mittellamelle vor (Fig. 250 a). Auch manche der von BÜSGEN untersuchten Schildlausstiche schließen sich dem ge-

schilderten Typus an, während bei anderen das Borstenbündel die Epidermis an beliebigen Stellen durchsticht und dann durch die Zellumina bald mehr, bald weniger tief in das Blatt eindringt. Manchmal stechen die Schildläuse nicht senkrecht ein, sondern das Borstenbündel nimmt nach einiger Zeit eine schiefe, nicht selten der Oberfläche nahezu parallele Richtung an. Unter mancherlei Windungen, die es in einem Kreise fast wieder zur Einstichsstelle zurückführen können, durchsticht es die Zellen, sich der Epidermis bald nähernd, bald sich wieder entfernend.

Das Aufsuchen von Stichkanälen in Schnitten von Pflanzengeweben wird wesentlich dadurch erleichtert, daß dieselben vielfach von einer Scheide stark lichtbrechender Substanz umgeben sind, welche namentlich an den Stellen besonders deutlich entwickelt erscheint, wo die Saugborsten durch Zellumina oder Intercellularräume durchtreten (Fig. 251 a, b). Bisweilen kommt es in den letzteren zur Bildung zapfenartiger Fortsätze, die vom Stichkanal nach ver-

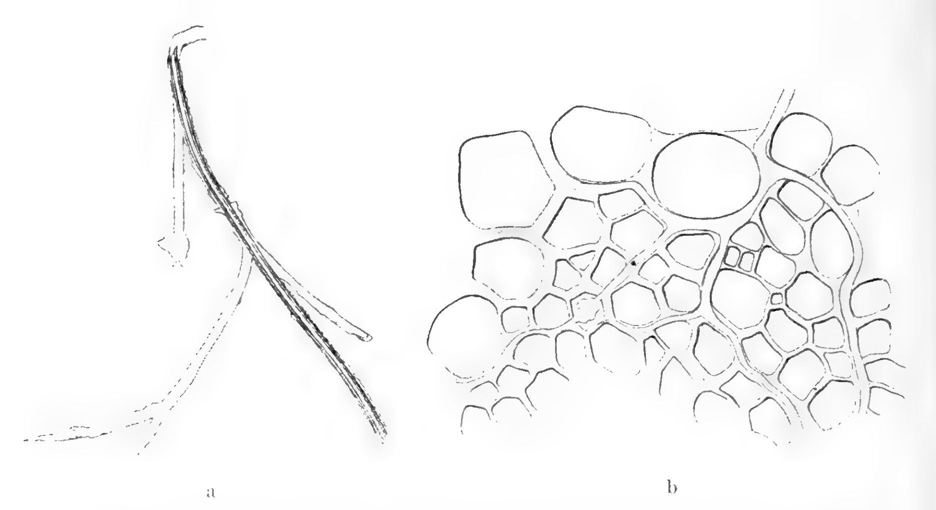


Fig. 252. a Stichkanal im Parenchym von *Opuntia chimochyla* mit darin steckendem Borstenbündel. b Verzweigung eines Stichkanals im Bast des Stengels von *Papaver collinum*.

schiedenen Richtungen ausstrahlen. Nach dem Verhalten gegen Reagentien zu schließen, besteht die Masse der Scheide aus einer eiweißartigen Substanz. Sie färbt sich mit Millons Reagens so intensiv rot, daß man diese Färbung zur Aufsuchung der Stichkanäle verwerten kann und gibt sehr deutlich die violette Biuret-Reaktion. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß wir es hier mit einem Sekret der Pflanzenläuse zu tun haben, welches aus den Speicheldrüsen stammt und besonders durch die Eigenschaft charakterisiert wird, sofort nach der Entleerung zu erstarren. In diesem Zustande bleibt dann die feste Masse auch nach dem Zurückziehen der Saugborsten aus dem Gewebe erhalten, ja es scheint, daß die Tiere auf dem Rückwege den Stichkanal mit neuen Mengen jener Masse erfüllen, so daß sein Lumen ganz verschwindet oder nur als sehr feiner Stich noch erkennbar ist.

Auf den ersten Blick sehr überraschend ist das häufige Vorkommen verzweigter Stichkanäle (Fig. 252a, b), namentlich in den Siebteilen der Gefäßbündel, die oft von einem komplizierten Kanalsystem durchzogen erscheinen (Fig. 252b), fast immer verlaufen die Aeste intercellulär und nur ihre äußersten Enden lassen sich ins Innere von Zellen verfolgen. Die biologische Bedeutung der Scheidensubstanz ergibt sich aus der Betrachtung der Folgen, welche ihre Aussonderung nach sich zieht. Fast überall bildet sie ein allseitig geschlossenes Rohr, welches dem Borstenbündel dicht anliegt und nur da Unterbrechungen zeigt, wo es durch Cellulose ersetzt ist, d. h. an den Stellen, wo das Borstenbündel im Innern von Zellwänden verläuft. Es ist leicht ersichtlich, daß das starre Rohr Krümmungen der Saugborsten beim Auftreffen auf festere Teile (Zellwände) verhütet. „Es sorgt dafür, daß der Druck in möglichster Stärke sich bis zu den Borstenspitzen fortpflanzt und liefert somit eine der wesentlichsten Bedingungen für ein kräftiges Vordringen derselben" (Büsgen). Man erkennt nun auch, daß die erwähnten Verzweigungen der Stichkanäle so entstehen, daß die Saugborsten erst in irgendeiner Richtung bis in den Weichbast oder das Cambium einstechen und dann eine kurze Strecke weit zurückgezogen werden, um in wechselnder Richtung immer wieder in dieselben einzudringen. „Die Spitze des Saugorganes besucht auf diese Weise immer Cambium- resp. Weichbastzellen und wir müssen annehmen, daß das geschieht, um bald hier, bald dort Tribut zu erheben." Es ist bekannt, daß in den betreffenden Zellen gelöste Eiweißstoffe reichlich enthalten sind; daneben fehlen auch nicht die zur Honigtaubildung erforderlichen Kohlehydrate. Während in solchen Fällen (erster und dritter Typus) die offenbar nahrungsreichsten, aber in der Tiefe gelegenen Zellen unter Ueberwindung von tausenderlei Schwierigkeiten aufgesucht werden, ohne daß auch nur der Versuch gemacht wurde, die oberflächlicheren Parenchymzellen auszuplündern, lehrt die Untersuchung der Stiche des zweiten Typus, daß dieselben in keiner Beziehung zum Gefäßbündel stehen. Bei einer auf Cattleya gefundenen Schildlaus würde, wie Büsgen bemerkt, die Länge der Borsten vollkommen ausreichen, um in den Siebteil einzudringen. Dennoch geschieht dies nicht, sondern das Saugrohr dringt von einer Parenchymzelle zur andern vor und erschöpft Zelle auf Zelle. Die außerordentliche Länge der Borsten erklärt sich in diesem Falle nicht daraus, daß sie tief im Gewebe den Weichbast aufzusuchen hätten, sondern sie ist notwendig, um eine genügend große Anzahl von auszusaugenden Zellen in den Bereich des Tieres zu bringen, welches bald nach seiner Geburt sich nicht mehr von der Stelle bewegt (Büsgen).

5. Lepidopteren.

Im Vergleich zu dem außerordentlich komplizierten Mundapparat der Hymenopteren und Hemipteren, sowie der Dipteren erscheint der „Rüssel" der Schmetterlinge verhältnismäßig einfach, freilich findet sich aber auch hier noch eine Fülle der wunderbarsten Einrichtungen, die dieses Organ gerade in seiner Spezialisierung für das Saugen flüssiger Nahrung zu einem außerordentlich interessanten Objekte machen (vgl. Kirbach, 111).

Es war schon früher davon die Rede, daß der in der Regel spiralig zwischen den Palpi labiales aufgerollte Rüssel den hier allein gut entwickelten vorderen Maxillen entspricht. Seine Länge schwankt zwischen außerordentlich weiten Grenzen. Bei den meisten Sphyngiden erreicht oder übertrifft dieselbe gar die Länge des ganzen Körpers, einen mittellangen Rüssel besitzen die Tagfalter, Eulen und die meisten Motten, kurz aber sehr kräftig ist derselbe bei *Acherontia atropos* und bei den Spannern, nur in Form eines kurzen Fädchens ausgebildet erscheint er bei *Lucerinthus, Cossus* und allen den Spinnern, bei denen er nicht wie oft, ganz rudimentär geworden ist, und sich nur noch in Gestalt zweier kleiner warziger Stummel neben dem Munde zeigt. Durch Aneinanderlegen der beiden lang ausgezogenen Maxillen gebildet, repräsentiert der Rüssel ein von der Basis nach der Spitze zu sich verjüngendes, zylindrisches Organ mit einem zentralen Kanale, der sich vorn nach außen öffnet, während sein anderes Ende nach der Mundöffnung hinführt. Die konvexe Außenseite zeigt eigentümliche Flecken oder streifenförmige Verdickungen der Chitinwand, die sich meist durch dunklere Färbung vom helleren Grunde abheben. Die Bedeutung dieser Querstreifen geht aus ihrer Anordnung ohne weiteres hervor. Als Verdickungen

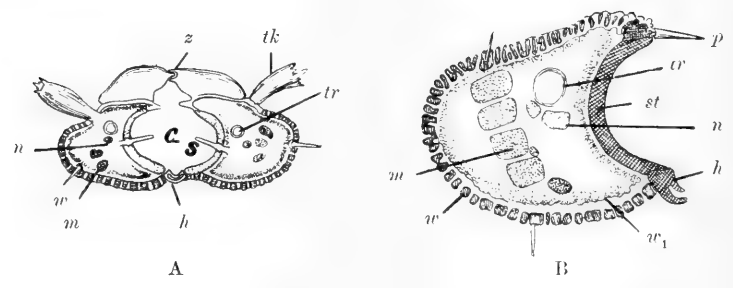


Fig. 253. *Vanessa Io.* A Querschnitt durch den Rüssel in der Nähe der Spitze die vertikalen Verschlußplatten der Oberseite zeigend. *c* Rüsselkanal, *s* Rinnenstifte, *h* unterer Verschluß, *m* Muskeln, *n* Nerv, *tr* Tracheen, *tk* Saftbohrer, *z* Zahnverschluß, B Querschnitt einer Rüsselhälfte (Maxille), stärker vergrößert. *st* Chitinwand der Rinne, *p* obere Verschlußplatte, w_1 innere Schicht, *w* äußere Schicht mit eingelagerten Chitinkörpern (nach Kirbach).

der Chitinwand der Maxillen dienen sie, wie die Drahtwindungen in starken Gummiröhren, zur Festigung derselben, halten die Wölbungen in ihrer Lage, gestatten aber zugleich dadurch, daß sie dünnere Membranen zwischen sich nehmen, bedeutende Biegungen und Krümmungen. Je kräftiger der Rüssel ausgebildet ist, desto stärker sind auch diese Querleisten. Die Auflösung in einzelne Flecken ermöglicht natürlich stärkere Krümmungen, deshalb sehen wir dieselbe namentlich in der Nähe der Spitze, die bei der Einrollung in die Spirale am stärksten beteiligt ist. An Querschnitten erkennt man (Fig. 253 B), daß die Wand sich im wesentlichen aus zwei Schichten aufbaut, einer inneren durchsichtigen und einer äußeren, die in eine sonst ähnliche Grundmasse dunkle, würfelförmige Chitinkörper eingelagert enthält, die ihre breiten Flächen immer nach außen kehren und indem sie über die Grundmasse vorgewölbt sind, jene Chitinflecken bilden.

An der Spitze der Maxillen finden sich an der Oberfläche eigentümlich modifizierte Haargebilde, die sogenannten „Saftbohrer" BREITENBACHS (25—28), deren Form in den einzelnen Fällen sich sehr wechselnd gestaltet. Bei *Pieris* bilden sie z. B. nur wenig über die Außenfläche vorragende Zylinder, die von einem kurzen dünnen Schafte überragt werden. In progressiver Entwicklung tritt dann in anderen Fällen der Zylinder immer mehr gegen den Schaft hervor, erhebt sich immer höher, während umgekehrt der Schaft sich reduziert, so daß schließlich eine Form, der „Saftbohrer" erscheint, bei der auf der gewölbten Endfläche des zylinder- oder tonnenförmigen Stückes als kleines helles Zäpfchen der ursprüngliche Schaft aufsitzt. Oft erhält die obere platte Endfläche einen Kranz winziger, aber sehr scharfer Zähne (Fig. 253 A) oder der Zylinder löst sich in 3—4 übereinanderliegende Ringe auf, deren jeder auf seinem nach außen und oben gekehrten Rande einen gleichen Zahnkranz trägt, oder es treten an Stelle des Zylinders 4—6 senkrecht auf einem Mittelstab stehende Längsplatten, so daß der Querschnitt sternförmig erscheint. An diesen können wieder Zahnbildungen in übereinanderstehenden Reihen auftreten. Als letztes Glied der Reihe seien noch die Saftbohrer von *Ophideres*, *Archaea Eggbolia* und anderen Früchte anbohrenden Faltern erwähnt, bei denen die Papille, die sonst der Endfläche aufsitzt, ganz fehlt, während der Zylinder stark entwickelt, hakig nach aufwärts gekrümmt und an seinem oberen Ende zugespitzt ist (KIRBACH).

Diese Saftbohrer stehen meist in 2—3 Reihen angeordnet. REAUMUR hielt diese Gebilde für Saugwarzen, die den Saft der Blumen aufsaugen und in den Rüsselkanal leiten sollten. Andere vergleichen sie den Fingern der Hand, vermittels deren der Schmetterling den Honig herausholt, um ihn dann durch Einrollen des Rüssels nach dem Munde überzuführen. NEWPORT faßte sie dagegen als Tastorgane auf, während BREITENBACH in ihnen mechanisch beim Anfressen pflanzlicher Gewebe tätige Organe erblickt. Erst in zweiter Linie gesteht er ihnen eine Vermittelung tastender Empfindungen zu. FRITZ MÜLLER spricht sie als Geschmacksorgane (Schmeckstifte) an, während KIRBACH wohl das Richtige getroffen hat, indem er die einfacheren Formen als „Tastzäpfchen" bezeichnet und nur die bezahnten als „Saftbohrer" im Sinne von BREITENBACH gelten läßt.

Was nun die konvexe Innenseite der beiden rinnenartig ausgehöhlten, den Rüssel bildenden und seinen Zentralkanal begrenzenden Maxillen betrifft, so erscheint im Querschnitt die Wandung der Rinne als eine homogene, hellgelbe Chitinlamelle (Fig. 253), die an ihrem oberen und unteren Rande da, wo sie nach außen umbiegt, die Verschlußapparate trägt. Eingelagert in die Wand der Rinne finden sich immer den Haaren oder gewissen Formen der Tastzäpfchen ähnliche Chitinbildungen („Rinnenstifte", Fig. 253 A), in ziemlich gleichen Abständen längs des ganzen Rüssels, deren wahrscheinliche Funktion nach KIRBACH die Prüfung der aufzusaugenden Flüssigkeit auf ihre Quantität und dann auch in gewisser Beziehung auf ihre Qualität ist. Sie bringen es dem Tier zur Perzeption, ob überhaupt Flüssigkeit und in welchen Mengen dieselbe im Kanal emporsteigt, und andererseits prüfen sie dieselbe auf etwa mitgerissene, kleine Partikelchen der pflanzlichen Gewebe oder sonstige beigemengte feste Substanzen, wie kleine Körnchen oder Kriställchen und Aehnliches.

Auch eine Prüfung der Flüssigkeit auf ihre Konsistenz und Zähigkeit werden sie gestatten, eine Leistung, die für das Tier um so wichtiger ist, als es nach dem Grade der Zähigkeit ein entsprechendes Quantum des Sekretes der Speicheldrüsen beizumischen hat.

Es war schon wiederholt davon die Rede, daß durch das enge Zusammenlegen der beiden halbrinnenförmigen Maxillen der Saugkanal gebildet wird. Es muß aber hier noch auf die betreffenden Verschlußapparate näher eingegangen werden, die auf der Ober- und Unterseite sehr verschieden gebaut sind. Um an ein konkretes Beispiel anzuknüpfen, finden wir bei *Pieris brassicae* die einander zugekehrten oberen Ränder der Maxillen besetzt mit einer Reihe dicht aneinander stehender dünner Chitinplatten. Diese Platten (Fig. 254), die horizontal verlaufen, sind bedeutend länger als breit und krümmen sich türkensäbelähnlich nach der Rüsselspitze zu. Auf Querschnitten erscheinen sie als scharf zugespitzte dolchähnliche helle Fortsätze der Randleiste (Fig. 253 B). An beiden Maxillen stehen sich die Platten direkt gegenüber. Der Verschluß kommt dadurch zustande, daß die Platte der einen Maxille sich zwischen die beiden Platten der anderen einschiebt. Das Ganze erscheint dann ähnlich einem Flechtwerk. Wie fest diese ineinander greifenden Platten die beiden Rüsselhälften zusammenhalten, ergibt sich bei dem Versuche, dieselben zu trennen, es gehört eine verhältnismäßig bedeutende Kraft dazu.

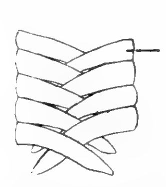


Fig. 254. *Pieris brassicae.* Obere Verschlußplatten des Rüssels, um die Art ihres Ineinandergreifens zu zeigen (nach Kirbach).

Bei anderen *Pieris*-Arten oder verwandten Formen wird der obere Verschluß durch senkrecht zur Achse des Rüssels stehende Platten von nahezu dreieckiger Form gebildet, welche auf der einen Maxille an der Spitze ausgehöhlt sind, während auf der Gegenseite Zähne entwickelt sind, die in die Auskehlungen der gegenüberstehenden Platten einpassen und so einen ganz festen Verschluß herstellen (Fig. 253 A).

Wesentlich anders wird der Zusammenschluß der Maxillen an der ventralen Seite hergestellt (Fig. 253 A, B), indem es sich beiderseits um Doppelhaken aus Chitin handelt, welche, wie die Figuren zeigen, ineinander greifen.

„Ueberblicken wir jetzt noch einmal im Zusammenhang alle über die äußeren Verhältnisse der Maxillen gefundenen Tatsachen, den Bau der äußeren Fläche mit ihren Querleisten, der gleichfalls quergestreiften Rinne und der Vorrichtungen zur Verbindung der beiden Hälften des Rüssels und zum Verschluß des durch ihr Aneinanderlegen geschaffenen Kanales, so tritt uns überall das eine Grundprinzip entgegen, bei möglichst großer Festigkeit doch dem Rüssel eine ausgedehnte Beweglichkeit zu verschaffen.“

Es bleibt noch übrig, die im Innern der hohlen Maxillen gelegenen Teile einer näheren Erörterung zu unterziehen. Außer einem Tracheenzweig und Nerven handelt es sich dabei vor allem um Muskeln, welche insbesondere das Ausstrecken des in der Ruhe spiralig aufgerollten Rüssels vermitteln. Berücksichtigt man zunächst den basalen Teil desselben, so kann man leicht Fasern (Fig. 255 A) nachweisen, welche sich zwischen Kopf und Maxille inserieren und

von da aus schräg nach der oberen Decke der letzteren hinziehen. Durch ihre Kontraktion wird diese Oberseite selbst und damit natürlich die ganze Maxille in ihrem Ladenteil abwärts gezogen, d. h. eine Bewegung ausgeführt, die nach vorhergegangener Einrollung in die Spirale den ganzen Rüssel dichter an die Unterseite des Kopfes und damit tiefer zwischen die stützenden und schützenden Palpen hereinzieht. Eine entgegengesetzte Anordnung, wie die Muskeln der Basis, zeigen die der Lade (Fig. 255 B). Zwar ebenfalls diagonal den Innenraum der Maxille durchsetzend, inserieren sich diese jedoch an der oberen Wandung und gehen dann schräg abwärts in der Richtung nach der Rüsselseite zur Unterseite, dort ihren zweiten Fixationspunkt findend. Auf Querschnitten erscheinen diese Muskeln (Fig. 253 B) als übereinander liegende Flächen. „Wie die Anordnung dieser Ladenmuskeln die umgekehrte wie bei den Basalmuskeln ist, so ist natürlich auch ihre Wirkung eine umgekehrte; sahen wir als Hauptleistung der sich kontrahierenden Muskeln der Basis einen Zug nach abwärts, so wird die Kontraktion der Muskeln der Laden sich hauptsächlich in einem Zuge nach aufwärts äußern, sie streckt den durch

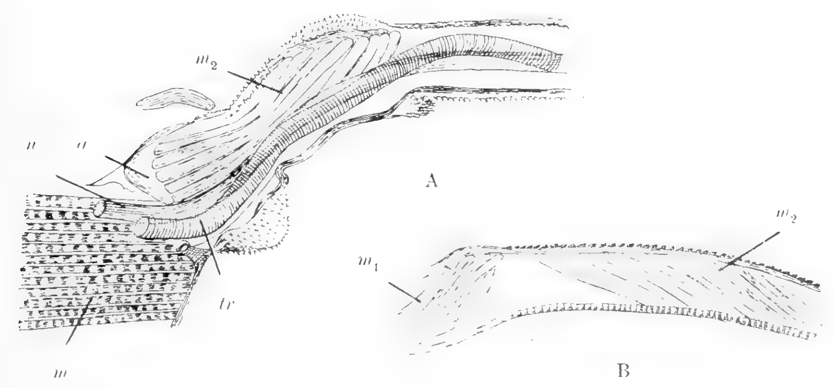


Fig. 255. *Vanessa Io.* A Längsschnitt durch die Maxillenbasis. m im Kopf gelegene Muskeln, a Scheidewand zwischen Kopf und Maxille, n Nerv, tr Trachee, m_2 Basalmuskeln. B Längsschnitt durch die Basis und einen Teil einer Maxille. m_1 Muskeln der Basis, m_2 Muskeln der Lade selbst (nach KIRBACH).

elastische Kräfte in die Spirallage eingerollten Rüssel gerade" (KIRBACH).

Nach der im vorstehenden gegebenen Schilderung der äußeren Mundteile der Schmetterlinge bleibt jetzt noch übrig, die innerhalb des Kopfes gelegenen „inneren Mundteile" zu betrachten, welche, mit den ersten verbunden, die Nahrungsaufnahme vermitteln.

Entfernt man bei einem Schmetterling die Scheitel- und Stirndecke des Kopfes, so bemerkt man im Kopfe ein rundliches oder eiförmiges Gebilde, sozusagen einen Sack, der, an der Vorderwand des Kopfes angewachsen, durch mehrere (5) Muskelbündel, die nach Stirn- und Scheiteldecke laufen, in einer schwebenden, nahezu horizontalen Lage erhalten wird (Fig. 256 A). Die untere Fläche dieses „Schlundkopfes" wird durch eine horizontal gelegene, etwas nach unten gewölbte Chitinplatte gebildet (Fig. 256 B, C), unterhalb der Schlundplatte bilden starke gangliöse Massen einen förmlichen Belag (Geschmacksorgan?).

Die obere Decke des Schlundkopfes, die sich nach hinten in den Oesophagus fortsetzt, besteht im wesentlichen aus zwei Muskellagen, deren Basis eine dünne Chitinlamelle (Fig. 256 C *d*) bildet. An dieser Membran heften sich die erwähnten 5 Deckenmuskeln an. Ueber sie hin aber verläuft zunächst eine dicke Lage von Längsmuskeln, über die eine zweite aus Ring- oder Quermuskeln gebildete Schichte hinzieht.

Der Schlundkopf als Ganzes bildet einen allseitig, mit Ausnahme zweier in der Mittellinie vorn und hinten gelegener Oeffnungen, geschlossenen Raum. Aus dem Rüsselkanal führt der „Mundkanal" direkt in denselben hinein. An seiner Einmündungsstelle liegt die „Mundklappe", ein von

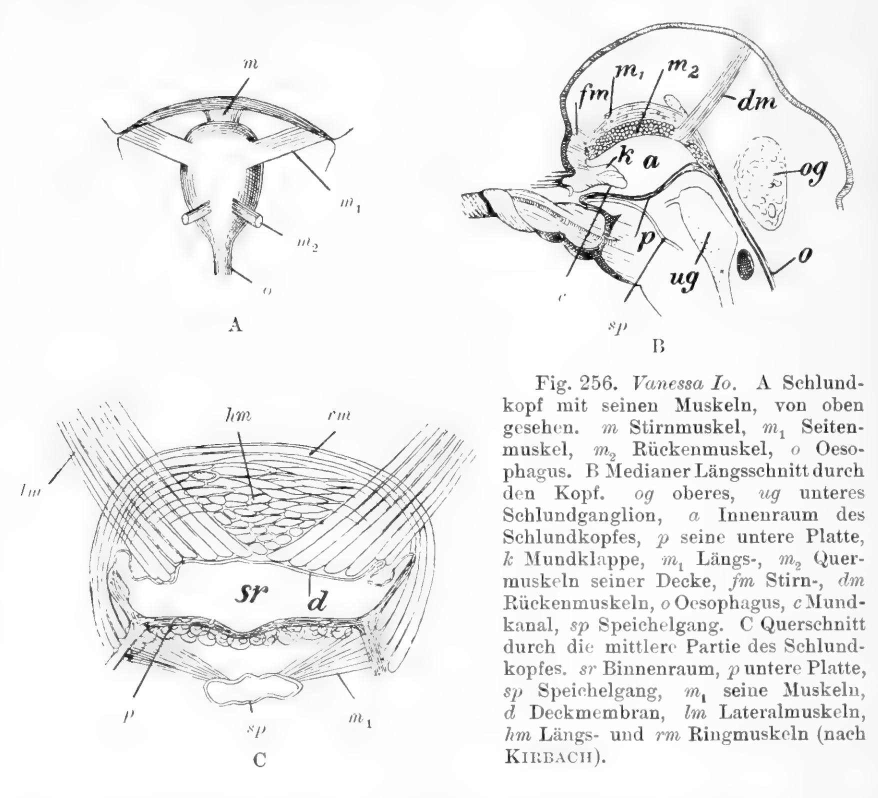


Fig. 256. *Vanessa Io.* A Schlundkopf mit seinen Muskeln, von oben gesehen. *m* Stirnmuskel, m_1 Seitenmuskel, m_2 Rückenmuskel, *o* Oesophagus. B Medianer Längsschnitt durch den Kopf. *og* oberes, *ug* unteres Schlundganglion, *a* Innenraum des Schlundkopfes, *p* seine untere Platte, *k* Mundklappe, m_1 Längs-, m_2 Quermuskeln seiner Decke, *fm* Stirn-, *dm* Rückenmuskeln, *o* Oesophagus, *c* Mundkanal, *sp* Speichelgang. C Querschnitt durch die mittlere Partie des Schlundkopfes. *sr* Binnenraum, *p* untere Platte, *sp* Speichelgang, m_1 seine Muskeln, *d* Deckmembran, *lm* Lateralmuskeln, *hm* Längs- und *rm* Ringmuskeln (nach Kirbach).

einer zarten Chitinmembran umhüllter, stark muskulöser Zapfen, der sich von oben her quer vor den Eingang in den Mundkanal legt. Wie Fig. 257 zeigt, heben die einen Muskeln bei ihrer Kontraktion den Zapfen in die Höhe und stellen dadurch eine freie Kommunikation zwischen dem Rüsselkanal und dem Schlundkopf her, die anderen dagegen pressen ihn gegen die Oeffnung des Mundganges und sperren so den Schlundkopf nach außen ab.

Wie bei allen saugenden Insekten spielt auch bei den Schmetterlingen die Beimischung von Speichel zur aufgenommenen Nahrung, bezw. bei der Nahrungsaufnahme selbst eine wichtige Rolle. Jede der beiden im Thorax gelegenen Speicheldrüsen leitet ihr Sekret durch einen besonderen Ausführgang nach dem Kopfe, wo sich dann

beide unterhalb des Schlundkopfes zu einem unpaaren, in der Mittellinie liegenden Ductus ejaculatorius vereinigen, der am unteren Mundrand, unmittelbar unter dem vorderen Ende des Mundkanales und direkt über dem Anfang des Rüsselkanales ausmündet. An die Decke dieses Ductus ejacul. treten seitlich von den beiden Cristen und von der Unterseite der Schlundplatte starke Muskelbündel heran (Fig. 256 C m_1), deren Kontraktion die Decke hebt und nach oben wölbt, so daß eine große Menge Speichel aufgesaugt wird. Die Erschlaffung dieser Muskeln läßt dann die Decke des Speichelganges in ihre frühere Lage zurücksinken, so daß das Sekret, diesem Drucke nachgebend, nach außen gespritzt wird und in den Rüsselkanal eintritt. Auf diese Weise kann der Nahrung eine gewisse Menge Speichel beigemischt werden, zugleich aber fließt ein Teil davon nach abwärts, um, aus der Rüsselmündung austretend, entweder zähe Substanzen leichtflüssiger zu machen oder feste aufzulösen. Schon Réaumur ließ einen Schmetterling an einem Stück Zucker saugen und sah, wie ein Teil desselben an den Stellen, welche der Rüssel berührt hatte, erweicht und ein wenig aufgelöst wurde.

Der Mechanismus des Saugens gestaltet sich demnach folgendermaßen: „Hat der Falter einen Ort gefunden, an dem er Nahrung vermutet, so prüft er denselben zunächst mit den Tastkörperchen des

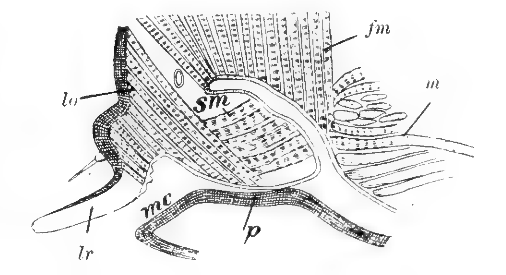


Fig. 257. *Vanessa Io.* Medianer Längsschnitt durch die vordere Partie des Schlundkopfes (Muskeln der Mundklappe). *mc* Mundkanal, *lr* Oberlippe, *lo* Hebemuskeln der Mundklappe, *p* Schlundklappe, *sm* innere Senkmuskeln der Klappe, *fm* Stirn- und Längsmuskeln (*m*) der Schlundkopfdecke (nach Kirbach).

ausgestreckten Rüssels, setzt eventuell, wenn nötig, seine Saftbohrer an und taucht dann die Rüsselspitze in die betreffende Flüssigkeit ein, mischt ihr auch wohl vorher, wenn dieselbe sehr zähe ist, oder wenn ein fester (aber löslicher) Nahrungsstoff aufgenommen werden soll, mit Hilfe der Speichelspritze eine bestimmte Quantität Sekret bei. Jetzt beginnt der Pumpapparat des Schlundkopfes seine Tätigkeit. Stirn-, Seiten- und Rückenmuskeln kontrahieren sich und ziehen dadurch die im Ruhezustand der Schlundplatte dicht aufliegende Decke des Schlundkopfes in die Höhe, so daß, da die Platte in ihrer horizontalen Lage festgehalten wird, ein großer tonnenförmiger Raum geschaffen wird. Gleichzeitig hat sich der Hebemuskel der Mundklappe mitkontrahiert, so daß der Mundkanal und damit der Rüsselkanal mit dem fast luftleeren Schlundkopf in Kommunikation tritt. Der Druck der Atmosphäre treibt die Flüssigkeit im Rüsselkanal in die Höhe. Ist nun ein Teil der durch die Rinnenstifte auf Quantität und Qualität geprüften und durch die Speichelspritze mit Speichel imprägnierten Flüssigkeit in den Schlundkopf eingetreten, so beginnen die Deckenmuskeln zu erschlaffen, während die Längs- und Quermuskeln sich kontrahieren. Ihre Zusammenziehung beginnt vorn am Mundkanale. Infolge ihres Druckes und infolge eigener Muskel-

wirkung legt sich die Mundklappe fest vor den vorderen Ausgang. Die Kontraktion schreitet dann von Quermuskel zu Quermuskel (peristaltisch) nach hinten fort, immer die Decke nach der Schlundplatte hinabdrückend. Da ein Ausweichen nach vorn nicht möglich ist, so wird die Flüssigkeit nach dem Oesophagus zu verdrängt und endlich bis auf den letzten Rest in denselben hineingepreßt. Diesem ersten Akte folgt ein gleicher zweiter. Längs- und Quermuskeln erschlaffen, die Deckenmuskeln ziehen sich zusammen, die Mundklappe macht durch ihr Heben die vordere Oeffnung wieder frei und ein zweiter Strom Flüssigkeit dringt in den Schlundkopf ein. So folgt ein Akt dem andern, und zwar arbeitet der ganze Mechanismus so exakt und so schnell, daß ein kontinuierlicher Strom im Rüsselkanal emporsteigt. Ist dann die Nahrungsquelle erschöpft, so lassen die Diagonalmuskeln der Maxillen in ihrer Spannung nach, und das elastische System beginnt zu wirken, der Rüssel rollt sich von der Spitze nach der Basis fortschreitend ein, die Muskeln der Basis kontrahieren sich und legen das Ganze in die Scheide der beiden Taster, die wohl dabei auch Putzdienste verrichten mögen, indem ihr Haarbusch etwaige Reste von Flüssigkeit oder am Rüssel hängengebliebene feste Partikel abwischt." (Kirbach.)

D. Passive Fütterung.

Es war bisher nur vom aktiven Nahrungserwerb die Rede. Bei den sozial lebenden Insekten, besonders den Hymenopteren (Bienen, Hummeln, Ameisen, Termiten), kommt aber nicht nur im Larvenleben, sondern auch bei den entwickelten Tieren die Fütterung seitens anderer Individuen in Betracht, und es finden sich hierfür eine ganze Reihe höchst merkwürdiger morphologischer Einrichtungen und instinktiver Bewegungsvorgänge entwickelt, die hier noch Besprechung finden müssen. Schon früher war die Rede von dem von Forel als „sozialen Magen" bezeichneten Nahrungsreservoir, welches eine vor dem Mitteldarm (Chylusmagen, Verdauungsmagen) gelegene und von diesem durch einen Verschluß- und Pumpapparat (Pumpmagen) getrennte sackförmige Erweiterung des Oesophagus (Kropf, Saug- oder Honigmagen) darstellt. Daß dieser Abschnitt des Verdauungstraktus mit dem „Saugen" nichts zu tun hat, ergibt sich aus dem bereits Angeführten zur Genüge, dagegen fungiert er vor allem als Speicher der aufgenommenen flüssigen (und festen) Nahrung, die nur zum kleinsten Teil für die Bedürfnisse des Individuums verwendet wird, der Hauptsache nach aber durch einen Brechakt wieder nach außen entleert wird, um entweder bei vielen Hymenopteren in besonderen Depots (Honigzellen) für spätere Zeiten aufbewahrt zu werden oder aber der Fütterung anderer in Entwicklung begriffener oder schon vollentwickelter Individuen zu dienen. Am interessantesten gestalten sich diese Verhältnisse wohl bei den Ameisen.

Sehr hübsch schildert Escherich (67) das Nahrungssammeln und -verteilen bei diesen letzteren: „Legt man ein befeuchtetes Stück Zucker in ein Beobachtungsnest, so dauert es nicht lange, daß einige Ameisen herankommen und an dem Zucker zu lecken beginnen. Mit der Lupe erkennt man deutlich rasche, rhythmische Bewegungen der breiten Zunge und der Labialtaster, während die Maxillen und ihre Taster dabei ziemlich ruhig bleiben. Das Gros der Ameisen hält sich in der anderen

Ecke des Nestes auf und kümmert sich nicht um den Leckerbissen. Die ersteren Arbeiter verharren indessen lange bei dem Zucker, unentwegt an ihm leckend. Manchmal setzen sie wohl eine Weile aus, um ihre mit dem Sirup verpappten Fühler etc. zu reinigen und wohl auch um ein wenig auszuruhen —, dann geht es aber gleich wieder von neuem mit dem Lecken los. Dabei hat sich der Hinterleib ausgedehnt; die glänzenden Regionen der Segmentplatten treten mehr und mehr hervor; der Umfang des Abdomens kann beinahe um das Doppelte sich vergrößern, während die betreffenden Ameisen noch immer nicht genug zu haben scheinen.

Wenn wir den geschilderten Vorgang als „Fressen" auffassen, so müßten uns die Ameisen als „Vielfraße" ersten Ranges erscheinen. Sie sind aber nichts weniger als das! Was wir beobachtet haben, ist kein Fressen in gewissem Sinne; denn es kommt fürs erste nichts in den „individuellen Magen" der betreffenden Ameisen, sondern die ganze Menge des aufgesogenen Zuckersaftes verbleibt zunächst in dem „sozialen" Magen und dient zum größten Theil zur Verteilung an die übrigen Mitglieder der Gesellschaft. Wir haben es also vielmehr mit einem Sammeln von Nahrungsvorräten zu tun. FOREL hat auch Experimente darüber ausgestellt, indem er den Zucker mit Berlinerblau färbte: in den ersten Tagen war keine Spur blauer Flüssigkeit, welche den Vormagen (sozialen Magen) füllte, in den (individuellen) Verdauungsmagen eingedrungen, erst später färbte sich auch letzterer langsam mehr und mehr blau. Die Ameise frißt erst dann wirklich, wenn sie den Verschluß des Vormagens öffnet und von den darin angesammelten Vorräten etwas in den eigentlichen Magen (Mitteldarm) durchtreten läßt; denn nur diese Nahrung kommt ihrem eigenen Körper zugute."

„Kehren wir zu unserem Beobachtungsnest zurück und verfolgen die paar leckenden Ameisen weiter. Haben sie genug des Sirups eingesogen, so entfernen sie sich von dem Zuckerstück und begeben sich in die Ecke, wo die übrigen Ameisen sich aufhalten. Hier sitzen sie nun ruhig da, ihren Vorderkörper aufgerichtet. Es kommt eine hungrige Ameise (B) an einer von diesen (A) vorbei, betastet sie und erkennt sogleich, daß hier etwas zu holen ist. Sie schlägt nun die angefüllte Genossin (A) heftig mit den Fühlern und Vorderbeinen auf die Oberfläche und die Seiten des Kopfes und beleckt die Mundgegend. Gleich darauf öffnet jene (A) die Mandibeln, um Platz zu machen, und beide Ameisen verbinden sich nun Zunge an Zunge . . . nachdem die beiden Ameisen längere Zeit so vereinigt waren, trennen sie sich wieder. Bald sehen wir aber mit der Ameise A eine andere (C) in gleicher Weise verbunden, dann wieder eine andere (D) usw., bis der Vorrat der Ameise A erschöpft ist. Nun aber spielen die so gefütterten Ameisen (B, C, D) ebenfalls die Rolle von Fütternden, denn auch sie haben einen Teil der von A erhaltenen Nahrung im Kropfe gespeichert zu weiterer Verteilung. Derselbe Vorgang kann sich noch mehrfach wiederholen, und so sehen wir in kurzer Zeit das ganze Nest erfüllt mit solchen sich fütternden Paaren. Auch die Larven erhalten ihre Nahrung gewöhnlich in der Weise, daß die Arbeiter einen Tropfen Flüssigkeit ausbrechen und auf deren Mund fallen lassen. Seltener wird ihnen feste Nahrung verabreicht." (ESCHERICH.) Bei manchen Ameisen (besonders *Atta*-Arten) bildet ein Teil der von der koloniegründenden Mutterameise gelegten Eier nicht nur die anscheinend ausschließliche Nahrung dieser selbst, sondern nach dem Ausschlüpfen der ersten Larven werden auch diese von jener mit Eiern gefüttert, bis endlich die ersten Arbeiter erscheinen und damit eine Aenderung des Regimes eintritt. JANET und FOREL haben die Ansicht vertreten, daß die Larven mit dem von der Mutterameise in ihrem „sozialen Magen" aus den gefressenen Eiern aufbereiteten Nahrungssaft gefüttert werden, doch zeigte JAKOB HUBER (101), daß dies bei *Atta sexdens* nicht der Fall ist: die Eier werden hier direkt den Larven vorgesetzt. „Nachdem die Mutterameise ein Ei gelegt hat, betastet sie dasselbe zunächst einige Sekunden und wendet sich sodann an eine Larve, welche sie mit den Fühlern kitzelt, bis dieselbe anfängt

ihre Kiefer zu bewegen, worauf das Ei meist mit ziemlicher Kraft mit einem seiner Enden zwischen die Kiefer gestoßen wird, welche nun fortfahren, sich gegen dasselbe zu bewegen. Dabei steht das Ei bald senkrecht vom Körper der Larve ab, bald liegt es ihrer Bauchseite an. Im letzteren Falle drückt die Mutterameise das Ei oft noch durch einen Fußtritt an. Ist die Larve noch klein, so wird das Ei gewöhnlich nach kurzer Zeit wieder weggenommen und einer anderen Larve gegeben; eine große Larve jedoch ist imstande, ein Ei im Verlauf von 3—5 Minuten vollständig auszuschlürfen, so daß nur noch die kollabierte Eihaut übrig bleibt, die später von der Mutterameise weggeleckt wird." (Huber.) Auch später erhalten die *Atta*-Larven nicht Futtersaft aus dem Kropf der Arbeiter, sondern geformte Nahrung in Gestalt gewisser noch zu erwähnender Züchtungsprodukte von Pilzen.

Das Extremste in bezug auf Futterversorgung anderer Individuen leisten wohl die sogenannten Honigameisen. „Im Süden des Staates Colorado lebt eine *Myrmecocystus*-Art (*M. melliger*), bei welcher ein Teil der Arbeiter durch ihren mächtig bis zum Platzen gefüllten Hinterleib sofort auffällt (Escherich, 67). Der Kropf füllt bei denselben, mit Honig bis zur äußersten Grenze vollgestopft, den ganzen Hinterleib aus und drängt die übrigen Organe (Magen, Darm etc.) so zurück, daß man zuerst glaubt, das Abdomen enthielte überhaupt gar keine Organe, sondern nur Honig, dessen gelbe Farbe durch die Intersegmentalhäute durchschimmert. Obschon diese Honigträger in ihrer ersten Periode wohl imstande sind, sich selbst zu ernähren, so geschieht doch ihre eigentliche Anfüllung regelmäßig durch die anderen Arbeiter, welche des Nachts ausziehen und den Honig, womit sie ihre lebenden Vorratsflaschen füllen, von Eichengallen sammeln. Die so gefütterten Tiere werden immer unbehilflicher und hängen zuletzt fast unbeweglich mit ihren Klauen, den Rücken nach unten gerichtet, von der Kammerdecke herunter. Zu diesem Zwecke, um nämlich das Anklammern zu erleichtern, sind die Wände und Gewölbe der Honigkammern rauh gelassen, während die Innenwandungen der sonstigen Räume und Gänge des Nestes so glatt wie möglich gehalten worden. Zu diesen runden Vorratsflaschen, welche sich in ihrer Funktion nur dadurch von den gefüllten Honigwaben der Bienen unterscheiden, daß sie eben lebendig sind, kommen dann hungrige Arbeiter, Männchen und Weibchen und würgen ihnen durch entsprechende Manipulationen einen Tropfen Honig aus dem Schlunde, den sie dann begierig verschlucken.

Der aus dem Körper der runden Ameisen entnommene Honig schmeckt ähnlich wie Bienenhonig, nur ein wenig säuerlich und ist dünner. Die Zahl der „Honigträger" richtet sich natürlich nach der Bevölkerungsziffer der Kolonie. In einem Nest, das mehrere tausend Arbeiter enthielt, zählte Mc Cook gegen 600 „Honigschläuche", von denen etwa 1000 Stück $^1/_2$ kg Honig liefern. Außer *Myrmecocystus melliger* gibt es noch einige andere Ameisen, welche ebenfalls lebende „Honigtöpfe" besitzen. Lubbock beschreibt als solche zwei australische Arten (*Melophorus bagoti* und *Camponotus inflatus*), und Forel eine südafrikanische *Plagiolepis*-Art. Auch bei europäischen Arten hat Forel Individuen mit mächtiger Anfüllung des Kropfes und dementsprechender Auftreibung des Abdomens beobachtet (*Camponotus rufiglaucus*, v. *micans*, und *Formica nasuta*). Die betreffenden Exemplare befanden sich in der Tiefe des Nestes, konnten sich aber, wenn auch nur langsam, fortbewegen. (Escherich.)

In allen den bisher besprochenen Fällen handelt es sich um eine Abgabe von im Ueberschuß gespeichertem Nahrungsmaterial von einem Individuum an andere, wobei der Inhalt des Kropfes (sozialen Magens) durch einen physiologischen „Brechakt" teilweise entleert wird. Genau der gleiche Vorgang der „Fütterung" findet sich bei anderen sozialen Hymenopteren (Bienen, Hummeln), und es spielt dabei die früher erwähnte Einstülpung des Vorderdarmes in den Mitteldarm eine wichtige Rolle. Sie fungiert nicht sowohl als Klappe, wie SCHIMENZ meinte, sondern dient dazu, das zartwandige Verbindungsstück zwischen Honig- und Chylusmagen vor dem Zerreißen zu bewahren, wenn sich der erstere beim Erbrechen des Honigs kontrahiert und von hinten blitzschnell nach vorn gezogen wird. Indem sich hierbei die Einstülpung ausstülpt, ist jeder Gefahr begegnet. SCHÖNFELD hat durch Versuche direkt gezeigt, daß auch durch leisen Druck mit dem Deckgläschen der Inhalt des Chylusmagens nach vorn gedrängt wird und eine Ausstülpung des „Halses" bewirkt.

Die Abgabe von Nahrungsmaterial kann nun nicht nur durch Erbrechen, sondern, wie bei den Termiten, auch durch Defäzieren erfolgen; im ersteren Falle spricht man von „stomodäalem", im letzteren von „proktodäalem" Futter. Das letztere wird sowohl in trockenem wie frischem Zustande gefressen. „Will eine Termite frische Faeces, so betastet sie den Hinterleib einer Genossin mit den Fühlern und Tastern so lange, bis ein kleines Würstchen erscheint, das sie dann mit Gier auffrißt. Die Defäkation erfolgt rein reflektorisch und kann auch jederzeit durch leichtes Pressen oder durch Berührung mit einem feinen Pinsel hervorgerufen werden. Das proktodäale Futter scheint bei den Termiten besonders beliebt zu sein; es fragt sich allerdings, ob dasselbe auch stets wirklich als Nahrung dient oder ob es vielleicht teilweise wieder als Baumaterial zum Nestbau verwendet wird. Für *Calotermes*, die fast reine Holzminierer sind, wird das Kotfressen als Akt der Nahrungsaufnahme verständlich sein, für die *Termes*-Arten usw. aber, welche die großen Erdhügel bauen, scheint dies doch recht unwahrscheinlich, da hier ja der Hinterdarminhalt zum größten Teil aus Erde besteht." (ESCHERICH.)

Wohl das typischste Beispiel „proktodäaler" Fütterung liefern die Ameisen in ihren Beziehungen zu den Blattläusen.

„Fast überall, wo Blattläuse sind, finden sich auch Ameisen ein; mit der Lupe sieht man, daß sie gewöhnlich hinter den Blattläusen sitzen, deren Rücken mit den Fühlern bearbeitend. Die Blattlaus verhält sich dabei zunächst völlig ruhig; plötzlich kommt etwas Bewegung in sie, sie hebt ihren Hinterleib in die Höhe und läßt aus ihrem After einen klaren, goldgelben Tropfen austreten. Auf diesen hat die dahinter sitzende Ameise gewartet; sie leckt ihn schnell und gierig auf. Der Vorgang kann sich bei der gleichen Blattlaus in kurzer Zeit öfters wiederholen." ESCHERICH beobachtete, wie bei einer *Lasius fuliginosus*-Blattlaus in etwa 5 Minuten 4 Tropfen austraten. Ist eine Blattlaus ausgemolken, so geht die Ameise zu einer anderen etc., bis ihr Kropf genügend gefüllt ist. Mit deutlich aufgetriebenem Hinterleib kehrt sie dann in das Nest zurück, um den süßen Kropfinhalt dort zu verteilen." Da die Blattläuse die ihnen stetig zufließende Nahrung nur ganz unvollkommen ausnützen, was übrigens, wie wir sehen werden, bei den meisten Insekten der Fall ist, so enthalten die Exkremente reichlich Zucker und wohl auch noch andere Nährstoffe; ohne den Einfluß der Ameisen erfolgen die Entleerungen

der Blattläuse viel seltener und auch auf andere Art. Sie schlagen dann pferdeartig aus und spritzen zugleich ihre Exkremente weit von sich auf die Blätter („Honigtau"). So hat sich zwischen Ameisen und Blattläusen allmählich ein symbiotisches Verhältnis herausgebildet, indem jene den Läusen für die süße Nahrung Schutz zuteil werden lassen. „Sie verteidigen dieselben nach Kräften gegen die vielen Blattlausfeinde, schleppen sie, gleich ihrer Brut, bei ernsten Störungen in Sicherheit und bauen sogar feste Wälle um sie. Auch die Eier der Blattläuse werden manchmal in Gewahrsam und Pflege genommen. Die Ameisen tragen die Wintereier im Herbst in das Nest ein, bewahren sie hier bis zum Frühjahr, bis die jungen Läuse erscheinen, und schaffen diese dann wieder nach außen, auf die Nährpflanze."

„Besonders intim sind die Beziehungen zwischen Ameisen und Wurzelaphiden, da diese sich ja auch stets im Nest aufhalten. Nach Wasmann dürfen einige von diesen als streng myrmekophil angesehen werden, da sie auf die Symbiose mit den Ameisen angewiesen zu sein scheinen (z. B. die *Forda-* und *Paracletus*-Arten). Oft findet man eine große Anzahl Aphiden in einem Neste vereinigt. Dieselben sind von Ameisen beim Minieren der Galerien oder auf besonderen unterirdischen Expeditionen gesammelt und in das Nest zusammengetragen worden. Wenn der Vorrat an Blattläusen groß genug ist, brauchen die Ameisen gar nicht zum Nahrungserwerb auszuziehen; sie haben nur in ihren Blattlausstall zu gehen und die dort eingesperrten „Kühe" zu melken. Daher sieht man z. B. den *Lasius flavus*, der ein besonders geschickter Blattlauszüchter ist, nur selten außerhalb des Nestes herumlaufen, worauf Huber bereits hingewiesen.

Diese Erscheinung lehrt uns zugleich, daß manche Ameisen lediglich von Blattlausexkrementen leben. Es sind dies außer dem genannten *Lasius flavus* noch andere *Lasius*-Arten, wie *umbratus, brunneus, niger* usw.; auch verschiedene *Camponotus, Crematogaster* und *Myrmica* nähren sich ausschließlich oder wenigstens zum größten Teil vom Blattlaushonig. Die *Formica*-Arten halten sich ebenfalls gern Blattläuse, wenn sie auch in der Hauptsache von Fleischkost leben.

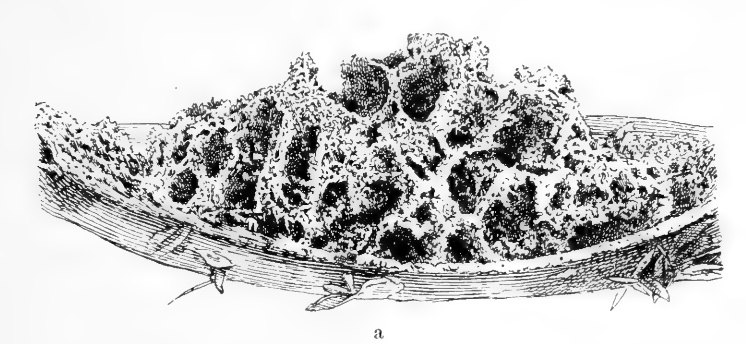
Eine ganz ähnliche Rolle für die Ernährung der Ameisen wie die Aphiden spielen die Cocciden, die Schildläuse. Auch sie werden von Ameisen besucht (wenn auch lange nicht so allgemein wie die Aphiden), und auch sie werden von ihren Besuchern gemolken, d. h. durch Kitzeln mit den Fühlern zur Abgabe ihrer Exkremente gereizt. Wie unter den Aphiden, scheint es auch unter den Cocciden einige Arten zu geben, welche streng myrmekophil, d. h. auf die Gesellschaft der Ameisen angewiesen sind; so findet man nach Belt und Schimper in den Nestern von *Azteca instabilis* stets weiße Schildläuse, welche außerhalb der Nester niemals vorkommen sollen.

Auch noch andere Hemipteren liefern durch ihre Exkremente den Ameisen Nahrung. So sollen nach Lund in Brasilien kleine Cicaden (*Cercopis*- und *Membracis*-Arten) von den Ameisen aufgesucht und gemolken werden, und Delpino beobachtete ähnliche Beziehungen in Italien zwischen *Camponotus pubescens* und *Tettigometra virescens*. Ich habe auch unsere Schaumcicade von Ameisen besucht gesehen, die offenbar den schaumigen Exkrementen nachgingen.

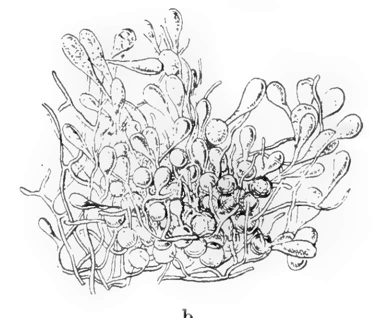
E. Die pilzzüchtenden Insekten.

Die merkwürdigste und zugleich höchststehende Ernährungsart der Ameisen und Termiten findet sich bei den sogenannten „Pilzzüchtern". Denn hier handelt es sich um Produkte, welche in der freien Natur gar nicht vorkommen, sondern von den Tieren künstlich gezüchtet werden, gleichwie die Menschen besondere Kultur-

pflanzen ziehen (Gemüse). Am längsten bekannt ist die Pilzzucht der Termiten, und hat 1781 schon SMEATHMAN zahlreiche Einzelheiten darüber mitgeteilt. Im allgemeinen besteht aber eine große Uebereinstimmung der Kultur in beiden Fällen. „Das, was am meisten bei der Pilzzucht auffällt, ist der sogenannte Pilzgarten (Pilzkuchen); er stellt das Substrat für den Pilz dar und dient zugleich auch als Wohnraum für die Brut. Die Figuren in ESCHERICH, „Termiten“ (68, p. 106, 107, 109) geben eine Vorstellung von der Verschiedenheit dieser Bildungen. Das Material derselben ist sowohl bei den Ameisen wie bei den Termiten pflanzlichen Ursprunges, und zwar scheinen bei den letzteren die mechanischen Zellen der Pflanzengewebe den Hauptbestandteil zu bilden (Epidermis, Bast-



a



b

Fig. 258. a In der Gefangenschaft innerhalb dreier Tage auf einem Teller aufgebauter Pilzgarten der Schlepperameise (nach MÖLLER aus ESCHERICH, „Die Ameise“). b „Kohlrabi“ von *Rhozites gangliophora* (nach MÖLLER).

fasern, Tracheïden, Ringgefäße, Steinzellen). „Es ist geradezu bewunderungswürdig, wie schön isoliert die verschiedenen Elemente vorkommen. Die einzelnen Steinzellen wechseln mit Spiralfasern von Gefäßen und Tracheïden ab, die freiliegen, weil die Zwischensubstanz geschwunden ist. Besonders auffallend ist, daß die mechanischen Elemente bisweilen als ganz dünne Scheiben vorkommen, als wenn sie von einem geübten Anatomen verfertigt wären.“ (HOLTERMANN, 97.) Ich halte es mit ESCHERICH für wahrscheinlich, daß es sich hier nicht allein um eine mechanische Trennung und Isolierung handelt, wobei, wie HOLTERMANN meint, nur totes Holz resp. abgestorbene Blätter zur Verwendung kommen, sondern um eine Isolierung auf chemischem Wege, indem die lebenden Gewebe durch die Darmsekrete getrennt (verdaut) werden. Dies ist vielleicht auch der Fall bei den pilzzüchtenden Ameisen. Seit lang sind aus der Gruppe der südamerikanischen Attini-Arten bekannt, welche in langen Zügen auf Bäume und Sträucher ziehen und dort aus Blättern halbkreisförmige bis kreisförmige Stücke ausschneiden, welche sie dann in ihr Nest schleppen (ESCHERICH, 67, p. 177, Fig. 60) (Blatt-

schneider oder Schlepper). Wie Möller (171) nachgewiesen hat, dienen diese Blattfragmente lediglich als Substrat des zu züchtenden Pilzes. Die eingeschleppten Blätter werden von den großen Individuen zerkleinert und zu einem Brei zermalmt, womit dann ein badeschwammartiger Körper, der labyrinthartig von Gängen und Kammern durchzogen ist, aufgebaut wird (Fig. 258 a). Das Substrat der Pilzgärten erweist sich sowohl bei Ameisen wie bei Termiten ganz durchsetzt von dem Mycel eines Pilzes, aus welchem stellenweise kleine kugelige Anschwellungen hervorragen. Diese kleinen, stark eiweißhaltigen Körperchen (Kohlrabi nach Möller, Spheren, Knötchen, Mycelköpfe etc.) bilden wenigstens für die Arbeiter die ausschließliche Nahrung (Fig. 258 b). Die Larven erhalten, solange noch wenig „Kohlrabi" vorhanden sind, immer noch Eier, später aber auch die ersteren. Auch die Königin wird schließlich von den Arbeiterinnen mit jenen Pilzbildungen gefüttert. Bei den Termiten bilden dieselben nach Doflein (51) in der Hauptsache Larvenfutter. Er hat dafür sowohl den anatomischen wie biologischen Nachweis zu erbringen versucht. Der Darm resp. Kropf sämtlicher untersuchten Larven und Nymphen war mit Spheren (Kohlrabi), vollkommen angefüllt, während im Darmtraktus der Arbeiter und Soldaten lediglich feinzerlegte Holzelemente gefunden wurden. Damit stimmten auch die Fütterungsversuche überein, indem die Arbeiter und Soldaten niemals zur Annahme von Spheren gebracht werden konnten, während dies bei den Larven und Nymphen (und auch bei der Königin) leicht gelang. Wenn diesen, nachdem sie einige Stunden bis Tage gehungert, auf einer Nadel ein Mycelköpfchen dargereicht wurde, so nahmen sie es ohne weiteres an. „Es war interessant, zu beobachten, wie sie es zunächst mit den Tastern befühlten, wie sie es dann zwischen die Mundwerkzeuge nahmen und dort zunächst längere Zeit herumdrehten, und es dabei offenbar mit den Spitzen der Mandibeln bearbeiteten. Sehr auffallend ist dabei, daß ein Mycelköpfchen genau den Raum ausfüllt, der bei ganz geöffneten Mundwerkzeugen von diesen umschlossen wird." (Doflein, l. c.)

Für die Annahme Dofleins sprechen, wie Escherich hervorhebt, auch noch andere Momente: „Nämlich einmal der Umstand, daß die Pilzgärten größtenteils von Larven bevölkert sind; sodann brauchen die Larven als die wachsende Form zu ihrem Aufbau in viel höherem Maße N-reiche Nahrung (wie sie in den Spheren gegeben ist) als die Arbeiter, die in der Hauptsache mit Kohlehydraten auskommen, und endlich ist es sehr naheliegend, daß die Arbeiter von dem Holze, das sie in ihrem Darmtraktus heimschleppen, direkt die nötigen Nährstoffe für sich entnehmen. Wenn man bedenkt, daß die Arbeiter ununterbrochen Holz einschleppen, so wird dieses durch den verhältnismäßig geringen Verdauungsprozeß jedenfalls nicht so stark ausgezogen, daß es nicht mehr als Nährsubstrat für den Pilz dienen könnte." (Escherich.)

Was nun die Art der Pilze betrifft, die von Termiten und Ameisen in den sozusagen als Mistbeete fungierenden Pilzgärten gezogen werden, so handelt es sich in beiden Fällen um Hutpilze. Der von den Blattschneiderameisen gezüchtete, der im System in die Nähe der Amaniten zu stellen ist, wurde von Möller als *Rhozites gangliophora* beschrieben und wächst nicht selten im Freien auf den *Atta*-Nestern. Bei den Termiten handelt es sich um einen *Agaricus*

(*Volvaria eurhiza*), der in zwei verschiedenen Formen erscheint, die als *Pluteus* und *Armillaria* beschrieben wurden. Man hat mehrfach angenommen, daß es sich in den Pilzkuchen der Termiten um eine vollkommene Reinkultur der *Volvaria* handelt (DOFLEIN), doch ist dies nicht streng der Fall, denn es finden sich daneben immer noch die Mycelien einer *Xylaria*, deren vorsprossende Teile aber von den Termiten immer abgebissen werden. DOFLEIN vertrat die Ansicht, daß das Substrat der Pilzgärten durch die Verarbeitung im Darm partiell sterilisiert werde, in der Weise, daß das gekaute Holz durch die Wirkung der Darmsekrete die Eigenschaft erlangte, nur dem einen Pilz das Wachstum zu ermöglichen, während alle anderen Formen unterdrückt würden. Doch erscheint dies nach ESCHERICH im höchsten Grade unwahrscheinlich, obwohl es sehr möglich ist, daß durch die Einwirkung der verschiedenen Sekrete die Mycelien und Sporen einiger Pilze getötet werden, während andere davon unberührt bleiben, so daß also nur eine Reduktion der Pilzflora auf wenige Arten bewirkt würde. Aber selbst wenn dies der Fall wäre, müssen die Arbeiter, um das reine Wachstum des Termitenpilzes zu erzielen, dennoch stets die hervorsprossenden Mycelien der wenigen Begleitpilze ausjäten, wie es ja auch die Blattschneiderameisen tun, wo eine Schar der kleinsten Arbeiter Tag und Nacht damit beschäftigt ist, die vorsprossenden Mycelien (auch des eigentlichen Zuchtpilzes) abzubeißen und fremde Pilze (besonders Schimmel) auszurotten (ESCHERICH). Gerade in diesem beständigen Entfernen der Luftmycelien scheint der Anreiz zur Bildung jener Anschwellungen gegeben zu sein, auf die es abgesehen ist. Da die meisten *Atta*-Arten und wohl auch Termiten in ihrer Existenz auf die Ernährung mit den Züchtungsprodukten der genannten Pilze angewiesen sind, so darf man wohl von einer Symbiose sprechen, und es ist dafür die Art und Weise, wie der Pilz bei Neugründung von Kolonien aus den alten Nestern in die neuen verpflanzt wird, außerordentlich bezeichnend. Dies geschieht bei den *Atta*-Arten nämlich, wie zuerst v. JHERING (zitiert bei ESCHERICH) gezeigt hat, dadurch, daß die Königin in ihrer Infrabuccaltasche etwas von dem Pilz auf ihren Hochzeitsflug mitnimmt (Fig. 259). Die mitgebrachte Pilzmasse wird, sobald das Weibchen sein neues Heim bezogen hat, ausgebrochen, und es dauert nicht lange, daß aus dem winzigen Flöckchen ein ansehnlicher Pilzgarten entsteht. Zur Düngung werden die flüssigen Exkremente benützt. „Die Königin verfährt dabei aber nicht etwa so, daß sie einfach ihre Entleerungen auf die Pilzmasse fallen läßt, sondern sie geht dabei viel gründlicher, aber auch viel umständlicher zu Werke, sie reißt mit ihren Kiefern ein kleines Stück ans dem Pilzgarten heraus und führt dasselbe gegen die Spitze des Abdomens. Zur gleichen Zeit tritt aus dem After ein gelblicher oder bräunlicher klarer Tropfen, welcher mit dem Pilzflocken aufgefangen wird. Darauf wird dieser unter fortwährendem

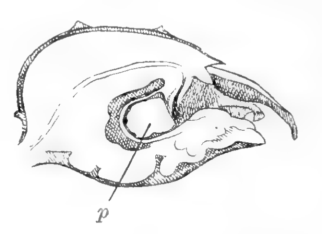


Fig. 259. Halbschematischer Sagittaldurchschnitt durch den Kopf eines *Atta*-Weibchens kurz vor dem Verlassen des elterlichen Nestes. *p* Pilzmasse in der Infrabuccaltasche (nach J. HUBER aus ESCHERICH).

Befühlen wieder in den Pilzgarten eingeführt und mit den Vorderfüßen angedrückt (Fig. 260). Diese Prozedur wird sehr häufig vorgenommen; J. Huber (101) beobachtete sie gewöhnlich ein- bis zweimal in der Stunde. Die häufigen Darmentleerungen, die zur Düngung des Pilzes notwendig sind, setzen natürlich voraus, daß dem Darm stets Material zugeführt wird. Dieses nimmt die Königin, wie schon erwähnt, in Form von Eiern auf; denn die wenigsten der gelegten Eier kommen zur Entwicklung, nicht weniger als etwa 90 Proz. werden von der Mutter wieder aufgefressen. Sobald nun einige Arbeiter erscheinen, wird die Pflege des Pilzgartens zwischen der Mutterameise und den Arbeiterinnen geteilt. Die andere fährt fort, den Garten in gewohnter Weise zu düngen, indem sie einzelne Flocken abreißt und zum After führt; aber auch die jungen Arbeiterinnen düngen den Pilzgarten, indem sie einfach ihre Exkremente in Form von kleinen, gelblichen Tröpfchen auf ihn fallen lassen . . . Erst viel später (nach 8 bis 10 Tagen) beginnt das Blattschneiden und die Aenderung der Düngungsweise und damit zugleich der Aufbau des definitiven Pilzgartens, welcher eine ganz enorme Ausdehnung erreichen kann. Forel entdeckte in Kolumbien einen solchen von 1 m Höhe und 5—6 m im Umfang!" (Escherich.)



Fig. 260. Düngung des Pilzgartens. A Die Mutterameise führt die Pilzflocke zum After. B Einfügung der gedüngten Flocke in den Pilzgarten. Momentphotographien in natürlicher Größe (nach J. Huber aus Escherich).

Es ist von allergrößtem Interesse, daß Ernährung mit allem Anschein nach künstlich gezüchteten Pilzen nicht auf die erwähnten Ameisenarten und holzfressenden Termiten beschränkt erscheint, sondern, wie neuerdings gezeigt wurde, auch bei gewissen holzfressenden Käfern (Bostrychiden) vorkommt. Bei der N-Armut des Holzes müssen die Tiere, um ihren N-Bedarf zu decken, entweder sehr große Mengen davon verzehren und diese Nahrung sehr sorgfältig ausnützen oder aber irgendwelchen Ersatz in N-reicheren zufälligen Beimengungen suchen. In ersterer Beziehung hat Escherich (zit. von Neger, 181—183) gefunden, daß einige Holzborkenkäfer ihre eigenen Exkremente noch einmal fressen. In letzterer Hinsicht ist es seit lange bekannt, daß sich diese Käfer nur zum Teil vom Holz, im übrigen aber von einem eigenartigen, aus demselben herauswachsenden Wandbelag ernähren. Schon 1836 hat Schmidberger diese Substanz als „Ambrosia" bezeichnet und angenommen, daß das Holz „einen Saft ausschwitze, welcher von dem Mutterkäfer zu einer geronnenen eiweißartigen Masse verarbeitet werde". Th. Hartig (1844) erkannte zuerst die Pilznatur der „Ambrosia" und fand, daß dieselbe aus von Nagespänen völlig freien Pilzrasen besteht, welche direkt der durchnagten Holzfaser entspringen. Hartig bezeichnete den Pilz als *Monilia candida*, fand aber auch, daß in verschiedenen Hölzern (Fichte und Buche) verschiedene Pilze

auftreten. Nach einiger Zeit färben sich die die Gänge auskleidenden Mycelien braun bis schwarz.

1897 machte H. G. HUBBARD (100) über die Lebensweise der Ambrosia-fressenden Holzborkenkäfer interessante Mitteilungen.

Nach HUBBARD lassen sich je nach der Form der Ambrosiazellreihen zwei Gruppen von Pilzen unterscheiden, nämlich a) aufrechtstehende Fruchtträger, die an ihrem Ende oder am Ende der Verzweigung kugelig angeschwollene Zellen tragen, und b) Ketten von mehr oder weniger kugeligen Zellen, die in unregelmäßigen Haufen zusammenliegen (in den Gängen von *Xylotherus Pterocyclon*). Ob diese Gebilde ähnlich den „Kohlrabi" der Ameisenpilze ein Züchtungsprodukt der Käfer sind, erscheint noch fraglich, jedenfalls sind es keine Keimzellen (Gonidien). Es darf als sichergestellt gelten, daß die Pilze, deren Zellreihen den Käfern zur Nahrung dienen, nicht zufällig oder gelegentlich in den Wohnräumen der Tiere wachsen. Ihre Aussaat erfolgt vielmehr durch den Mutterkäfer. Nach HUBBARD bringt dieser Mycelien des Pilzes auf sorgfältig bereitete Beete von Holzbohrmehl, wobei zur Düngung der Kot der Larven benützt werden soll. NEGER (l. c.) hält die Uebertragung des Pilzes für eine mehr zufällige. „Der Muttergang, durch welchen das geschlechtsreife Tier seinen bisherigen Wohnort verläßt, um ein neues Substrat anzufliegen, ist meist mehr oder weniger erfüllt von den säulenförmigen Konidienträgern des Ambrosiapilzes, und zwar ragen dieselben mit ihrer Spitze, an welcher die Konidien, in Schleim gehüllt, in Form einer glashellen Kugel abgeschieden werden, bis in die Mitte des Hohlraumes des Mutterganges. Unwillkürlich wird sich also der Mutterkäfer, indem er die Gonidienträger abstreift, mit Tausenden von Konidien behaften. Diese setzen sich wohl auch an den Borsten und in den feinen Skulpturen der Flügeldecken fest. Bohrt sich nun der Mutterkäfer in ein neues Substrat ein, so schleppt er unbewußt die Sporen des Pilzes ein und bewirkt so die Infektion des neuen Substrates."

Die Ambrosiapilze von *Xyloteres lineatus* und *X. dispar* können künstlich in Reinkultur gezogen werden; sie stehen einander sehr nahe, ohne jedoch identisch zu sein. Die von den Käfern angelegten Pilzgärten sind zunächst Reinkulturen, indem nur frisches, unzersetztes Holz als Substrat verwendet wird. Die Entfernung des Bohrmehles aus den Fraßgängen hat den Zweck, die für das Wachstum der (aëroben) Ambrosiapilze nötigen Lebensbedingungen zu schaffen. Durch diese „Lüftung" der Fraßgänge erfolgt freilich fast regelmäßig eine Verunreinigung der Pilzgärten. Als „Unkräuter" finden sich insbesondere *Ceratostomella*-Arten, Hefepilze und Bakterien.

Der Ambrosiapilz eines Weichkäfers, des *Hylecoetus dermestoides*, ist wahrscheinlich eine *Endomyces*-Art (*E. Hylecoeti*), die sich nur in den Fraßgängen findet. Die Ambrosiapilze der Holzborkenkäfer (*Xyloteres*) gehören nicht zur Gattung *Ceratostomella*, von welcher Repräsentanten zwar fast regelmäßig in den Bruträumen vorkommen, aber mit der Ambrosia selbst nichts zu tun haben. Die Merkmale der wirklichen Ambrosiapilze genügen nicht, um deren systematische Stellung zu bestimmen, denn neben Sproßmycel (Ambrosiazellen) und Fadenmycel werden keine besonderen Fruchtformen gebildet (vielleicht infolge der Anpassung an die Verbreitung durch die in Symbiose mit dem Pilze lebenden Käfer). (NEGER, l. c.)

Es kommen die Ambrosiapilze hauptsächlich den sehr nahrungsbedürftigen Larven zunutze, und es wächst denselben das an Nährstoffen reiche Futter gewissermaßen in den Mund, ohne daß sie den Ort zu verändern brauchen (zit. nach

Naturwiss. Rundschau, 1909, p. 666). Der Ausbau der Fraßgänge erfolgt mit Rücksicht auf die Bedürfnisse des betreffenden Ambrosiapilzes, d. h. es wird das fast nährstofffreie Kernholz vermieden. Meist werden Gänge und Larvenwiegen nur im Splintholz angelegt, in dem der Pilz wachsen kann.

Schon früher (1908) hatte NEGER (l. c.) über ähnliche symbiotische Beziehungen zwischen gewissen Gallmücken und Pilzen berichtet, indem er nachwies, daß die meisten Arten der Cecidomyien-Gattung *Asphondylia* sich vorwiegend oder ausschließlich von einem Pilz nähren, der die Innenwand der Gallenbildungen auskleidet. Dieser Pilz bildet besondere, aus Reihen kugeliger, plasmareicher Zellen zusammengesetzte Fäden, die sehr an die Ambrosia der Holzborkenkäfer erinnern. Das Pilzmycel ernährt sich meist durch intercellulare Haustorien oder durch eine besondere, der Innenwand der Zelle angepaßte pseudoparenchymatische Saugschicht.

Die Pilze der *Asphondylia*-Gallen gehören der Gattung *Macrophoma* an, die zu den als Fungi imperfecti bezeichneten Pilzen mit unvollkommen bekanntem Entwicklungsgang gestellt wird. Konidien werden im Innern der Gallen nicht gebildet; sie entstehen in besonderen Behältern an der Oberfläche der Gallen, nachdem das Tier ausgeschlüpft ist und das Gallengewebe abzusterben beginnt. Die *Macrophoma*-Arten, von denen sich die Asphondylien nähren, scheinen nur im Zusammenhang mit deren Gallen aufzutreten; sie sind nicht identisch mit gewissen *Phoma*-Arten, die auf den Wirtspflanzen der Gallmücken (*Coronilla Emerus, Sarothamnus scoparius, Verbascum nigrum* und *thapsus, Scrophularia canina*) vorkommen. NEGER nimmt an, daß der Pilz bei der Eiablage vom Muttertier dem Ei beigegeben werde und im Innern der Gallen günstige Wachstumsbedingungen finde (zit. nach Naturwiss. Rundschau, 1909, No. 25, p. 319).

III. Der Verdauungsvorgang.

A. Die Verdauung im Vorderdarm.

An die Besprechung der Mechanik der Nahrungsaufnahme schließt sich naturgemäß die Betrachtung der zum Teil auch noch mechanischen Leistungen des Vorderdarmes und seiner drüsigen Adnexa (Speicheldrüsen).

Was die letzteren betrifft, so fanden sie zum Teil schon im vorhergehenden ausführliche Besprechung, und hier handelt es sich nur noch um die Frage, inwieweit das Sekret der sogenannten Speicheldrüsen sich auch chemisch als wirksam erweist. Wohl die ersten Angaben über eine derartige Wirkung beziehen sich auf *Blatta*, bezüglich deren schon LEYDIG die Ansicht aussprach, daß dem Sekrete der hier mächtig entwickelten Speicheldrüsen eine größere physiologische Bedeutung zukommen dürfte, als die einer bloßen Erweichung der festen Nahrungsteile. Auf Anregung BRÜCKES hat dann BASCH (6) diese Drüsen wie überhaupt den Verdauungsgang bei *Blatta* näher untersucht. Er fand den Inhalt des Oesophagus und Kropfes sauer, während der des Mitteldarmes (Chylusmagens) im oberen Teile gewöhnlich neutral und im unteren alkalisch war. BASCH schloß aus diesem Befunde auf eine saure Reaktion und peptische Wirkung des Speichels und prüfte, von dieser Annahme ausgehend, das Verhalten desselben gegen Eiweißkörper. Er nahm von zwei Tieren die isolierten Speicheldrüsen und brachte sie in HCl von 1 Prom. in ein zur Hälfte gefülltes Reagenzglas. Eine zugesetzte Fibrinflocke war bei gewöhnlicher Zimmertemperatur am anderen Tage gelöst. In

Kontrollversuchen ohne Drüsensubstanz trat nur Quellung ein. Es ist diese Angabe von BASCH später bestritten worden, so von JOUSSET DE BELLESME (104, 105) und von F. PLATEAU (195), einem Forscher, der sich um die Erkenntnis der Arthropoden-Verdauung die größten Verdienste erworben hat. Er fand bei *Periplaneta americana* den Inhalt des „Kropfes" neutral, alkalisch oder auch sauer und bezieht das letztere Verhalten auf die Beschaffenheit der Nahrung selbst. Wurde *P. orientalis* mit Brot gefüttert, welches mit neutralem Zuckerwasser getränkt war, so reagierten sowohl die Drüsen selbst, wie der Inhalt des Kropfes schwach alkalisch, während nach Aufnahme von mit Bier (welches an sich sauer reagierte) befeuchtetem Brot saure Reaktion nachgewiesen werden konnte. *P. americana* verhielt sich genau ebenso. Aber auch ersterenfalls ließ sich saure Reaktion konstatieren, wenn die Tiere erst einige Zeit nach der Fütterung untersucht wurden (so daß im Kropfe saure Gärung eingetreten war). Auch KRUKENBERG (123) fand das Speicheldrüsensekret von *P. orientalis* gänzlich frei von eiweißverdauenden Enzymen, ebenso war schon vorher KÜHNE zu negativen Resultaten gelangt. Eigene Erfahrungen bestätigen dies vollkommen. Immer erwiesen sich mir die Drüsen, die ja wohl in der Regel in ihren Ausführgängen fertiges Sekret enthalten, bei der Prüfung mit Lackmusfarbstoff schwach alkalisch und ein Extrakt derselben durchaus unwirksam auf Eiweißstoffe (Fibrin). Man wird daher wohl die von BASCH beobachtete saure Reaktion auf den Inhalt des Oesophagus und des Kropfes beziehen müssen und nicht auf das Sekret an sich.

Um so unzweifelhafter ist dagegen die diastatische Wirkung des Speichels von *Blatta*-Arten, sowie auch von anderen Orthopteren festgestellt. Schon BASCH hat für die ersteren diese Tatsache konstatiert, und spätere Forscher haben dies durchwegs bestätigt. Im allgemeinen darf man die *Blatta*-Arten als omnivor bezeichnen, obschon sie eine ausgesprochene Vorliebe für Amylaceen (Mehl) zeigen. In Ermangelung derselben verzehren sie aber so ziemlich alles, was ihnen unterkommt, Fleisch, Leder, Holz, tote Insekten, Blätter etc. Nach der Aufnahme von Mehl findet man den umfangreichen Kropf erfüllt mit einer grauen Masse, deren festere Teile im Grunde des Hohlraumes liegen, während sich weiter nach oben eine flüssige Masse findet und der oberste Abschnitt in der Regel Gas enthält. Bei mikroskopischer Untersuchung erweisen sich die konsistenteren Teile des Inhaltes im wesentlichen aus Stärkekörnern bestehend. Aus den Versuchen von J. DE BELLESME (106) ergibt sich mit Sicherheit die Umwandlung der Stärke in Zucker. Der Ort, wo dies geschieht, ist der „Kropf". Bei *Blatta* (*Periplaneta*) *orientalis* hat J. DE BELLESME nach Fütterung mit Mehl, Kartoffeln oder Rohrzucker mittels der TROMMERschen Probe direkt den Nachweis von reduzierendem Zucker im Inhalte des Kropfes führen können, und zu demselben Ergebnis gelangte auch PLATEAU bei *P. americana* sowie bei Heuschrecken. Werden die Speicheldrüsen von *Locusta viridissima* in einem Tropfen Wasser zerkleinert und mit 1 ccm klarer Stärkelösung vermischt, so läßt sich nach 2-stündigem Digerieren bei 27° C reichlich Zucker nachweisen. Als Inhalt des Kropfes findet man bei Heuschrecken (*Stetheophyma, Locusta*) gewöhnlich sehr kleine Stückchen von Pflanzenteilen, durchtränkt von einer gelblichen oder braunen Flüssigkeit, die PLATEAU als ein Sekret des den Kropf

auskleidenden Epithels ansah, die wie der farblose Speichel alkalisch reagiert. Unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme erscheinen jene kleinen Pflanzentrümmer nach dem Abwaschen mit Wasser noch lebhaft grün, nach einiger Zeit jedoch erweist sich das Chlorophyll zerstört und entfärbt. Verteilt man die ganze Masse in ein wenig Wasser, kocht auf und filtriert, so erhält man eine lebhaft gelb gefärbte alkalische Lösung, welche deutlich reduziert. Plateau glaubt dies auf Zucker beziehen zu sollen, welcher vorzugsweise durch das an sich farblose Sekret der Speicheldrüsen im Kropfe gebildet werde. Allmählich entleert sich dann der Kropf, und man findet später als Inhalt nur eine geringe Menge bräunlicher Flüssigkeit.

Ueber die Eigenschaften des „Speichels" der Grillen hat schon Sirodot (217) einige Angaben gemacht. Im Ausführgang konnte er gelegentlich eine schleimige, fadenziehende Masse nachweisen. Ein Tropfen derselben ergab bei Zusatz von Essigsäure ein Koagulum, desgleichen trat in einem Wasserextrakt der zerriebenen Drüsen eine reichliche weiße Fällung ein.

Wenn hiernach an der saccharifizierenden Wirkung des „Speichels" bei den omnivoren (*Blatta*) und vorwiegend oder ausschließlich vegetabilische Nahrung aufnehmenden Orthopteren (Heuschrecken) wohl kaum ein Zweifel bestehen kann, so geht doch Jousset de Bellesme sicher zu weit, wenn er nur denjenigen Insekten, welche Speicheldrüsen besitzen, das Vermögen, Stärke zu verdauen, zuerkennt und glaubt, daß bei allen denen, welche solcher Drüsen entbehren oder bei denen sie nur rudimentär entwickelt sind, „la digestion des amylacés est peu importante".

Sicher ist, daß den fleischfressenden Käfern (Dytisciden, Staphyliniden, Carabiden) Speicheldrüsen gänzlich fehlen, und auch die Pflanzenfresser unter ihnen besitzen, wie schon früher erwähnt wurde, keine äußerlich sichtbaren Speicheldrüsen. Dagegen liefern die bei manchen phytophagen Käfern (*Oryctes*, *Melolontha*, *Cetonia* u. a.) in der Oesophaguswand eingelagerten einzelligen kapselhaltigen Drüsen ein Sekret, welches man wohl als „Speichel" ansprechen könnte. Leider ist über seine Beschaffenheit und insbesondere seine physiologischen Wirkungen so gut wie nichts bekannt. Sirodot (l. c.) gibt an, daß die in der zentralen Kapsel angehäufte Flüssigkeit etwas zähe und leicht gelblich gefärbt erscheint. Bei dem ebenfalls phytophagen *Hydrophilus* fand Plateau bei Individuen, die eine Zeitlang keine Nahrung aufgenommen hatten, den Oesophagus erfüllt mit einer farblosen, stark alkalischen Flüssigkeit, welche Stärke energisch verzuckert und, wie er meint, vom Epithel dieses Darmabschnittes abgesondert wird. Es ist dies aber, falls nicht auch hier einzellige Drüsen vorkommen, wenig wahrscheinlich; Plateau spricht nur von einer aus großen, kubischen Zellen bestehenden Epithelschicht, die von einer chitinigen Cuticula überdeckt wird.

Im Jahre 1896 hat W. Nagel (177) im Biol. Centralblatt eine Mitteilung „über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven" veröffentlicht und gezeigt, daß die oben bereits beschriebene Larve von *Dytiscus* ein Sekret aus den hohlen Kieferzangen entleert, welches anscheinend sehr giftig wirkt, aber außerdem die Eigenschaft besitzt, die Gewebe des Opfers aufzulösen und zu verdauen. Der Ausdruck „Speichel" erscheint aber in diesem Falle nicht am Platze, da die

betreffende Larve keinerlei Drüsen besitzt, welche ihr Sekret direkt in die Kiefer entleeren. Vielmehr handelt es sich um das Sekret des Mitteldarmes.

Füttert man eine solche Larve mit Fleisch oder Eiweißwürfelchen, so erkennt man deutlich, wie an der Stelle, wo sich die Zangenspitzen befinden, eine bräunliche Verfärbung auftritt. „Es bleibt", wie NAGEL bemerkt, „schließlich eine schleimig aussehende Masse zurück, welche indessen noch Eiweiß und sogar geformte Substanz (Muskelfasern) enthält." JORDAN (103) „nahm einer *Dytiscus*-Larve ein verfüttertes Stück Kalbfleisch nach ganz kurzer Zeit ab und ließ es dann einige Zeit (etwa $^1/_2$ Stunde) stehen; mikroskopische Untersuchung eines Zupfpräparates ergab eine fast völlige Verdauung der eigentlichen Muskelfasersubstanz, während ein anderes Stück desselben Fleisches, das, abgesehen vom Biß der Larve, die gleiche Behandlung erhielt, normales Aussehen bewahrte". PLATEAU hält den braunen Saft, den die gereizte Larve durch die Zangenkanäle erbricht, ebenfalls für Mitteldarmsekret. Unter den Insekten, die eine ganz ähnliche Nahrungsaufnahme zeigen, nennt NAGEL noch die Larven von anderen Dytisciden, ferner von *Myrmeleo* und von der Florfliege. PORTIER (195a) hat neuerdings über denselben Gegenstand Mitteilung gemacht und gibt an, daß durch die Hakenkanäle eine schwarz gefärbte Flüssigkeit entleert wird, durch welche die Nahrung zunächst verflüssigt und sodann auf demselben Wege aufgesaugt wird. Diese Verdauungsflüssigkeit, welche Trypsin und außerdem noch eine Tyrosinase enthält, wird in dem enormen Cöcum angesammelt und tritt in dem Momente, wo die Beute ergriffen wird, durch antiperistaltische Bewegungen durch den oberen Teil des Verdauungstraktes in die Kanälchen der Hakenzähne. Die Larven sezernieren außer der Verdauungsflüssigkeit noch einen Giftstoff, der wahrscheinlich in eigenen Drüsen sezerniert und durch welchen der Biß für die Beute augenblicklich tödlich wird. Etwas Aehnliches scheint auch bei den Larven von der Käfergattung *Scynnus* der Fall zu sein, die, wie LEMOINE (137) zeigte, Phylloxeren aussaugen, indem sie zunächst eine Flüssigkeit aus ihrem Verdauungstraktus in den Körper des Opfers hineintreiben, wodurch dieser anschwillt und rötlich wird, sodann den Inhalt wieder aspirieren. Das wird einigemal wiederholt, bis die Weichteile nahezu vollständig gelöst sind. Dagegen scheinen die Speicheldrüsen bei den Larven gewisser Dipteren tatsächlich eine proteolytische Wirkung auszuüben. Von besonderem Interesse ist in dieser Beziehung *Corethra plumicornis*. Wie schon LEYDIG (142) bemerkte, ist die *Corethra*-Larve „ein arger Räuber", sie liegt halbstundenlang unverrückt in wagerechter Stellung im Wasser, ähnlich wie ein auf Beute lauernder Hecht. „Gerät aber eine Ephemerenlarve oder ein Wasserfloh unvorsichtig in ihre Nähe, so ist er im Nu von den Greiforganen am Kopfe erhascht und wird in den muskulösen Pharynx eingetrieben." Was jene Greiforgane betrifft, so sind in diesem Falle auch die auf einem besonderen Vorsprung des Kopfes (Stirnfortsatz) eingelenkten Antennen als solche entwickelt. Im übrigen finden sich bei diesen Larven alle den Insekten auch sonst zukommenden Mundteile entwickelt.

Was den Verdauungskanal betrifft, so führt die weite, trichterförmige, von Haken und Borsten umstellte Mundöffnung in einen „stark muskulösen, anfangs weiteren, dann engeren Schlauch, der

bis zum Ende des 2. Körpergliedes sich erstreckt" (Pharynx). Es endet dieser Abschnitt mit „einer rundlichen Anschwellung", innerhalb deren die strukturlose Intima eine Menge feiner, starrer Borsten trägt, „die alle vom Grunde der Anschwellung nach vorn mit ihren Spitzen konvergieren", eine Anordnung, die Leydig mit Recht mit dem Gespinst eines Nachtpfauenauges oder mit einer Fischreuse vergleicht. Mit diesem Endknopf schließt der vorderste, unserer Larve ganz eigentümliche Abschnitt des Traktus ab, es folgt dann erst der dünne Oesophagus, der mehr oder weniger geschlängelt durch das 4. Segment verläuft und unter schwacher Andeutung eines Proventriculus in den Mitteldarm (Chylusmagen) übergeht. (Weismann, 238.)

Schon bei gewissen Würmern (Platoden) und Echinodermen haben wir Fälle kennen gelernt, wo die Verdauung im Pharynx sich abspielt, und hier liegt ein ganz ähnlicher Fall vor, indem nämlich das ganze verschluckte Tier nicht über den Schlundkopf hinauskommt, zurückgehalten durch die fischreusenartig gestellten Borsten in der Endanschwellung desselben. Man sieht nun die verschluckte Daphnie oder Ephemerenlarve so lange im Schlunde liegen, bis sie vollkommen farblos und durchsichtig geworden und aller ihrer verdaulichen Teile beraubt ist, die dann als eine gelbrote oder braungelbe Flüssigkeit das zurückgelassene Skelett umgeben, um allmählich durch die Speiseröhre in den Magen (Mitteldarm) zu wandern. Was nun diesen seltsamen Verdauungsprozeß besonders merkwürdig macht, ist der Umstand, daß der verdauende Darmabschnitt gar keine Sekretionszellen besitzt, sondern, wie Leydig ganz richtig angibt, nur aus einer sehr starken Lage von Ringmuskeln und aus einer derben, strukturlosen Intima besteht. Der verdauende Saft kann daher nur allein von den Speicheldrüsen geliefert werden, die mit einem gemeinschaftlichen Ausführungsgang vorn in die untere Wand des Schlundes einmünden, nachdem sie kurz vorher einen rundlichen, ziemlich weiten Speichelbehälter gebildet haben. Die Drüsen selbst liegen in den drei ersten Segmenten und zeigen ganz die Struktur, wie sie bei sämtlichen verwandten Insektenlarven vorkommt. Sie sind aber auch durchaus nicht größer als bei diesen, ja stehen an Größe gegen die kolossalen Speichelschläuche der kotfressenden Muscidenlarven oder der holzfressenden Käferlarven sehr zurück. Nimmt man weiter die bei *Corethra* sehr leicht zu konstatierende Tatsache hinzu, daß der gelbbraune flüssige Chymusbrei, wie er sich im Pharynx durch Extraktion des Nahrungstieres bildet, in dem Mitteldarm keine sichtliche Veränderung erleidet, sondern nur allmählich aus dem Lumen desselben verschwindet, während die zelligen, vorher farblosen Wandungen sich nun trüben und rötlich färben, so läßt sich mit Weismann der Schluß ziehen, „daß hier die Wände des Mitteldarmes (Chylusmagens) kein Sekret zur Verdauung liefern, sondern nur resorbieren, daß der Verdauungssaft das Sekret der Speicheldrüsen ist" (Weismann, l. c.).

„Uebrigens hat der Schlundkopf — wie Leydig bereits gezeigt hat — hier nicht nur die Aufgabe, die feste Nahrung zu verflüssigen, sondern auch die, die Reste der ausgesogenen Tiere wieder zu entfernen. Er kann sich vollständig durch den Mund heraus umstülpen und erscheint dann als ein langer Rüssel, dessen Spitze die nach

außen gekehrten Borsten der Reuse bilden und in dessen Innerem der dünne Oesophagus liegt.“ Auch bei den Muscidenlarven, welche ausschließlich flüssige Nahrung aufnehmen, scheint das Sekret der Speicheldrüsen proteolytisch zu wirken und die Verflüssigung fester, eiweißhaltiger Nährstoffe vor ihrer Aufnahme wenigstens teilweise zu vermitteln. Der Verdauungstrakt der Fliegenmaden beginnt mit einem sehr entwickelten, nach vorn und hinten zugespitzten Schlundkopf (Fig. 261), der im Innern jene komplizierte Cuticularbildung trägt, die WEISMANN (239) als „Hakenapparat“ be-

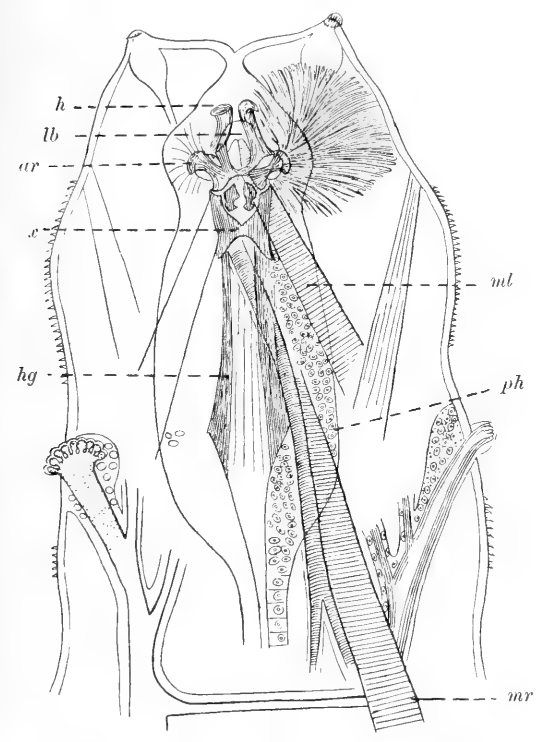


Fig. 261. *Musca vomitoria.* Ventralansicht der vorderen Segmente einer Larve nach der ersten Häutung. *ph* Schlundkopf, *mr* Rückziehmuskel desselben, *lb* Unterlippe, *ml* Rückziehmuskel derselben, *hg* Hakengestell, *x* Mittelstück, *ar* Artikulationsstück der Haken (*h*) (nach WEISMANN).

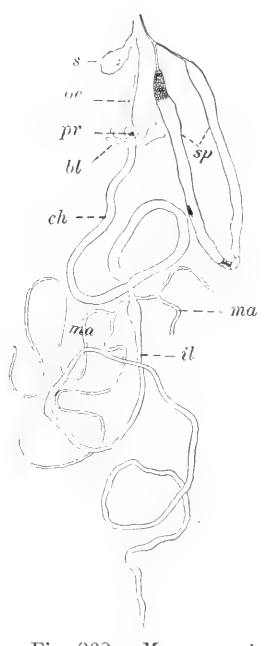


Fig. 262. *Musca vomitoria* (Larve). Verdauungstraktus. *oe* Oesophagus, *s* Saugmagen, *pr* Proventriculus, *ch* Mitteldarm (Chylusmagen), *bl* Blindschläuche am vorderen Ende, *il* Enddarm, *ma* MALPIGHIsche Gefäße, *sp* Speicheldrüse (nach WEISMANN).

zeichnet hat. Die wesentlichsten Bestandteile desselben sind (nach der ersten Häutung) zwei zu Seiten der Mundöffnung gelegene dicke Haken, welche mit einer scharfen, kurzen Spitze versehen sind, deren Schaft an der Basis in zwei Schenkel auseinanderweicht und auf einem schräg gelagerten Chitinstückchen aufsitzt (Fig. 261 *ar*). Diese stehen wieder in Verbindung mit einem „Gestell“, das aus einem paarigen (*hg*) und einem unpaaren (*x*) Stück besteht. Der Schlundkopf wird durch mächtige Muskeln bewegt, und zwar finden sich sowohl Vorwärts- wie Rückwärtszieher. Es ist aus der Figur leicht ersichtlich, daß vermöge der eigentümlichen Art, wie die Haken mit ihren zwei kurzen

Schenkeln auf dem schrägen Verbindungsstück mit dem „Gestell“ aufsitzen, dieselben durch ein Vorwärtsschieben des Schlundkopfes nicht nur nach vorn rücken, sondern auch mit ihren Spitzen sich voneinander entfernen und nach außen drehen. Es ist klar, daß diese Haken nicht sowohl bei der Nahrungsaufnahme, etwa als Kauwerkzeuge, beteiligt sein können, sondern hauptsächlich der Fortbewegung der Tiere dienen in den weichen, zum Teil breiigen Substraten, in denen sie leben und sich sehr behende umherbewegen und einbohren. Der Oesophagus entspringt (Fig. 262) vom Schlundkopfe am unteren Rande seiner hinteren Fläche. Dicht hinter seinem Ursprung mündet in ihn der kurze Stiel des Saugmagens (*s*), der rasch zu einer Blase anschwillt, die bei vollständiger Füllung bis ins hintere Körperdrittel reicht. Fast immer findet man ihn gefüllt mit einer braunrötlichen, faulig riechenden, dicklichen Flüssigkeit. Im normalen Verlauf der Verdauung wird diese dann in den Oesophagus gepreßt. Nachdem die dünne Speiseröhre durch den Schlundring getreten ist, mündet sie in den Proventriculus (*pr*).

Die Larve besitzt zwei mächtige Speicheldrüsen, welche in den vordersten Teil des Verdauungsapparates einmünden und fast bis zur halben Körperlänge des Tieres reichen; ihre abgerundeten Enden sind durch ein breites Band verbunden. Die Drüsen selbst bestehen aus einer einfachen Lage großer polygonaler Zellen, die einen runden Kern enthalten und deren Inhalt fein granuliert erscheint. Dicht hinter dem Schlundkopf vereinigen sich die beiden Ausführgänge zu einem gemeinschaftlichen Gange, der vorn zwischen dem Gestell und dem X-förmigen Mittelstück des Hakenapparates in den Pharynx mündet.

Weismann hat schon in seiner ersten Abhandlung über die postembryonale Entwicklung der Musciden darauf hingewiesen, daß „der physiologische Wert des Speichels in dem vordersten Abschnitt des Eingeweidetraktus bei der rein flüssigen Nahrung der Tiere nur dadurch zu erklären ist, daß man die Notwendigkeit einer sofortigen chemischen Einwirkung auf diese Nahrung annimmt“ (l. c. p. 201). Jedenfalls geht, ganz wie bei *Corethra*, die Einwirkung des Speicheldrüsensekretes auf die Nahrung nicht im Magen vor sich, sondern in einem vor demselben gelegenen Abschnitt des Traktus (Weismann) oder, was wohl das Allerwahrscheinlichste ist, ganz außerhalb des Körpers. Diese Annahme erscheint in Anbetracht der Unmöglichkeit, feste Nahrungsstoffe als solche aufzunehmen, und in weiterer Berücksichtigung des Umstandes, daß die betreffenden Larven doch auf zunächst festen eiweißhaltigen Substraten (Fleisch) leben, anscheinend unerläßlich. Nun kommt ja freilich die verflüssigende Wirkung der Fäulnisbakterien wesentlich mit in Betracht, und es ließe sich denken, daß diese es allein sind, welche die festen Nahrungsstoffe zunächst auflösen, worauf erst die Aufnahme seitens der Tiere erfolgt.

J. H. Fabre (69) beschreibt in seinen „Souvenirs entomologiques“ einige Versuche, welche auf den ersten Blick durchaus zugunsten der Annahme einer außerhalb des Larvenkörpers durch den entleerten Speichel bewirkten Verdauung der eiweißhaltigen Nahrung zu sprechen scheinen. Er brachte in ein Reagenzglas kleine Stückchen gekochtes Eiereiweiß und darauf Eier der Schmeißfliege, die durch Ablage auf der Außenseite einer mit Fleisch beköderten durchlässigen Blech-

büchse erhalten wurden. Nach einigen Tagen enthielt die Röhre, in der unterdessen die Maden ausgekrochen waren, „eine klare, wie Wasser durchsichtige Flüssigkeit. In einer Proberöhre ohne Eier hatte das Eiweiß keine merkliche Veränderung erlitten". Muskelfleisch wurde unter dem Einfluß der Larven in einen fließenden Brei von rotbrauner Farbe umgewandelt. Andererseits erleiden Fette (Ochsenfett, Speck, Butter) keine wahrnehmbare Veränderung, und die Larven gehen darauf schnell zugrunde, ohne auch nur im geringsten zu wachsen.

Man kann diesen Versuchen den Einwand machen, daß Bakterien nicht ausgeschlossen waren und ihrerseits durch Verflüssigung des festen Eiweißes den Larven die Aufnahme überhaupt erst ermöglichten. Ich habe die FABREschen Versuche wiederholt und mich zwar nicht von dem Entstehen einer „wasserhellen Flüssigkeit" aus koagulierten Eiereiweiß überzeugen können, wohl aber ist es richtig, daß die oberflächlichen Schichten durch die Larven, denen übrigens diese Nahrung wenig zuzusagen scheint, sehr bald verflüssigt werden, zu einer Zeit, wo in dem Proberöhrchen noch keinerlei erhebliche Veränderung des Eiweißes zu bemerken ist. Dennoch sind die Versuche nicht einwandfrei, da nach BOGDANOW (17) schon die auskriechenden Larven, ja sogar die normalen Eier einer Reinkultur gewisse Mikrokokken enthalten. Er stellte sich die Aufgabe, Fliegenlarven in vollkommen sterilisierten Nährmedien zu züchten. Durch ein besonderes Verfahren wurden die den Eiern etwa außen anhaftenden Bakterien durch Waschen mit Sublimatlösung abgetötet und hierauf die sterilen Eier mit den ebenfalls sterilisierten Nährlösungen (Eiweiß, Albumosen u. a.) in entsprechend verschlossene Reagenzgläser gebracht. Die ausgeschlüpften Larven entwickeln sich eine Zeitlang unter diesen Umständen ganz gut, hören aber, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben (etwa 0,9 cm Länge und 0,15 cm Breite), auf zu fressen und sehen sehr mager und durchsichtig aus. BOGDANOW gibt auch an, daß, wenn man die Entwicklung der sterilen Eier auf Nährgelatine in PETRIschen Schalen vor sich gehen läßt, die Larven beim Herumkriechen auf dem Substrat deutlich sichtbare Spuren zurücklassen, welche eine Reinkultur von Mikrokokken ergeben. Ein sehr bemerkenswertes Resultat ergaben Kulturen, welche einmal aus Versehen ungenügend sterilisiertes Fleisch enthielten: hier waren außer den Mikrokokken auch gelatineverflüssigende Bakterien vorhanden, die sich auch in unausgenützten Fleischportionen fanden. Die Entwicklung der Larven schritt hier besonders gut vorwärts. BOGDANOW hält es daher für wahrscheinlich, daß für die normale Entwicklung der Larven zwei verschiedene Arten von Mikroorganismen erforderlich sind, von denen die einen angeblich schon in den Eiern vorkommen, während die anderen aus der Luft stammen. Ob die Bedeutung derselben hauptsächlich in der Verflüssigung fester Eiweißsubstanzen liegt, bleibt vorläufig fraglich und damit auch die Rolle des „Speichels" bei den Muscidenlarven.

Wie WEISMANN hat auch neuerdings WEINLAND (235), dem wir eine Reihe schöner Untersuchungen über den Stoffwechsel der Fliegenmaden und -puppen verdanken, aus der anatomischen Lage der Ausführgänge der Speicheldrüsen geschlossen, „daß die Nahrung (das aufgenommene Fleisch) gleich bei der Aufnahme mit einem fermenthaltigen Saft getränkt wird und daß dieselbe mit einem Ferment

im Saugmagen zusammen ist". Das Ferment, um dessen Zufuhr es sich hier (wie auch vielleicht bei den am Beginn des Mitteldarmes gelegenen 4 kleinen drüsigen Divertikeln) handelt, ist nach Weinland ein proteolytisches, wie er ein solches, und zwar sehr wirksam, auch in den Entleerungen des Tieres nachzuweisen vermochte. Ob dieses freilich aus dem „Speichel" herstammt, erscheint wohl sehr fraglich, und wäre eher an ein Sekret des Mitteldarmes selbst zu denken. Den Inhalt des Saugmagens fand Weinland stets stark alkalisch, und darf dies wohl auf den Speichel bezogen werden. Auch soll durch den Inhalt des Saugmagens zugesetztes Fett eine starke Zersetzung erfahren, die aber wohl bakterieller Natur sein dürfte.

Bei den fertig entwickelten Musciden dürfte dem Speichel, wenn er überhaupt verdauende Wirkungen besitzt, hauptsächlich ein diastatischer oder invertierender Einfluß zukommen, vorwiegend aber wird seine Entleerung nach außen wohl dem Zwecke dienen, feste wasserlösliche Substanzen (Zucker) löslich zu machen oder konzentriertere Nährstofflösungen zu verdünnen.

Bei den blutsaugenden Dipteren hat man vielfach eine giftige oder wenigstens reizende Wirkung des Sekretes der Speicheldrüsen angenommen. Es ist ja bekannt, daß der Mückenstich eine mehr oder weniger heftige lokale Reizung der Haut verursacht, die sich objektiv durch Rötung und Quaddelbildung, sowie subjektiv durch heftiges Jucken bemerkbar macht. Wenn das Speicheldrüsensekret an sich diese Erscheinungen bewirkt, dann müßte die Einführung der ganzen, zerriebenen Speicheldrüsen in die Haut dieselben noch steigern, da nachweislich beim Stich nur wenig vom Inhalt dieser Drüsen entleert wird. Schaudinn (207) hat wiederholt die in geringen Mengen von NaCl-Lösung herauspräparierten Drüsen mit einer Nadel unter die Haut eingeführt, nachdem er vorher eine kleine Wunde gemacht hatte, aber niemals eine Spur der erwähnten Erscheinungen beobachtet, obwohl die Drüsen nach ihrer Implantation in der Haut sorgfältig verrieben wurden. Ebensowenig ließ sich, woran man ja auch denken konnte, mit Sicherheit eine gerinnungshemmende Wirkung auf das Blut nachweisen. Wurden die Speicheldrüsen in frischem Blutserum herauspräpariert und nach ihrer Zertrümmerung in einer Glaskapillare aufgesogen, die soeben zur Hälfte mit frischem Blut gefüllt war, so war das Blut nach 24 Stunden zwar nicht ganz geronnen, aber etwa zur Hälfte, die meisten Blutkörperchen zeigten deutliche Zerfallserscheinungen, viele waren ganz gelöst. Schaudinn hält die Annahme einer verdauenden (proteolytischen) Wirkung für die wahrscheinlichste, während er geneigt ist, die Verhütung der schnellen Gerinnung dem Gas zuzuschreiben, welches, wie schon erwähnt, in den Divertikeln des Oeosphagus (Saugmagen) enthalten ist, und zwar aus Gründen, die in der chemischen Natur desselben liegen.

Um diese Anschauung verständlich zu machen, muß nochmals auf den Saugakt der Mücken eingegangen werden, der im wesentlichen schon oben dargestellt wurde. „Während der Körper des Tieres sich auf die Haut beim Eindringen der Stilette niedersenkt, erfolgen die Atembewegungen gleichmäßig und schwach, plötzlich sieht man eine gewaltsame starke Kontraktion des ganzen Abdomens. Dies dürfte bewirken, daß das Blut im Körper der Mücke sich nach vorne anstaut und auf die mit Gas gefüllten Oesophagusdirertikel,

sowie auf die Speicheldrüsen drückt und ihren Inhalt, soweit er gasförmig oder flüssig ist, entleert; auch feste Körper, die etwa in diesen Flüssigkeiten suspendiert sind, werden mitgeführt, ebenso wird alles, was die Ausführungsgänge dieser Hüllen verstopft, mitherausgedrückt und in die Haut befördert. Die Gasbehälter werden, wie die Untersuchung des Tieres in diesem Zustande des Saugens beweist, bis auf wenige Blasen geleert, die Speicheldrüsen dagegen nicht merklich verändert, die entleerte Sekretmenge dürfte minimal sein.“ Als Ursache der gewaltsamen Exspirationsbewegung des Körpers betrachtet SCHAUDINN die kohlensäurereiche Luftschicht in nächster Nähe der Haut, und es gelang ihm, diese Deutung auch experimentell zu stützen. Er brachte eine Mücke unter das Deckglas auf einen hohlgeschliffenen Objektträger, der Rüssel wurde vorsichtig unter dem Rand des Deckglases vorgezogen und in ein Tröpfchen Glyzerin getaucht, das dann mit einem zweiten Deckglas bedeckt wurde, so konnte das Rüsselende mit starker Vergrößerung in einem flüssigen Medium beobachtet werden. Das die Mücke selbst bedeckende Glas war so gelagert, daß von der Höhlung des Objektträgers noch ein kleiner Spalt frei blieb, an den Rand dieses Spaltes wurde nun ein winziges Körnchen Kalk gebracht und mit einer Spur HCl befeuchtet. Die entstehende CO_2 konnte sich dann in die Höhlung des Objektträgers ergießen. Es gelang nun auf diese Weise wirklich, eine Kontraktion des Mückenkörpers zu erzielen, wobei vor allem das Gas der Saugmagen in Form von kleinen Bläschen heraustrat, die sich dann schnell zu einer großen Gasblase vereinigten.

Als geformte Inhaltsgebilde der Oesophagusdivertikel fanden sich nun ganz regelmäßig Sproßpilzzellen, oft sehr zahlreich, in anderen Fällen nur spärlich. Unmittelbar nach dem Saugen sind stets nur wenige Pilzzellen von ovaler oder bohnenförmiger Form nachweisbar. Während der Verdauung im Magen (Mitteldarm) nehmen sie zu, werden nach Beendigung der Verdauung sehr reichlich und bilden oft sogar einen dichten Ueberzug der Wand, und zwar in allen Stadien der Proliferation. Auch schon bei eben ausgeschlüpften Mücken (*Culex* und *Anopheles*) vermißte SCHAUDINN diese Parasiten niemals, namentlich wenn sie durch Ernährung der Mücke mit Zuckerwasser oder Fruchtsäften zu lebhafterer Vermehrung veranlaßt wurden. Es scheint sich daher um ständige Kommensalen der Mücken zu handeln. Auch in den Nymphen und selbst Larven fanden sie sich bereits, letzterenfalls im Darme. Es liegt nahe, sie für die Produzenten des Gases in den Oesophagusdivertikeln der Mücken zu halten und dieses demnach als CO_2 anzusprechen. Dies ließ sich in der Tat durch Trübung von Barytwasser unter dem Deckglase nachweisen.

Mit den Reservoiren, die ihrer Gasblasen beraubt waren, also nur noch die spärliche Flüssigkeit und die Hefezellen enthielten, stellte nun SCHAUDINN dieselben Versuche an, wie mit den Speicheldrüsen. „Die Mücken werden lebend in NaCl-Lösung schnell präpariert. Sobald die Reservoire, die an ihren Gasblasen schon mit bloßem Auge leicht kenntlich sind, freiliegen, werden sie unter dem Mikroskop vorsichtig in toto vom Oesophagus abgeschnitten und schnell in einen Tropfen reiner NaCl-Lösung übertragen. Hier wird ein kleiner Riß in die Wand des Sackes gemacht und das Gas durch vorsichtigen Druck entleert. Dann wurde mit einer reinen Nadel

schnell durch Rotieren ein kleines trichterförmiges Loch in die obere Hautfläche gemacht, das so tief war, daß gerade eine Spur Blut im Grunde sichtbar wurde, in diesen Trichter wurde das auf die Nadelspitze genommene Gasreservoir eingepflanzt und durch rotierende Bewegung der Nadel zerdrückt und verrieben. Schon nach wenigen Sekunden merkt man den charakteristischen kribbelnden Reiz des Mückenstiches, und in kurzer Zeit tritt auch die Rötung und typische Quaddelbildung ein; meist viel heftiger als bei dem gewöhnlichen Mückenstich, auch hält die Quaddel länger an (bis zu 4 Tagen) und juckt länger, was davon abhängt, daß beim Mückenstich die meisten Sproßpilze wieder aufgesogen werden, während sie hier in der Wunde bleiben." (Schaudinn.) Es gelang sogar, nachzuweisen, daß der Grad der Rötung und Quaddelbildung von der Menge der Hefepilze und ihres Enzyms abhängig ist. Bei der Injektion eines Sackes, der dicht mit Hefepilzen vollgestopft war, konnte Schaudinn an sich eine fast 3 cm breite, dicke und schmerzhafte Hervorwölbung erzielen, die über eine Woche anhielt.

Nach diesen Versuchen kann wohl kaum bezweifelt werden, daß die Giftwirkung des Mückenstiches nicht sowohl durch den Speichel, sondern vielmehr durch ein Enzym eines kommensalen Pilzes erzielt wird. Dieser Pilz scheint nach Schaudinn in den Entwicklungskreis eines höheren, mycelbildenden Myceten (in der Nähe der Entomophthoraceen) zu gehören.

„Nach dem Saugen des Blutes bleiben meist nur wenige kleinste ovale oder kugelige Hefezellen in dem Reservoir zurück; zugleich finden sich auch spärliche Reste des Blutes, das bei der letzten Entleerung des Reservoirinhaltes in den Magen übrig blieb. Dieses Blut zersetzt sich, und von dem darin enthaltenen spärlichen Traubenzucker dürften die Pilze sich gerade soweit vermehren, daß ihre Quantität für den nächsten Stich ausreicht." Wie früher erwähnt, kann man sie aber zu lebhafter Vermehrung bringen durch Verfütterung von zuckerhaltigen Lösungen an Mücken. Die beim Beginn des Stiches entleerten Hefezellen dürften zum größten Teil wieder in den Magen aufgesogen werden, denn man findet sie häufig im frisch gesogenen Magenblut in denselben Entwicklungsstadien, wie im Reservoir. Während der Verdauung im Magen vermehren sich die Pilze, anfangs noch hefeartig, dann mycelbildend, und produzieren schließlich eine winzig kleine Fruchtform, die Schaudinn auch in den Eiern von *Culex* wiederfand. Es ist somit wahrscheinlich, daß der Pilz vererbt wird. (Schaudinn.) Wäre dem so, so hätten wir es hier, wenn sich die Angabe von Bogdanow über das Vorkommen gewisser Mikrokokken in den Eiern und Larven von Musciden bestätigt, mit der Vererbung von zwei verschiedenen Symbionten bei Dipteren zu tun, eine Tatsache, die gewiß ein außergewöhnliches Interesse beansprucht.

Auch in dem Darm fast aller entwickelten Fliegen (*Musca, Sarcophaga*) findet man nach Prowazek (196) in äußerst wechselnder Menge sproßpilzartige, längliche oder an beiden Enden zugespitzte Zellen, die der *Apiculatus*-Hefe ähnlich sind und dem Entwicklungskreis einer Entomophthoree angehören. Die Teilung erfolgt durch eine asymmetrische Sprossung. Besonders im Herbst sprossen sie zu langen, mit mehreren länglichen Kernen ausgestatteten Schläuchen aus, die am Ende kolbig angeschwollen sind und hier einen *Peni-*

cillium-artigen Fächer von sich verjüngenden, ovoïden Zellen tragen. (PROWAZEK.)

Es schließen sich hier naturgemäß die merkwürdigen Beobachtungen über das Vorkommen von einem symbiotischen Sproßpilz in gewissen Zellen des Mitteldarmes eines Käfers (*Anobium paniceum*) an, der überall häufig in Häusern, Maga-

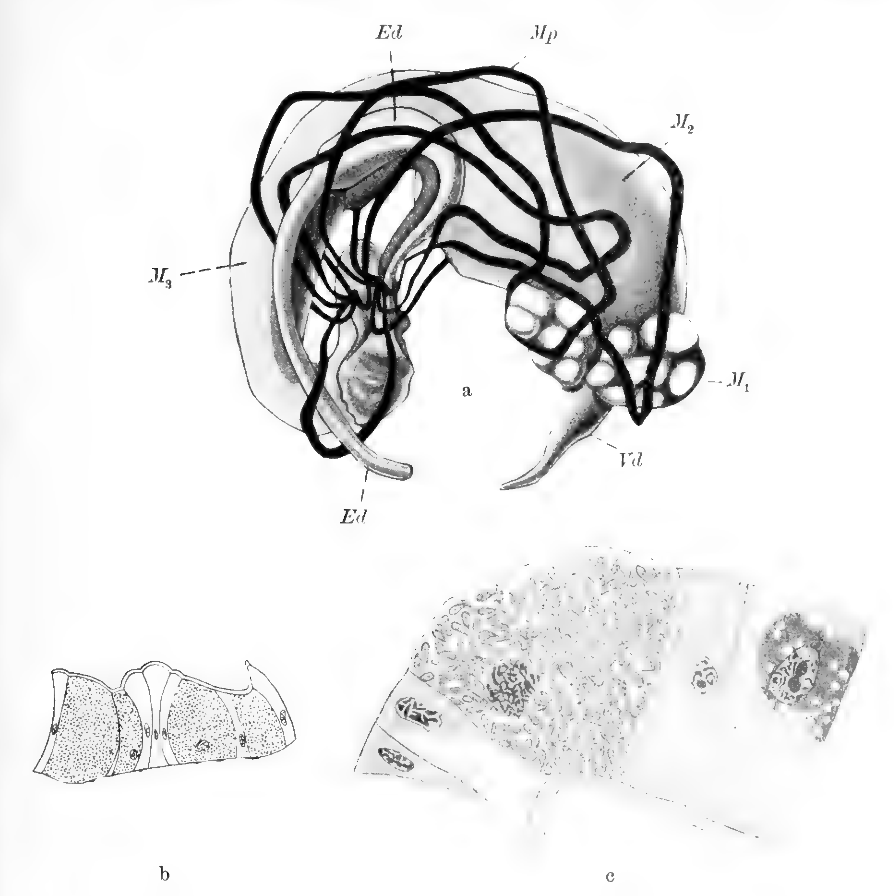


Fig. 263. *Anobium paniceum* (Larve). a Aeußere Ansicht des Darmkanals von der rechten Seite (schwach vergrößert). *Vd* Vorderdarm, M_1, M_2, M_3 Mitteldarm, *Mp* MALPIGHIsche Gefäße, *Ed* Enddarm. b Querschnitt des Mitteldarmes aus den seitlichen Partien des vordersten Abschnittes (M_1). Die großen Zellen sind parasitenhaltig. c Teil eines Querschnittes durch die Wand des parasitenhaltigen Abschnittes (stark vergrößert). (Nach KARAWAIEW.)

zinen etc. anzutreffen ist und sich hier von verschiedenen trockenen organischen Substanzen, wie Brot, Kakes, Pflanzenvorräten etc., nährt, aber auch Holz, Leder und besonders gern Kleie frißt. 1899 beschrieb KARAWAIEW (108) den eigentümlichen Bau des Darmes. Bei der jungen Larve erscheint er in komplizierter Weise aufgewunden und besteht aus einem kurzen Vorderdarm, dem ein sehr langer Mitteldarm sich anschließt, an dem sich leicht drei Abschnitte unterscheiden lassen (Fig. 263a). Der vorderste ist

durch zwei seitliche geschwulstartige Ausstülpungen charakterisiert (M_1) und geht in den sehr viel längeren mittleren Teil über, der dritte Teil ist dann wieder schmaler und zylindrisch geformt. Speicheldrüsen fehlen ganz. Im ganzen Mitteldarm, mit Ausnahme der beiden vorn gelegenen Aussackungen, zeigt das Epithel ziemlich die gleiche Beschaffenheit. Die zylindrischen Zellen sind oft sehr stark vakuolisiert und erscheinen am größten im mittleren Abschnitt. Was nun jene Divertikel betrifft, so lassen sich in ihrer Epitheldecke leicht zwei verschiedene Zellenarten unterscheiden, welche sich sowohl nach Form und Größe, wie durch ihren Inhalt schroff unterscheiden. Am meisten fallen große, fast isodiametrische Zellen auf, die grobkörnig aussehen und deren Schicht stellenweise von helleren „Stützzellen" unterbrochen wird. Bei den ersteren ist das Protoplasma fast ganz geschwunden: statt dessen befindet sich in den Zellen „eine homogene, schleimige Masse, in welcher grobe Körnchen" eingelagert sind; der Kern ist meist unverändert erhalten. In bezug auf die Natur der „Körnchen" hat Karawaiew bereits gesagt, daß es sich um parasitische Organismen handelt. Er fand „einzellige Wesen von Keulenform", deren größter Durchmesser etwa 4,5 μ beträgt. Mit Hilfe von Thioninfärbung konnte er im Innern ihres Plasmas zwei rundliche Gebilde entdecken, von denen er das eine als Kern, das andere als kontraktile Vakuole deutet. An dem zugespitzten Ende glaubte Karawaiew eine „Geißel" zu bemerken und hielt dementsprechend die angeblichen tierischen Organismen für Flagellaten. Escherich (66) hat nun den Nachweis erbracht, „daß hier gar keine tierischen Organismen vorliegen, sondern daß die vermeintlichen Flagellaten vielmehr pflanzlicher Natur sind. Es handelt sich um Pilze, und zwar um Saccharomyceten. Die einzelnen Zellen zeigen innerhalb der beherbergenden Darmepithelien sehr wechselnde Formen, am häufigsten ist die Keulenform (Fig. 263c), doch kommen auch ovale oder ganz unregelmäßige Gebilde vor; ferner sieht man häufig zwei Zellen sehr verschiedener Größe zusammenhängen (Sprossung). Die äußere Begrenzung wird von einer ziemlich dicken Membran gebildet, im Innern findet man fast stets nach dem breiten Pol zu eine große und zuweilen noch eine oder zwei kleinere Vakuolen. Den Beweis der Hefenatur dieser Einschlüsse hat Escherich auch durch Kulturversuche geliefert. In einer 1-proz. Traubenzuckerlösung im hängenden Tropfen erfolgte im Verlauf mehrerer Wochen nicht nur eine starke Vermehrung des Pilzes, sondern auch eine Veränderung des Zellinhaltes. Der Vorgang der Sprossung schien in der Kultur häufiger als in den Epithelzellen. Später, nach etwa 8 Tagen, bildeten die Sproßzellen kettenartige Verbände, auch traten jetzt häufig lange, schlauchförmige Sprossen auf. Gelatine erwies sich als ganz ungeeigneter Nährboden.

Die ganze Art des Vorkommens, vor allem die Ständigkeit desselben und die scharfe Lokalisation an ganz scharf umschriebenen Stellen der Darmwand, läßt schließen, daß es sich nicht um Parasiten handelt, sondern „daß sich zwischen Hefe und Käfer ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis ausgebildet hat, daß also, wie auch schon Karawaiew vermutete, eine Art Symbiose zwischen den beiden so verschiedenen Organismen vorliegt".

ESCHERICH hält es für das Wahrscheinlichste, daß die Hefe bei der Verdauung des *Anobium* eine Rolle spielt, und es scheint dafür zu sprechen, daß der Pilz bei der Larve, der das Hauptnährungsgeschäft zufällt, am zahlreichsten vorhanden ist, daß er bei der Puppe bis auf einzelne kleine Nester verschwindet, um dann bei dem Käfer sich wieder zu vermehren, jedoch bei weitem nicht in dem Maße wie bei der Larve. „Wir können also sagen, daß zwischem dem Grad der Nahrungsaufnahme und der Hefevegetation gewisse (direkt proportionale) Beziehungen bestehen.“

Mit Rücksicht auf die oben mitgeteilten Beobachtungen SCHAUDINNS scheint die Vermutung ESCHERICHS nicht unwahrscheinlich, daß der Pilz nicht etwa mit der Nahrung aufgenommen wird und vom Darmlumen aus in die Zellen einwandert, sondern von Generation zu Generation durch die Eier übertragen wird.

Indem wir uns wieder den Speicheldrüsen der Insekten zuwenden, muß bemerkt werden, daß nicht nur der Stich vieler Dipteren, sondern auch der von Hemipteren (Wanzen) zu einer lokalen starken Reizung und Quaddelbildung führt. Es wäre von großem Interesse, auch in diesen Fällen zu prüfen, ob es sich um eine direkte Giftwirkung des Speichels handelt oder um eine solche beigemengter pflanzlicher Organismen (Pilzzellen).

Aeußerst interessant gestalten sich die Absonderung und die vermutliche Wirkung des „Speichels“ bei den Pflanzensäfte saugenden Blattläusen, von deren merkwürdiger Nahrungsaufnahme schon früher die Rede war. Es wurde gezeigt, daß in dem Maße, als die Saugborsten im Parenchym vordringen, um dieselben eine Scheide aus einem rasch erhärtenden Sekret gebildet wird, das ohne allen Zweifel von den Speicheldrüsen herstammt und so wichtige mechanische Dienste beim Einstechen und Vorschieben des Saugrohres leistet. Doch dürften beim Vermischen des an der Spitze jener Röhre austretenden „Speichels“ mit dem Inhalt der angestochenen Zelle wohl auch chemische (verdauende) Wirkungen in Betracht kommen. Oft lassen die angestochenen Zellen ganz deutlich Zeichen eines krankhaften Zustandes erkennen oder sterben wohl auch ganz ab. Die Krankheit äußert sich nach BÜSGEN (38) bei *Opuntia chimochyla*, wenn sie von Schildläusen befallen ist, in Gelbwerden der Chlorophyllkörner, bei *Cattleya crispa* unter gleichen Umständen in einem Aufquellen und Braunwerden derselben Organe, womit gleichzeitig der Zellkern in eine homogene Masse mit unregelmäßigem Umriß verwandelt wird. Es scheint, daß diese Veränderungen mit der Nahrungsaufnahme seitens der Läuse in Zusammenhang stehen, denn sie treten in einfach zerrissenen Zellen nicht ein. Ueber die letztere läßt sich sagen, daß sie zunächst auf Kosten des Zellsaftes vor sich geht, denn der Plasmakörper mit seinen Organen ist auch in den Zellen, welche die saugende Spitze des Borstenbündels bereits weit hinter sich gelassen hat, noch erhalten. (BÜSGEN.) BÜSGEN hält es für wahrscheinlich, daß gleichzeitig mit dem Saugen der Ausfluß eines Giftes in die Wunde stattfindet.

Bei anderen Schnabelkerfen soll nach PLATEAU (189, 190) im Sekret der Speicheldrüsen ein diastatisch wirkendes Enzym enthalten sein. Auffallenderweise beobachtet er dies gerade bei Arten, welche sich ausschließlich von lebenden Tieren ernähren (*Nepa*, *Ranatra*). Es ist nicht zu leugnen, daß den Blatt- und Schildläusen ein solches

Enzym zu größerem Vorteil gereichen würde. „Die Lösung der Stärke in einer Zelle unter fortwährender langsamer Absaugung des entstehenden Zuckers würde einen osmotischen Zustrom entsprechender Substanzen nach der angestochenen Zelle hin veranlassen, der den Tieren immer neue Nahrung zuführte. Geschieht der Einstich in junge, noch wachstumsfähige Zellen, so kann durch denselben Prozeß die Entstehung hypertropischer Neubildungen angeregt werden (Blattlausgallen). Die angesaugte Zelle spielt in diesem Falle die Rolle eines Vegetationspunktes." (Büsgen.) R. Goethe hält es für wahrscheinlich, daß die Wucherungen, welche durch den Stich der Blutlaus (*Schizoneura lanigera*) in der verletzten Rinde entstehen, durch eine reizende Substanz hervorgerufen werden, welche das Tier mit dem Speichel in die Wunde einfließen läßt, um ein stärkeres Herbeiströmen von Nährstoffen und damit eine reichlichere Ernährung zu erzielen.

Die außerordentliche Entwicklung des Speicheldrüsenapparates bei vielen Hymenopteren und speziell bei den Bienen und Hummeln läßt auf sehr wichtige Funktionen desselben schließen. Leider sind aber unsere Kenntnisse hierüber noch recht dürftig. Der Umstand, daß für die Mehrzahl dieser Insekten, sowie auch für viele Dipteren und vor allem Lepidopteren der Nektar der Blüten die wichtigste Nahrung bildet, und speziell bei den staatenbildenden Hymenopteren als „Honig" in reichlicher Menge aufgespeichert wird, läßt schließen, daß der „Speichel" bei der Bereitung des letzteren eine gewisse Rolle spielt. Es ist bekannt, daß im Nektar vorwiegend Rohrzucker, im Honig aber Trauben- und Fruchtzucker enthalten ist, so daß die Vermutung naheliegt, daß während des Verweilens im Kropf (Honigmagen) eine Inversion stattfindet, die wohl nur einem invertierenden Enzym des Speichels zugeschrieben werden könnte. Außerdem enthält der Honig immer Ameisensäure, und man darf wohl berechtigterweise annehmen, daß dieselbe aus dem Speichel stammt, denn es ist bekannt, daß das Sekret einiger dieser Drüsen bei den Hymenopteren stark sauer reagiert. Sicherlich sind es aber nicht allein verdauende Wirkungen, um die es sich hier handelt, sondern es spielen die Sekrete der sogenannten „Speicheldrüsen" auch sonst im Leben der sozialen Insekten eine außerordentlich wichtige Rolle: sie liefern den Kitt und Mörtel bei Herstellung der Nester, haben ferner bei der Brutpflege wichtige Funktionen (Bespeicheln der Eier und Larven bei den Ameisen), und dienen zum Teil wohl auch dem gegenseitigen Erkennen. (Escherich.) So dürften speziell die Mandibularspeicheldrüsen der Ameisen und Bienen hauptsächlich die Flüssigkeit liefern, welche zum Verkleben der abgenagten kleinen Partikel von Holz oder Sandkörnchen, die zum Nestbau verwendet werden, sowie (bei den Bienen) zum Wachskneten nötig ist.

Bei den Bienen hat man den „Speicheldrüsen" eine gewisse Bedeutung für die Bereitung des sogenannten „Futtersaftes" zugeschrieben, eine Ansicht, die aber zurzeit wohl als endgültig widerlegt gelten darf. Als Futtersaft oder Futterbrei bezeichnet man eine breiartige, weißliche Substanz, welche die fütternden Arbeiterbienen in die Zellen der Larven von Königinnen, Drohnen und Arbeiterinnen einlegen. Ueber die Natur und Herkunft derselben ist ein lebhafter Streit geführt worden.

Die Erfahrung, daß die Honigbienen ihre Larven mit einer aus dem Munde erbrochenen Masse füttern, ist sehr alt, und schon SWAMMERDAM (Biblia naturae, p. 400) hielt mit den erfahrensten Bienenzüchtern seiner Zeit diesen Futtersaft für „mel salivarium sive eructatum", der vorher im Bienenkörper auf eine ganz bestimmte Art zubereitet worden sei. DÖNHOFF wies durch chemische Reaktionen nach, daß wenigstens $^9/_{10}$ des Futtersaftes aus Eiweiß bestehen, und hielt ihn deshalb für das Sekret einer wahrscheinlich im Schlund oder in der Speiseröhre gelegenen Drüse. LEUKART (Eichstädter Bienenzeitung, 1855, p. 199) untersuchte den Futtersaft mikroskopisch und fand ihn bestehend aus einer formlosen, zähen, gummiartigen Masse, in die zahllose feine Körnchen von zum Teil fettartigem Aussehen eingebettet liegen. Da der durch die Verdauung des Pollens im Mitteldarm bereitete Speisebrei eine ganz ähnliche Beschaffenheit zeigte, trug LEUKART kein Bedenken, beiderlei Stoffe zu identifizieren und den Futtersaft für nach außen geschafften Speisebrei (Mitteldarminhalt) zu halten. Später (Eichstädter Bienenzeitung, 1856, p. 232) machte DÖNHOFF die Bemerkung, daß im Futtersaft eine freie Säure enthalten sei; da nun der Inhalt des Mitteldarmes neutral oder schwach sauer reagiert, so vermutete er, daß die Säure von beigemischtem Speichel herrühre. Dies wurde ihm um so wahrscheinlicher, als er sah, daß, wenn man den Kopf einer Biene stark drückt, Speichel von intensiv saurer Reaktion zwischen den Kiefern hervortritt.

Im Jahre 1858 (Eichstädter Bienenzeitung, 1858, p. 204) erhielt DÖNHOFF von LEUKART die Privatmitteilung, daß sich im Kopfe der Bienen, besonders bei der Arbeiterin, zwei Paare von Speicheldrüsen befinden, welche eine saure Reaktion zeigen und wahrscheinlich bei der Bereitung des Futtersaftes in Betracht kommen. Hauptsächlich gestützt auf die saure Reaktion des Futtersaftes, nahm DÖNHOFF daher an, daß die Speicheldrüsen bei dessen Bereitung wesentlich beteiligt sind, auch konstatierte er, daß dem Honig beim Einsaugen resp. Erbrechen eine Säure beigemischt werde.

Den extremsten Standpunkt nahm 1874 (ibid. 1874, p. 130) FISCHER ein, indem er für die Speicheldrüsen nicht nur eine Beteiligung an der Futtersaftproduktion annahm, sondern sie als die alleinigen Erzeuger desselben hinstellte und dem Mitteldarm jede Beziehung zu demselben absprechen zu können glaubte. Er wies insbesondere auch darauf hin, daß der Futtersaft trotz der sehr verschiedenen Färbung des Mitteldarminhaltes stets dieselbe weiße Farbe besitzt. Es müsse jener also wohl das Sekret von Drüsen sein, ähnlich wie das Wachs; denn nur so wäre es verständlich, daß die Bienen auch ohne Pollennahrung imstande seien, längere Zeit Brut zu ernähren und Futtersaft zu produzieren. Er versuchte seine Ansicht auch dadurch zu stützen, daß er auf die große Differenz des ersten Paares der Kopfspeicheldrüsen bei Brut- und Trachtbienen hinwies. Bei den jungen Bienen, welche sich zunächst den Brutgeschäften widmen und Futtersaft bereiten (Brutbienen), bilden die betreffenden Drüsen ein vollsaftiges Organ, während sie später, wenn dieselben Individuen auf Tracht ausfliegen (Trachtbienen), mehr oder weniger kollabiert und geschrumpft erscheinen. Bei Drohnen und Königinnen fehlen diese Drüsen gänzlich.

Auch LEUKART hatte inzwischen seine ursprüngliche Meinung

fallen lassen und betrachtete nun, wie sein Schüler Schiemenz, den Futtersaft „als das Sekret der Speicheldrüsen, und zwar vornehmlich von System I (nach der Bezeichnung von v. Siebold in der Eichstädter Bienenzeitung, 1872, p. 287); doch können die anderen Systeme nicht absolut von einer Teilnahme an der Produktion ausgeschlossen werden“ (Schiemenz). Erwähnt sei noch, daß nach dem letztgenannten Autor das Sekret von System I und IV stark sauer, das von System II und III dagegen alkalisch reagiert.

Der Fischer-Leukartschen Lehre ist dann namentlich Schönfeld (Deutsche Bienenzeitung, 1880 und 1883) entgegengetreten. Er zeigte unter voller Berücksichtigung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse der Drüsen, daß weder die untere Kopfspeicheldrüse (System I) Futtersaft liefern könne noch auch die obere und die Brustspeicheldrüse. Es ist die Aufgabe der ersterwähnten Drüse, ein Sekret zu bereiten, welches beim Pollenkauen, zur Wachsverarbeitung, zur Verdünnung und Ansäuerung des Futtersaftes, der durch die Mundöffnung abgegeben werden muß, Verwendung findet. Auch seine chemische Beschaffenheit zeigt, daß der Futtersaft nicht mit demselben identisch sein kann. Planta (188) verrieb eine große Anzahl (150) Bienenköpfe mit Glyzerin in einem Mörser und prüfte den Extrakt auf Zucker ohne Erfolg; der Futtersaft enthält immer reichlich Zucker. Dagegen fand Planta den Glyzerinauszug wirksam auf Rohrzucker (Invertin), auch soll frisches Blutfibrin verdaut werden (? B.). Der der oberen Kopfspeicheldrüse und der Brustspeicheldrüse gemeinsame Ausführgang mündet aber überhaupt nicht in die Mundhöhle, sondern auf die vordere Hälfte der Zungenwurzel, die dem Saugapparat angehört, der mit der Abgabe von Futtersaft nichts zu tun haben kann. Schönfeld zeigt vielmehr, daß die obere Kopfspeicheldrüse, deren Sekret ölartig ist, die für den komplizierten, chitinösen Saugapparat unerläßliche äußerliche Schmiere zu liefern hat, während das wässerige Sekret der Brustspeicheldrüse das Zungenfutteral im Innern anfeuchtet, um den dichten, dasselbe auskleidenden Haarwald behufs Aufnahme des Nektars anzufeuchten und den im Nektar enthaltenen Rohrzucker in Frucht- und Traubenzucker zu invertieren, sowie auch endlich um das Geschmacksorgan der Biene mit seinen Geschmacksbechern, auf die er sich unmittelbar ergießt, mit dem erforderlichen Speichel zu versorgen. (A. v. Planta.)

Es ist ferner zu beachten, daß die Biene die Flüssigkeit, welche als Futtersaft in die Zellen, besonders in die senkrechten Zellen der Königinnenlarven ergossen werden soll, nur durch einen Brechakt dahin entleeren kann; wenn ferner Schönfeld durch zahlreiche Fütterungsversuche zeigt, daß sich kleine Körperchen, welche dem Futterhonig beigemischt werden, schon nach einigen Stunden im Futterbrei nachweisen lassen, so geht daraus hervor, daß die Speicheldrüsen unmöglich als Produzenten des Futtersaftes angesehen werden können. Er betrachtet demnach im Sinne der ursprünglichen Auffassung von Leukart den Chylusmagen (Mitteldarm) als das Organ, welches den Futtersaft liefert. Dessenungeachtet wird aber wohl eine mehr oder weniger reichliche Beimischung von Speichel zu demselben nicht in Abrede zu stellen sein, und es fragt sich nur, ob ihm nach seiner chemischen Zusammensetzung eine ernährende Bedeutung zugeschrieben

werden kann. Leider ist, soviel ich sehen konnte, darüber nichts Bestimmtes bekannt. Unter allen Umständen wird aber durch Beimischung der Sekrete der verschiedenen Speicheldrüsen zu der erbrochenen Masse des Futtersaftes eine große Mannigfaltigkeit der Konsistenz desselben ermöglicht.

Bei den Termiten können nach Grassi aber wirklich die Speichelsekrete allein zur Fütterung verwendet werden, und es bildet daher der „Speichel“ hier in gewissen Fällen tatsächlich den „Futtersaft“. Auch sieht man nach Grassi (90) Termiten ihren eigenen Speichel, welcher aus der Unterlippe quillt, wieder aufsaugen. Es ist bekannt, daß bei diesen sozialen Insekten die ursprünglich indifferenten Jugendformen durch Verabreichung einer bestimmt zusammengesetzten Nahrung seitens der fütternden Arbeiter in die verschiedenen Entwicklungsbahnen gebracht und so nach Belieben Soldaten, Arbeiter oder Geschlechtstiere erzogen werden. Analogen Verhältnissen begegnen wir ja auch bei den Bienen. In welcher Weise sie dabei im einzelnen verfahren, d. h. welche Nahrung resp. Mischung die Arbeiter im gegebenen Falle verwenden, darüber ist freilich noch wenig bekannt. Um so bemerkenswerter ist es, daß gerade in bezug auf die reine Speichelfütterung bei den Termiten Anhaltspunkte zur Erklärung gegeben sind. Wenn das „königliche Paar“ eines Termitenstaates durch einen Unglücksfall zugrunde geht, so erziehen die Arbeiter sofort aus den vorhandenen Jugendstadien „Ersatzköniginnen“ und „Ersatzkönige“.

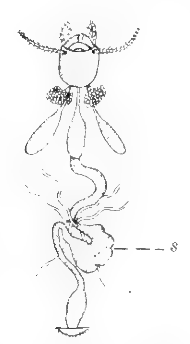


Fig. 264. *Termes lucifugus.* s Darmsack (nach Sharp).

Alle anderen Larven sowie auch alle ausgewachsenen Termiten enthalten in ihrem stark erweiterten Enddarmanhang (Fig. 264) zahlreiche Protozoen. „Dieselben fehlen nur den (‚neotenischen‘) Ersatzgeschlechtstieren sowie deren ältesten Larven, während die geflügelten Geschlechtstiere solche enthalten, wenn auch in merklich geringerer Menge als die Geschlechtslarven.“ Wir dürften nach Escherich kaum fehlgreifen, wenn wir die Abwesenheit der Parasiten und die rasche Entwicklung der Genitalien bei den neotenischen Geschlechtstieren in ursächlichen Zusammenhang bringen, insofern, als bei den Arbeiterlarven der von Parasiten prall gefüllte Hinterdarmsack auf die Genitalanlagen drückt und deren Entwicklung hindert (parasitäre Kastration). Durch Wegfallen der Parasiten schwindet dieses Hindernis, und die Genitalien können sich nun rasch und mächtig entfalten. (Escherich.) Es liegt nun wohl sehr nahe, das Vorhandensein oder Fehlen der Protozoen von der Nahrung abhängig sein zu lassen. Wenn es richtig ist, daß, wie Grassi angibt, die Larven der neotenischen Geschlechtstiere, wie die junge Brut, während ihrer ganzen Entwicklung lediglich mit Speichel gefüttert werden, so kann dies möglicherweise direkt die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen fördern, wie auch indirekt dadurch, daß sie keine Protozoen im Enddarm aufkommen läßt resp. dieselben daraus entfernen hilft. (Escherich.) Wenn so der Nahrung eine Hauptrolle für die Erziehung der verschiedenen Kasten zukommt, „so ist das doch nicht

so aufzufassen, als ob die verschiedene Ernährungsweise die einzige Ursache der Formenspaltung darstellte und dieselbe also direkt bewirkte. Die Kasten sind vielmehr phylogenetisch im Laufe langer Zeiträume aus biologischen Gründen entstanden, und ihre Anlagen sind im Keimplasma festgelegt. Und zwar müssen wir annehmen, daß die Entwicklungspotenzen sämtlicher Kasten in jedem Ei enthalten sind; dann kommt der Nahrung die Rolle eines auslösenden Reizes zu, indem z. B. durch die Fütterung mit Speichel die Anlagen dieser, durch Kotfütterung die Anlagen jener Kaste usw. zur Auslösung und zur Entwicklung gebracht werden.“ (Escherich.)

Wenn man alle Drüsen, deren Sekret in die Mundhöhle oder den vordersten Abschnitt des Darmes ergossen wird, als „Speicheldrüsen“ bezeichnen will, so müßte man auch die bekannten Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen und mancher anderen Insektenlarven hierher rechnen. Doch soll von diesen hier, als nicht zum Verdauungsapparat gehörig, nicht die Rede sein. Dagegen müssen noch gewisse andere, äußerlich ähnliche, aber viel kleinere Drüsen erwähnt werden, welche neben den Spinndrüsen der Mehrzahl der Raupen zukommen, am äußeren Winkel der Mandibeln münden und ein ölartiges Sekret liefern. Die mächtigste Entwicklung erreichen diese Drüsen bei der Raupe von *Cossus ligniperda*, wo sie jederseits einen langen gewundenen Schlauch darstellen, der vorn zu einem länglichen Sammelreservoir anschwillt, und mit einem engeren Verbindungsstück in den betreffenden Oberkiefer münden. Schon Lyonnet erwähnt dieselben in seinem berühmten „Traité de la chenille qui ronge le saule“ (1762) als „vaisseaux dissolvants“, indem er der Absonderung die Fähigkeit zuschreibt, das Holz, in welchem diese Raupen bohren, zu erweichen und zu zerstören. Meckel bezeichnet die genannten Drüsen ohne weiteres als Speicheldrüsen, obschon das Sekret keine Aehnlichkeit mit denjenigen Flüssigkeiten darbietet, die man sonst bei Insekten als Speichel zu bezeichnen pflegt. Querschnitte durch die Drüsenschläuche lassen eine Auskleidung mit deutlich radiär gestreiften Zellen erkennen, die in einschichtiger Lage angeordnet und merkwürdigerweise von einer dicken, konzentrisch geschichteten Chitincuticula überzogen werden, die von keinerlei Kanälchen durchbohrt zu sein scheint, so daß nicht recht ersichtlich ist, wie das Sekret in das Innere des Schlauches gelangt.

Dieses Sekret stellt zunächst eine Emulsion dar, indem in einer spärlichen wässerigen Flüssigkeit zahllose stark lichtbrechende Tröpfchen von verschiedener Größe suspendiert sind, welche dann im Reservoir zu einem stark und unangenehm riechenden „Oel“ zusammenfließen, welches in Wasser unlöslich, in Alkohol, Aether, Chloroform und Benzin leicht löslich ist und eine Dichte von etwa 0,85 besitzt. Bei gewöhnlichem Atmosphärendruck ist sein Siedepunkt höher als der von Oel (200°). Wie schon Meckel wußte, läßt sich diese Flüssigkeit destillieren, und es geht ein flüchtigerer Anteil bei 160° über. Die Reaktion ist sauer. Nach Henseval (93), der die Substanz auch chemisch näher untersuchte, enthält sie außer C und H nur noch S. („L'huile de *Cossus* est donc ce qu'on est convenu d'appeler une huile essentielle, soit une huile essentielle pure, dont la formule minima serait $C_{22}H_{55}S$, soit une huile essentielle résultant d'un mélange d'hydrocarbures soufrés ou, ce qui est plus probable, d'hydrocarbures soufrés et d'hydrocarbures non soufrés.“) (Henseval.)

Wie schon erwähnt, war Lyonnet der Meinung, daß das in Rede stehende Sekret den Tieren das Bohren im Holze erleichtere. Wenn dies überhaupt der Fall ist, so geschieht es jedenfalls nicht durch eine chemische Zerstörung des Holzes, denn Henseval sah dünne Lamellen sich in der Flüssigkeit monatelang unverändert erhalten; er erinnert aber daran, daß Terpentinöl oder Petroleum das Holz erfahrungsgemäß leichter mechanisch (z. B. für Glas) angreifbar machen. Auch

weist er auf die Möglichkeit einer antiseptischen Wirkung (Schutz vor Pilzen) hin. In der Tat sah er, daß Kulturen von *Oospora cinnamomea*, die Insekten angreift, bei Zusatz des *Cossus*-Oeles zu dem Nährsubstrat sich nicht oder nur mangelhaft entwickelten; doch konnte in anderen Fällen keinerlei antiseptische Wirkung nachgewiesen werden. Vielleicht werden auch Schlupfwespen durch den die Raupengänge erfüllenden scharfen Geruch des Sekretes abgehalten.

Wenn *Cossus*-Raupen ergriffen oder sonst beunruhigt werden, so würgen sie eine rotbraune übelriechende Flüssigkeit aus dem Munde, die nichts mit dem eben besprochenen Sekret zu tun hat, sondern, wie dies schon Ramdohr wußte, nichts anderes darstellt, als den alkalisch reagierenden Inhalt des Oesophagus, der zum Schutz und zur Abwehr ausgebrochen wird.

B. Die Verdauung im Mitteldarm.

1. Coleopteren.

a) Entwickelte Käfer.

Wenn auch in einzelnen Fällen unzweifelhafte Verdauungsprozesse sich schon im Vorderdarm (Pharynx und Saugmagen) unter dem Einfluß des Sekretes der sogenannten Speicheldrüsen vollziehen, so kann es doch keinem Zweifel unterworfen sein, daß als der eigentlich verdauende Teil des ganzen Traktus der Mitteldarm (Chylusmagen, Magen) fungiert. Darauf weist nicht nur seine histologische Struktur, sondern auch die Beschaffenheit seines Inhaltes hin. Dies schließt allerdings nicht aus, daß Sekrete des Mitteldarmes in den Vorderdarm gelangen und hier bereits ihre verdauende Wirkung entfalten. So sahen wir schon bei den Crustaceen (Decapoden) das Sekret der als Ausstülpung des Mitteldarmes zu betrachtenden „Leber“ sich in den „Kaumagen“ ergießen, ja, es gibt Fälle, wo der Inhalt des „Chylusmagens“ direkt nach außen entleert wird und hier entweder seine verdauende Wirkung entfaltet (Larven von *Dytiscus, Myrmeleon* etc.) oder anderen Individuen als Nahrung dient (Futtersaft der Bienen). So findet man auch den von sekretorischen Zellen gänzlich freien Kropf gewisser Käfer (Dytisciden) meist erfüllt mit einer sehr zähen bräunlichen oder grünen Flüssigkeit von neutraler oder manchmal alkalischer Reaktion (Plateau, 189), während der übrige Darm nach längerer Nahrungsentziehung fast leer erscheint. Füttert man in solchem Falle rohes Fleisch, so findet man kurze Zeit nachher den Kropf erfüllt mit Stückchen der verabreichten Nahrung, durchtränkt von jenem Safte. Dieselben erleiden im Verlaufe der nächsten (5—6) Stunden sehr auffallende Veränderungen, indem sie aufquellen, erweichen und sich zum größten Teil auflösen. („On a sous les yeux une masse très visqueuse, verdâtre, parfois exceptionnellement rosée, dans laquelle le microscope seul permet de retrouver la substance avalée, sous forme de quelques faisceaux musculaires restés plus ou moins intacts. Je ne puis mieux comparer l’aspect de ce produit qu’à celui du savon mou de menage; sa réaction est légèrement alcaline.“ F. Plateau, 190.) Gleichzeitig ist der Mitteldarm immer noch frei von Nahrung und enthält nur eine blaßgelbe Flüssigkeit. Erst viel später entleert sich der Kropf, und man findet dann den Mitteldarm gefüllt mit einem grauweißen Speisebrei, während sich in jenem wieder die erwähnte grünliche Flüssigkeit sammelt. Diese vermag, wie Plateau zeigte, auch

außerhalb des Körpers Fleischstückchen zu verdauen. Ueber ihre Herkunft kann bei dem völligen Mangel drüsiger Organe im Vorderdarm wohl kaum ein Zweifel bestehen. Ganz analoge Verhältnisse, wie die entwickelten Dytisciden bieten auch andere fleischfressende Käfer dar, vor allem die Carabiden. Auch bei diesen findet die eigentliche Verdauung nicht in demjenigen Abschnitt des Verdauungstraktus statt, wo der Verdauungssaft gebildet wird, sondern **vor** demselben, so daß dem Mitteldarm hier anscheinend in erster Linie resorptive Funktionen zukommen. Es war schon in einem früheren Abschnitt davon die Rede, daß an der Außenfläche dieses Darmabschnittes zahllose kleine Divertikel oder Zotten sich erheben, die aber nicht etwa als Drüsen, sondern vielmehr als Regenerationsherde des Epithels aufzufasssen sind.

Ganz neuerdings hat JORDAN (103) interessante Beobachtungen an *Carabus auratus* mitgeteilt, aus denen hervorgeht, daß bei diesem Käfer (und wahrscheinlich auch in vielen anderen Fällen) die Verdauung in der Hauptsache überhaupt „extraintestinal“ durch nach außen entleertes Mitteldarmsekret erfolgt. Es ist allbekannt, daß viele Käfer und namentlich Carabiden unter gewissen Umständen einen braunen Saft ausspeien, von dem man schon früher vielfach glaubte, daß er das Fleisch der Beutetiere erweiche und so geeignet mache, von den Mundwerkzeugen zerkaut zu werden. Dieser Ansicht trat PLATEAU (l. c.) entgegen; der braune Saft (Kropfinhalt) sollte vielmehr nur als Verteidigungsmittel dienen: „un carabe, qui dévore un morceau de viande ne dégorge aucun liquide coloré.“ Dem widerspricht nun JORDAN auf das entschiedenste. Bietet man einem *C. auratus* weiches Fleisch (hartes verläßt er oft), so versenkt er den Kopf in dasselbe, sich mit den Mandibeln den Weg bahnend. „In die so entstandene Vertiefung wird nun der braune Saft gespieen, der sich hier bis zu einem gewissen Grade ansammeln kann . . . Nun beginnen die Mundwerkzeuge ihr rhythmisches Spiel . . . die Oberkiefer führen scherenartige Bewegungen aus. Dabei befindet sich zwischen ihnen der mit Darmsaft getränkte Fleischzipfel, der den vorderen vor dem Kopf gelegenen Rand der Vertiefung bildet, die der Käfer in das Fleisch gearbeitet hat. Nur diesem Zipfel scheint die Arbeit der Mandibeln zu gelten: er wird gehörig verwalkt, nie aber wird der Teil, der durch die Zangen herausreicht, abgeschnitten. Es sieht vielmehr so aus, als drückten die Oberkiefer aus dem Fleische etwas heraus, und als würde dieses Etwas unmittelbar nach dem Ausdrücken von den Unterkiefern gepackt und zum Munde geführt.“

„Langsam verschwindet das Fleisch, und das Abdomen des Käfers schwillt unter den Flügeldecken hervor, bis (in einem bestimmten Falle) das Fleischstück von 1 cm Länge und $^1/_2$ cm Dicke, nach einer 3 Stunden 15 Minuten währenden Arbeit, fast völlig aufgezehrt ist.“

Um sich von der verdauenden Wirkung des braunen Saftes zu überzeugen, brachte JORDAN außer einem unveränderten Stückchen des Nahrungsfleisches, noch zwei andere in eine feuchte Kammer, von denen das eine von einem *Carabus* bereits gekaut, das andere aber nur mit dem entleerten Safte bedeckt war. Nach 24 Stunden ergab die mikroskopische Untersuchung der gekauten Probe eine völlige Zerstörung der Muskelfasern, die zu einer körnigen Masse aufgelöst erscheinen, die nur aus dem Grunde nicht allerorts zu einem Brei zerfällt, weil die bindegewebigen Bestandteile dem Ferment einen größeren Widerstand bieten. „Läßt man ein solches Fleischstück längere Zeit stehen und dann eintrocknen, so kann man darin zahlreiche Tyrosindrusen nachweisen.“ Tötet man einen Käfer unmittelbar, nachdem er Fleisch gefressen hat, so findet man Mittel- und Enddarm völlig leer, wie es schon PLATEAU angegeben hat, dagegen zeigt sich der Kropf nicht, wie man hätte erwarten können, mit zerkautem Fleisch gefüllt, sondern mit einer bräunlichen

äußersst zähen Flüssigkeit, in der bei mikroskopischen Untersuchungen nur ganz wenige, völlig isolierte Muskelfasern nachzuweisen sind, der ganze Rest ist vollkommen aufgelöst (verdaut). Das Fett des Fleisches fand JORDAN in eine ziemlich feine Emulsion verwandelt.

Für den fast ausschließlich herbivoren *Hydrophilus* gibt PLATEAU an, daß nach der Nahrungsaufnahme der ganze Verdauungstrakt mit einer kontinuierlichen Säule von Pflanzenpartikeln erfüllt ist, deren Farbe auf den ersten Blick gleichmäßig braun erscheint. Der Geruch der ganzen Masse erinnert an den des Darminhaltes körnerfressender Vögel. Extrahiert man den Inhalt des Oesophagus mit kochendem Wasser, so erhält man eine grüne Lösung, während unter gleichen Umständen der Mitteldarminhalt ein braunes Extrakt liefert. Die mikroskopische Untersuchung läßt in der Form fast unveränderte Pflanzentrümmer erkennen. Durch Extraktion mit Alkohol erhält man auch hier eine grüne Lösung, die das charakteristische Chlorophyllspektrum gibt und nachweislich Zucker enthält. In einem späteren Stadium nimmt der Inhalt zunächst eine schwärzliche Farbe an, liefert aber auch dann noch ein grünes alkoholisches Extrakt. Die Pflanzenpartikel zerfallen schließlich immer mehr, und die ganze Masse verbreitet nun einen sehr unangenehmen Geruch. Ganz am Ende der Verdauung enthält der Mitteldarm, wenn nicht wieder Nahrung aufgenommen wurde, eine halbflüssige farblose Masse in geringer Menge.

Es scheint demnach, daß weder das Chlorophyll noch die Cellulose im Mitteldarm nennenswerte Veränderungen erleiden. Beide finden sich unverändert im Enddarm.

Dagegen erscheint es keinem Zweifel unterworfen, daß der Mitteldarm an sich die Fähigkeit besitzt, Stärke in Zucker umzuwandeln. Ein wässeriges Extrakt der sorgfältig gereinigten und dann entsprechend zerkleinerten Wandungen wirkt sehr deutlich auf Stärke. Auch im Mitteldarm des Maikäfers findet man die Pflanzenpartikel durchtränkt mit einer braunen, meist alkalisch (oder neutral) reagierenden Flüssigkeit: wässerige oder alkoholische Extrakte des Inhaltes enthalten reichlich Zucker.

Es kann wohl keinem Zweifel unterworfen sein, daß auch Eiweißkörper im Mitteldarm der phytophagen Käfer verdaut werden, doch ist darüber fast nichts bekannt. KOBERT (115) wies in den mit physiologischer NaCl-Lösung bereiteten Extrakten ganzer frischer Maikäfer proteolytische Enzyme nach, indem Fibrinflocken rasch (nach 4—5 Stunden) gelöst wurden. Es bleibt natürlich durchaus fraglich, wo dieselben lokalisiert waren, doch erscheint die Vermutung wohl nicht ungerechtfertigt, daß der Mitteldarm dabei wesentlich beteiligt war.

Das Chlorophyll scheint auch in diesem Falle keine tiefer greifenden Veränderungen zu erfahren. Im Endteil des Darmes erscheint der Inhalt nicht mehr braun, wie im Mitteldarm, sondern grün, und die gleiche Farbe bietet auch ein alkoholischer Auszug dar.

Ueber die Beschaffenheit der Exkremente bei Käfern habe ich kaum Angaben finden können. MINGAZZINI (169) fand bei Dynastiden den Endabschnitt des Darmes fast ausschließlich von den Exkreten der MALPIGHIschen Gefäße gebildet, in anderen Fällen (bei auf Blüten lebenden Lamellicorniern, wie *Oxythyrea* und *Tropinota*) fanden sich viel Pollenkörner und bei koprophagen Formen unver-

dauliche Reste von Mist beigemischt. Bei *Phyllognathus* ist das Rectum oft so reichlich gefüllt, daß es blasenförmig angeschwollen erscheint. Die Farbe der Inhaltsmassen ist gelbbraun, die Reaktion sauer. Sie verbreiten einen höchst intensiven Geruch nach Harn. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man in ungeheurer Menge kleine rundliche Körnchen, welche deutliche Murexidreaktion geben und ein Gemenge von harnsaurem Kali und Natron darstellen.

Auf diese recht dürftigen Kenntnisse beschränkt sich zurzeit unsere Erfahrung über die Verdauungsprozesse bei den entwickelten Käfern. Man darf aber wohl annehmen, daß, ungeachtet der hier wie in anderen Fällen oft zu beobachtenden Verschiedenheit der Ernährungsweise der entwickelten Insekten und ihrer Larven, in bezug auf die chemischen, dabei wirksamen Agentien kein prinzipieller Unterschied besteht. Es gewinnen dann die Resultate, welche an Käferlarven gewonnen wurden, erhöhtes Interesse.

b) Larven.

Mingazzini (169) gibt an, daß im Mitteldarm der Larven von Lamellicorniern eine schwärzliche Flüssigkeit abgesondert wird, welche eine ausgesprochen alkalische Reaktion besitzt, über deren Verdauungsvermögen er allerdings keine weiteren Angaben macht. Doch glaubt er auf eine Verschiedenheit der Eigenschaften jenes Saftes in dem vorderen und hinteren Abschnitt des Darmes schließen zu dürfen, da sich gewisse Parasiten (Gregarinen) nur in jenem, nicht aber in diesem finden (bei *Oryctes* und *Phyllognathus*).

Simroth (214) fand den Darm der Larve von *Osmoderma eremita*, die im Weidenholz lebt, erfüllt „mit einer dunkelbraunen Chymusmasse, die er durch die Einwirkung der Drüsensäfte auf das hellere Holz“ entstanden sein läßt. Bei frisch eingefangenen Larven soll nach demselben Autor der „Chymus“ auch die Blindsäckchen des Darmes erfüllen; „aber unter der Einwirkung des Wassers oder der Luft beginnen diese sich sehr bald energisch zu kontrahieren, so daß ihr Inhalt in den Darm ausgestoßen wird“.

Auch bei der Larve von *Tenebrio molitor* (13) erscheint der Inhalt des langgestreckten Mitteldarmes von einem braun gefärbten Sekret durchtränkt, und ist es bemerkenswert, daß man den Mitteldarm des Mehlwurmes auch dann nicht leer findet, wenn nach selbst wochenlangem Hungern keine Spur von Nahrungsbestandteilen in demselben enthalten ist. Er erscheint dann erfüllt mit einer gelb oder braun gefärbten klaren Masse von schleimig-sulziger Konsistenz, die, vorn fast ganz flüssig, nach hinten zu immer konsistenter wird und sich hier leicht als zusammenhängender Zylinder isolieren läßt. Der aus einer frischen Larve herausgezogene Mitteldarm kontrahiert sich in der Regel in seinen oberen Abschnitten, wodurch der Inhalt nach unten gedrängt wird und diesen ziemlich stark ausdehnt. Wird der Darm nun diesseits der reusenartigen, mit Chitinzähnchen reichlich ausgestatteten Klappenvorrichtung, die ich mit Frenzel als die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm betrachte, in einem Uhrschälchen unter Wasser durchgeschnitten, so quillt der braune Inhalt sofort als wurstförmige Masse hervor, welche sozusagen einen Abguß des Darmlumens darstellt und sich im Wasser allmählich entfärbt. An einer solchen Lösung fällt vor allem, auch bei lange hungernden

Individuen, der reiche Gehalt an Eiweißkörpern auf. Erhitzt man die bräunliche Lösung so ohne weiteres zum Sieden, so bleibt sie zwar klar, doch ist dies, wie sich leicht zeigen läßt, nur durch einen zu geringen Salzgehalt bedingt. Wird NaCl oder $MgSO_4$ eingetragen und nun gekocht, so scheiden sich Flocken aus, welche sich nach Zusatz von HNO_3 und abermaligem Erwärmen gelb und beim Neutralisieren mit NH_3 orange färben (Xanthoproteïnreaktion). Desgleichen gibt Millons Reagens einen sehr starken, flockigen Niederschlag, der beim Kochen rot wird. Bei Zusatz schon sehr geringer Mengen von Essigsäure entsteht eine reichliche feinflockige Fällung, die sich im Ueberschuß der Säure wieder vollständig auflöst; Kochen der sauren Lösung bedingt keine Trübung, dagegen entsteht beim Neutralisieren wieder eine reichliche, im Ueberschuß des Alkali lösliche Fällung. Fügt man mehr Kali- oder Natronlauge und etwas $CuSO_4$ bei, so färbt sich die Flüssigkeit rotviolett (Biuretreaktion). Ebenso wie Essigsäure wirkt auch verdünnte HCl. HNO_3 bewirkt dagegen eine bleibende, im Ueberschuß der Säure unlösliche Fällung. Durch Sättigen mit NaCl oder $MgSO_4$ werden die gelösten Eiweißkörper nicht ausgesalzen, wohl aber durch Eintragen von $(NH_4)_2SO_4$. Auf Grund der angeführten Reaktionen darf es als bewiesen gelten, daß globulinartige Eiweißkörper auch bei hungernden Larven in reichlicher Menge im Inhalte des Mitteldarmes vorkommen und dann wohl hauptsächlich aus der Zerstörung (Verdauung) des abgestoßenen Epithels herstammen dürften; die langsame Auflösung der die Inhaltsmasse durchsetzenden Kristalloïde weist ja unzweideutig auf derartige Vorgänge hin. Es ist allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß auch die in den Darm ergossene und offenbar von den Zellen sezernierte Flüssigkeit an sich Eiweißkörper in größerer Menge enthält.

Unter allen Umständen aber muß sozusagen ein intermediärer Eiweißkreislauf angenommen werden, indem offenbar in dem Maße, wie Epithel abgestoßen und wieder neu gebildet wird, die in das Darmlumen gelangenden Zellen der Verdauung und Resorption anheimfallen. So dürfte es auch zu erklären sein, daß selbst nach sehr lange dauernder Nahrungsentziehung die kristallinischen Einschlüsse des Epithels meist erhalten bleiben, indem sie offenbar immer wieder regeneriert werden, wobei freilich Zahl und Größe derselben mehr und mehr abnimmt, wenn nicht wieder eiweißreiche Nahrung zugeführt wird.

Einer besonderen Erörterung bedürfen die Reaktionsverhältnisse des Darminhaltes. Mit gutem (neutralem) Lackmuspapier fand ich beim Mehlwurm ausnahmslos und bei jeder Art der Fütterung, sowie auch im Hungerzustande eine deutlich saure Reaktion der braunen Flüssigkeit, welche die obere Hälfte des Mitteldarmes erfüllt resp. den sonstigen Inhalt durchtränkt. Drückt man ein Streifchen des Reagenzpapieres auf die Innenfläche eines der Länge nach aufgeschnittenen Mitteldarmes, so zeigt sich auch hierbei eine deutlich saure Reaktion des weitaus größten Teiles der die Schleimhaut bedeckenden Flüssigkeit, dagegen erweist sich der unterste Abschnitt regelmäßig stark alkalisch und erzeugt auf dem Reagenzpapier einen blauen Fleck. Entleert man den Mitteldarminhalt in ein Uhrschälchen mit einigen Tropfen hellblauer, wässeriger Lackmuslösung, so tritt sofort ein Um-

schlag der Farbe in Rot ein. Die offenbare und ganz unzweideutige Verschiedenheit der Reaktion in verschiedenen Abschnitten des Verdauungsschlauches ließ es mir wünschenswert erscheinen, diese Tatsache noch genauer festzustellen, als es die erwähnten Methoden gestatten, und ich versuchte zunächst, durch Fütterung mit passend gefärbten Nahrungsstoffen zum Ziel zu gelangen, was auch in der Tat vollkommen glückte. Bringt man länger hungernde Larven in ein Gemenge von Mehl und blauem Lackmuspulver, so findet man den Mitteldarm nach 12 Stunden damit prall gefüllt und überzeugt sich nun leicht und mit größter Sicherheit von der an jeder Stelle herrschenden Reaktion. Ausnahmslos findet man etwa die oberen zwei Drittel der wurstförmigen Inhaltsmasse intensiv rot gefärbt, während der unterste Teil vor dem Beginn des dünnen Enddarmes schön blau erscheint. Sind einzelne Klümpchen der Nahrungsmasse bereits in diesen letzteren selbst eingetreten, so zeigen sie sich ebenfalls immer intensiv blau gefärbt.

Die nächste Frage, welche sich an diese Tatsachen knüpft, ist die nach der Natur der Säure, um die es sich in dem gegebenen Falle handelt. Wie Mehl mit Lackmus, so nehmen hungernde Mehlwürmer auch Mehl mit gepulvertem Kongorot begierig und in großer Menge auf. Der Mitteldarm erscheint dann in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig rotgelb oder an Stellen, wo die Nahrungsmassen dichter zusammengedrängt liegen, dunkelrot gefärbt, niemals aber und an keiner Stelle gebläut, so daß das Vorhandensein einer freien Mineralsäure wohl ausgeschlossen erscheint. Ein gleiches negatives Resultat ergab auch die Prüfung mit Günzburgs Reagens. Da daran zu denken war, daß die saure Reaktion im Mitteldarm bei Fütterung mit Mehl durch Gärungsvorgänge (Milchsäure, Buttersäure) bedingt sein könnte, um so mehr, als regelmäßig massenhaft Bakterien in dem Inhalt gefunden werden, so untersuchte ich wiederholt sehr lange fastende Tiere, in deren Darm keine Spur von Stärke oder Zucker zu konstatieren war. Das Ergebnis war immer das gleiche. Zerschneidet man den Mitteldarm eines über 5 Wochen hungernden Mehlwurmes nach Abtrennung des untersten (alkalischen) Abschnittes in einigen Tropfen einer wässerigen blaßblauen Lackmuslösung in einem Uhrschälchen auf weißer Unterlage, so sieht man auch hier alsbald Rötung erfolgen, was besonders deutlich hervortritt, wenn man eine gleiche Menge derselben Lackmuslösung in einem anderen Uhrglas zum Vergleich danebenstellt.

Das oft sehr reichliche Vorkommen von Gasblasen im Mitteldarm älterer, der Verpuppung naher Mehlwürmer, die bisweilen den ganzen Inhalt schaumig machen, ließ mich zunächst auch an Kohlensäure denken, um so mehr als ich beobachtet hatte, daß der rote Abschnitt der wurstförmigen Inhaltsmasse von mit Lackmusmehl gefütterten Larven, für sich ins Wasser gelegt, nach einiger Zeit blau wird, was mir auf eine flüchtige Säure zu deuten schien. Ich habe mich jedoch bald überzeugt, daß mit Lackmus angerührter und mit Milchsäure oder saurem Mononatriumphosphat rot gefärbter Mehlteig sich ganz ebenso verhält, und daß andererseits die Gasblasen im Darm vorwiegend aus Luft bestehen, welche, wie Rengel (203, p. 33) zeigte, die Larven auch vor jeder Häutung reichlich aufzunehmen pflegen.

Wie die geschilderten Reaktionen, so sprechen auch die weiter noch mitzuteilenden Verdauungsversuche mit Entschiedenheit gegen das Vorhandensein einer freien Säure, und es bleibt daher mit Rücksicht auf das charakteristische Verhalten gegen Lackmus nur die Annahme übrig, daß ein saures Salz die Rötung des blauen Farbstoffes verursacht.

Der Darminhalt enthält Phosphate ausnahmslos und in reichlicher Menge. Schon Joh. Frenzel hat beobachtet, daß sehr charakteristische Kristalle und Kristallkonglomerate anschießen, wenn man zu dem Mitteldarminhalt NH_3 zusetzt. Es sind dies zumeist federförmige, oft kreuzweise oder x-förmig zusammenliegende Gebilde, deren Formen durchaus mit jenen übereinstimmen, welche der phosphorsauren Ammoniakmagnesia (Tripelphosphat) zukommen, mit der sie auch hinsichtlich der Löslichkeitsverhältnisse und aller Reaktionen übereinstimmen.

Bei einer makrochemischen Untersuchung der Därme einer größeren Anzahl von Mehlwürmern konnte Frenzel übrigens ganz direkt reichliche Mengen von H_3PO_4 und Mg neben viel Na und Ka nachweisen. Auch bei anderen Insekten, wie beispielsweise mehreren *Carabus*-Arten, bei *Musca domestica*, *Pyrrhocoris apterus,* bei *Blatta* und *Chrysopa* sah Frenzel dieselben Kristallformen bei NH_3-Zusatz im Darminhalte entstehen, so daß das reichliche Vorkommen von Phosphaten und Mg bei den Insekten ein sehr weitverbreitetes zu sein scheint.

In beständigem Hinblick auf die bei den Wirbeltieren gegebenen Verhältnisse hat man der Reaktion der Verdauungssäfte zumeist eine Bedeutung zugeschrieben, welche ihr, wie ich glaube, in keiner Weise zukommt. Wie ein roter Faden läßt sich in allen älteren Schriften über Verdauung der wirbellosen Tiere das Bestreben verfolgen, etwas der Magenverdauung der Wirbeltiere Analoges aufzufinden, also vor allem saure Reaktion der betreffenden Sekrete zu konstatieren; aber auch noch in neueren Arbeiten wird meist der Gegensatz zwischen „peptischer", d. h. bei saurer, und „tryptischer", d. h. bei alkalischer Reaktion erfolgender Eiweißverdauung viel schärfer betont, als es den tatsächlich gegebenen Verhältnissen wirklich entspricht. Wissen wir doch, daß das Trypsin selbst nicht nur in alkalischer, sondern auch in neutraler und selbst ziemlich stark saurer Lösung verdauende Wirkungen entfaltet. Dazu kommt noch, daß als Index der Reaktion zumeist nur Lackmuspapier oder -lösungen verwendet werden, wobei nach den mitgeteilten Erfahrungen ein eindeutiges Resultat nicht zu erzielen ist. Es muß daher als ein unzweifelhaftes Verdienst Plateaus bezeichnet werden, zuerst mit Nachdruck darauf hingewiesen zu haben, daß die Verdauung der Articulaten viel eher der Pankreasverdauung der Wirbeltiere als der Magenverdauung derselben verglichen werden könnte. „Le liquide digestif des articulés, insectes, myriapodes, arachnides et crustacés, n'est pas du tout l'analogue du suc gastrique des vertébrés; il se rapproche plutôt du suc pancréatique des animaux supérieurs; l'acidité qu'on peut y observer assez souvent, n'est qu'un caractère très accessoire et non le signe d'une propriété physiologique" (Plateau). Mit dieser letzteren Bemerkung dürfte allerdings Plateau zu weit gegangen zu sein, da der Gehalt an saurem Phosphat in unserem Falle ganz zweifellos eine spezifische physiologische Eigenschaft des Verdauungssaftes ist.

In der Tat hat man aber volle Berechtigung, ungeachtet der so ausgeprägten sauren Reaktion gegen Lackmus, das Mitteldarmsekret des Mehlwurmes dem Pankreassaft der Wirbeltiere zu vergleichen, und zwar nicht nur in Hinblick auf die spezifische Wirkungsweise des proteolytischen Enzyms selbst, sondern auch mit Rücksicht auf die große Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen Wirkungen, welche das betreffende Sekret auszuüben vermag.

Viel erfolgreicher gestalteten sich Verdauungsversuche im Reagenzglas. Von 10 großen hungernden Mehlwürmern wurde der Inhalt des Mitteldarmes mit ein paar Tropfen destilliertem Wasser vermischt und nach einiger Zeit die hellbraune Flüssigkeit mit 20 ccm Chloroformwasser verdünnt. Nach Eintragen einer ziemlich großen Menge gewaschener Fibrinflocken wurde das verschlossene Reagenzglas in ein Wasserbad von 36° C gestellt. Schon nach 3 Stunden beginnt das Fibrin bröckelig zu zerfallen, ganz wie bei der Trypsinverdauung auch. Am nächsten Morgen hatte sich das Fibrin zum größten Teil gelöst, nur am Boden des Reagenzglases befand sich noch eine etwa 1 cm hohe Schicht fein zerfallenen Fibrins, welches sich auch nach kräftigem Schütteln wieder ungelöst absetzte. Die überstehende Flüssigkeit war vollkommen klar und nur schwach gelblich gefärbt. Eine Probe derselben zeigte, mit Lackmuspapier untersucht, schwache, aber deutlich saure Reaktion und gab, mit verdünnter Essigsäure vorsichtig versetzt, einen sehr reichlichen feinflockigen Niederschlag, ganz ähnlich wie es ein Wasserextrakt des Mitteldarminhaltes auch tut. Diese Fällung besteht in beiden Fällen aus einem globulinartigen Körper; abfiltriert und in destilliertem H_2O aufgeschwemmt, lösen sich die Flöckchen sofort klar bei Zusatz von etwas NaCl. Das Filtrat von der Globulinfällung, gekocht, trübt sich neuerdings durch Ausscheidung von Flocken, welche wieder abfiltriert wurden. Das klare, fast farblose Filtrat gibt mit $CuSO_4$ und KOH eine schön rote Färbung (Biuretprobe) und enthält daher sicher reichlich Albumosen.

Am nächsten (zweiten) Tage, nachdem am Abend vorher noch Wasserextrakt von 4 Mehlwurmdärmen nebst etwas frischem Chloroform zugefügt worden war, zeigte sich der Bodensatz wesentlich vermindert und in den obersten Schichten schwärzlich verfärbt. Die überstehende klare Flüssigkeit ist wesentlich dunkler gelb gefärbt als tags vorher und dunkelt bei öfterem Umschütteln noch erheblich nach. Am dritten Tage ist der ungelöste schwärzliche Bodensatz nur mehr gering und die Lösung ziemlich dunkel gebräunt; die Reaktion ist schwach sauer. Die ganze Menge des Verdauungsgemisches wurde nun mit Essigsäure schwach angesäuert, wobei immer noch ein ziemlich reichlicher feinflockiger Niederschlag entstand, obschon geringer als am ersten Tage. Es wird aufgekocht und filtriert. Vom Filtrat wurde eine Probe tropfenweise mit Bromwasser versetzt, wobei eine deutliche violettrote Färbung entstand (Tryptophanreaktion). Mit Amylalkohol läßt sich der Farbstoff leicht ausschütteln, und man erhält dann eine schön blaurot gefärbte Lösung desselben. Eine zweite Probe des Filtrates wurde mit einer Spur H_2SO_4 versetzt und mit $(NH_4)_2SO_4$ ausgesalzen. Es entstand nur eine mäßige Trübung durch Albumosenfällung, welche, abfiltriert und in Wasser gelöst, eine deutliche Biuretprobe gab. Das Filtrat dagegen ließ auffallenderweise bei Prüfung mit Kalilauge und Kupfersulfat Peptone vermissen, indem keine Spur von Rotfärbung auftrat. Der

Rest der eiweißfreien Flüssigkeit wurde neutralisiert und dann stark eingedampft. Es schieden sich beim Erkalten massenhaft Tyrosinkristalle aus dem dunkelbraunen Sirup ab, während ich Leucin nicht aufzufinden vermochte.

Der ganze, eben geschilderte Verlauf eines solchen künstlichen Verdauungsversuches macht es zweifellos, daß wir es im gegebenen Falle mit einer der Trypsinwirkung durchaus gleichwertigen, tiefgreifenden Spaltung des Eiweißmoleküls zu tun haben, bei welcher höchstens der Umstand als unterscheidend gelten könnte, daß die typische Trypsinverdauung der Wirbeltiere, wie man gewöhnlich annimmt, bei ausgeprägt alkalischer Reaktion erfolgt.

Das Vorhandensein eines amylolytischen Enzyms war natürlich von vornherein zu erwarten, da ja die Hauptnahrung unserer Larven in der Regel aus Stärke besteht. Es ist sehr leicht, sich hiervon zu überzeugen. Frenzel fand bereits, daß bei Vermischung der „Verdauungsmasse" mit etwas dünnflüssiger Stärkelösung schon nach kurzer Zeit ($^1/_2$ Stunde) die Trommersche Probe einen reichlichen Niederschlag von Kupferoxydul liefert, zum Zeichen, daß ein reduzierender Zucker gebildet wurde. Ich konnte diese Angabe durchaus bestätigen und außerdem konstatieren, daß auch Dextrine ganz wie bei der Speichel- oder Pankreasverdauung der Wirbeltiere entstehen. Fügt man einen mit etwas Wasser bereiteten Extrakt des Mitteldarminhaltes auch nur eines einzigen hungernden Mehlwurmes zu gelatinösem Stärkekleister, so wird dieser sehr bald teilweise verflüssigt; verdünnt man nun mit Wasser, so erhält man stets eine ausgezeichnete Reduktionsprobe. Zu opalisierender dünner Stärkelösung gefügt, tritt nach kurzer Zeit eine Scheidung in eine klare, zuckerreiche Flüssigkeit und einen flockigen weißen Bodensatz ein, der sich mit Jod rotviolett färbt. Um zu sehen, ob nur Maltose oder neben dieser auch Glykose gebildet wird, habe ich mehrfach die Phenylhydrazinprobe angestellt und die gebildeten Kristalle mikroskopisch untersucht. Die charakteristischen Nadelbüschel verrieten stets das Vorhandensein von Traubenzucker, während ich die mehr blattförmigen Kristalle des Maltosazons nicht mit Sicherheit zu konstatieren vermochte.

Bringt man länger hungernde Mehlwürmer in Mehl, so nehmen sie sofort große Mengen davon auf, so daß der Mitteldarm strotzend gefüllt erscheint. Die ganze wurstförmige Inhaltsmasse ist mit einer bräunlichen Flüssigkeit durchtränkt und zeigt unter dem Mikroskop neben vielen noch völlig unveränderten Stärkekörnern die Mehrzahl in sehr charakteristischer Weise „korrodiert", ähnlich wie dies bekanntlich auch beim Keimen stärkeführender Samen beobachtet wird. Während sonst die konzentrische Schichtung (bei Weizenstärke) nur wenig hervortritt, ist dieselbe bei den meisten angedauten Stärkekörnern, besonders am Rande, außerordentlich deutlich zu sehen, und außerdem zeigen sich dieselben vielfach von radiären, teils regelmäßigen, teils unregelmäßigen buchtigen Kanälen und Lakunen durchzogen und zerklüftet. Kleinere Körner erscheinen oft halbkugelig ausgehöhlt, auch findet man vielfach nur noch sichelförmige Segmente und einzelne unregelmäßig geformte Bruchstücke von Schichten. In jedem Falle aber gehen, wenn viel Stärke aufgenommen wurde, Stärkekörner entweder ganz unverändert oder nur teilweise gelöst (korrodiert) aus dem Mitteldarm in den Enddarm

über und finden sich in großer Menge auch in den dann kleine schneeweiße, kegelförmige Klümpchen bildenden Exkrementen.

Die so energische Wirkung des Verdauungssaftes auf Stärke, sowie der Umstand, daß die Mehlwürmer vielfach (wie z. B. bei Kleienfütterung) ganze Stücke pflanzlichen Zellgewebes aufnehmen, forderte dazu auf, zu untersuchen, ob nicht etwa auch ein Cellulose lösendes Enzym (eine „Cytase“) produziert wird, zumal dies bei anderen Wirbellosen in höchst charakteristischer Weise der Fall ist. Zwar berichtet Frenzel, daß mit Fibrin gefütterte Tiere begierig rot gefärbtes Papier fraßen, „welches nach einiger Zeit unverändert den After verließ“, indessen war es doch immerhin möglich, daß wenigstens eine teilweise Lösung erfolgte oder daß vielleicht nur gewisse Cellulosearten (Hemicellulosen) angegriffen werden, wie dies ja auch von der Pflanzendiastase bekannt ist, durch welche z. B. die aus Hemicellulose bestehenden Wände der stärkeführenden Endospermzellen der Getreidesamen leicht gelöst werden, während echte Cellulose niemals angegriffen wird. Versuche, welche ich im Reagenzglas in gleicher Weise wie mit Stärke, mit Baumwolle oder Papierfasern anstellte, blieben stets erfolglos.

Es scheint daher, daß eine „Cytase“ in dem Verdauungssekret des Mehlwurmes nicht vorhanden ist. Dies ergibt sich auch aus der mikroskopischen Untersuchung des Darminhaltes bei Kleiefütterung. Man findet dann in den untersten Darmabschnitten die Kleberzellen meist entleert, die Zellwände selbst aber vollkommen unversehrt. Dagegen sind im Mitteldarmsekret unzweifelhaft invertierende Enzyme enthalten. Eine Rohrzuckerlösung, nur kurze Zeit mit dem wässerigen Auszug des Darminhaltes digeriert, reduziert Fehlingsche Lösung auf das energischste; desgleichen läßt sich in einer Lösung von reiner Maltose sehr bald Glykose mittels der Phenylhydrazinprobe nachweisen. Man ist daher berechtigt, das Vorhandensein von Invertin sowie einer „Glukase“ anzunehmen.

Die große Aehnlichkeit, welche die Sekretmasse im Mitteldarm des Mehlwurmes hinsichtlich ihrer verdauenden Wirkungen mit dem Pankreassaft der Wirbeltiere zeigt, wird noch dadurch gesteigert, daß, wie sich leicht zeigen läßt, auch Fette in ganz analoger Weise in Fettsäure und Glyzerin gespalten werden. Digeriert man in einem Reagenzglas einige Kubikzentimeter Milch, welche mit Lackmus blau gefärbt ist, unter Zusatz des Wasserextraktes von 2—3 Mehlwurmdärmen (von Hungertieren) bei etwa 35° C, so läßt sich schon nach kurzer Zeit (1 Stunde) ein deutlicher Umschlag der Färbung in Rot erkennen. Nach etwa 12 Stunden hat sich die Flüssigkeit geschichtet. Zu oberst befindet sich eine intensiv rote Deckschicht, darunter eine gelblich gefärbte durchscheinende Lösung, in welcher sich mittels der Biuretprobe reichlich Albumosen nachweisen lassen. Es kann daher entgegen der Annahme von Frenzel nicht bezweifelt werden, daß im Mitteldarm unserer Larve auch ein steatolytisches, sehr energisch wirkendes Enzym (Steapsin) enthalten ist.

Nimmt man hinzu, daß, wie schon in einem früheren Abschnitt erwähnt wurde, auch noch zwei oxydierende Enzyme (Tyrosinase und Guajakperoxydase) im Mitteldarminhalt des Mehlwurmes regelmäßig gefunden werden, so darf wohl behauptet werden, daß es sich hier

um ein Sekret handelt, welches zu den enzymreichsten gehört, die bisher überhaupt bekannt geworden sind.

Wie es scheint, sind die betreffenden Enzyme nicht schon als solche in den Zellen enthalten, sondern entstehen erst bei dem Sekretionsakte. Ich habe mehrfach eine ganze Anzahl der ihres Inhaltes beraubten Därme mit gewaschenem Sand verrieben, mit Wasser extrahiert und dann filtriert, das schwach getrübte Filtrat zeigte aber niemals verdauende oder oxydierende Wirkung.

Daß der Mitteldarm im gegebenen Falle nicht nur der Absonderung eines Verdauungssaftes dient, sondern auch die Resorption der Verdauungsprodukte vermittelt, erscheint auf Grund der anatomischen Verhältnisse fast selbstverständlich, und speziell für Fett läßt sich dies durch die mikroskopische Untersuchung ohne weiteres nachweisen. Es gelingt ohne jede Schwierigkeit, Mehlwürmer nach längerer Nahrungsentziehung zu veranlassen, ein Gemenge von Oel und Stärke, welches leicht bröckeln muß, reichlich aufzunehmen. Man findet dann nach 12—20 Stunden den Darm mit einem öligen Stärkebrei prall gefüllt, aus welchem die Epithelien im oberen und mittleren, niemals aber im unteren Abschnitt überreichlich Fett aufgenommen haben. In den langgestreckten Zellen liegen reihenweise große Fetttropfen, und von oben her sieht man ganze Partien der Schleimhaut infolge ihres reichen Fettgehaltes im durchfallenden Lichte schwärzlich erscheinen. Sehr deutliche und gute Profilbilder erhält man, wenn der aufgeschnittene Magen kurze Zeit (einige Minuten) mit starker Osmiumsäure behandelt und dann nach gehörigem Auswaschen im Wasser das Epithel abgeschabt und zerzupft wird. Auffallend erscheint bei allen derartigen Präparaten die beträchtliche Größe der in den Zellen befindlichen Fetttropfen, die es an sich schon wenig wahrscheinlich macht, daß dieselben als solche etwa durch eine aktive Tätigkeit der Zellen aufgenommen wurden. Auch findet sich im Darminhalte niemals eine feine Emulsion, sondern nur ein Gemenge von sehr großen und vielen kleineren Tropfen.

Verwendet man bei derartigen Versuchen statt gewöhnlichen Oels solches, welches mit Alkanna dunkelrot gefärbt wurde, so erscheinen zwar die Inhaltsmassen des Darmes rot gefärbt, niemals aber die Fetttropfen innerhalb der Zellen selbst, wie es doch wohl anzunehmen wäre, wenn das gefärbte Fett als solches aufgenommen und gespeichert würde. Da der Farbstoff im Darmlumen offenbar nicht verändert wird, so müßte man die unwahrscheinliche Annahme machen, daß dies erst durch das Plasma der Zellkörper geschieht. Viel näher liegt es, an eine enzymatische Zerlegung und nachträgliche Synthese der aufgenommenen Spaltungsprodukte zu denken. Bekanntlich wird angegeben, daß bei Fütterung von Säugetieren mit Fett, welches mit Sudan III, einem Anilinfarbstoff, rot gefärbt worden war, nicht nur der Inhalt der Chylusgefäße, sondern auch das abgelagerte Körperfett nach einiger Zeit rot erscheint.

Es wäre daher in diesem Falle noch viel eher als bei Anwendung von Alkanna zu erwarten gewesen, daß das von den Darmepithelzellen aufgenommene Fett gefärbt erschiene unter der Voraussetzung, daß es nicht vorher der hydrolytischen Spaltung verfällt. Obschon bei meinen diesbezüglichen Fütterungsversuchen, die ganz wie die oben erwähnten Alkannaversuche angestellt wurden, selbst die kleinsten im Darmlumen vorfindlichen Fetttröpfchen grellrot gefärbt erschienen,

erwiesen sich auch hier die sehr viel größeren in den Zellen befindlichen Tropfen ausnahmslos in allen Fällen gänzlich frei von Farbstoff, so daß ich es für höchst wahrscheinlich halten muß, daß, beim Mehlwurm wenigstens, Fett überhaupt nicht als solches in Form einer Emulsion resorbiert, sondern in den betreffenden Darmepithelien synthetisch aus den Spaltungsprodukten erzeugt wird, die durch hydrolytische Zerlegung des Fettes im Darm entstehen. Es ist bekannt, wie mannigfache Gründe auch bei den Wirbeltieren gegen die Emulsionshypothese sprechen und es auch hier wahrscheinlich machen, daß die Fette in Uebereinstimmung mit den anderen ungelösten Nährstoffen erst nach vorgängiger Zerlegung zur Resorption gelangen.

2. Orthopteren.

Aehnliche Verhältnisse, wie bei den Käfern, finden wird auch wieder bei den in bezug auf ihre Ernährungsverhältnisse ähnlichen Orthopteren. Hier ist das sozusagen klassische Objekt *Blatta* (*Periplaneta*) *orientalis* geworden. Seit BASCH (6) haben JOUSSET DE BELLESME (104), F. PLATEAU (195), KRUKENBERG und neuerdings PETRUNKEWITSCH (187) Beobachtungen über den Verdauungsvorgang dieses Tieres angestellt, doch beziehen sich die älteren Angaben weniger auf die chemischen Veränderungen der Nahrungsstoffe und ihr schließliches Schicksal, sondern es wurde stets im Hinblick auf eine beabsichtigte Vergleichung mit der Verdauung der Wirbeltiere das Hauptgewicht auf Feststellung der Reaktionsverhältnisse in verschiedenen Abschnitten des Darmes gelegt. BASCH fand, wie schon früher erwähnt wurde, den Inhalt des Kropfes und des Oesophagus sauer, während der des Mitteldarmes im oberen Teil gewöhnlich neutral, im unteren dagegen alkalisch war. Er schließt daraus auf eine alkalische Sekretion seitens der im Mitteldarm gelegenen „Krypten". Dagegen nimmt JOUSSET DE BELLESME an, daß sich in den Mitteldarm von *Blatta* eine saure, pepsinhaltige Flüssigkeit ergießt, welche von den unmittelbar hinter dem Kaumagen einmündenden Blinddärmchen abgesondert wird. KRUKENBERG findet zwar BASCHS Angabe, der Inhalt des Mitteldarmes von *Blatta* besitze immer alkalische oder neutrale, entschieden keine saure Reaktion, durchaus bestätigt, glaubt aber merkwürdigerweise doch annehmen zu müssen, „daß erst in diesem Abschnitte (d. i. im Mitteldarm) die Neutralisation durch Diffusionsvorgänge rasch um sich greifend eintritt, weil das saure (?) Sekret der Blinddärme von *Blatta* im Magen (d. i. Kropf) stets, auch wenn der letztere reichlich Mehl enthält, unter normalen Umständen seine ursprüngliche (saure) Reaktion bewahrt". KRUKENBERG nimmt hier, wie man sieht, an, daß das angeblich saure Sekret der Blinddärmchen des Mitteldarmes sich nicht in diesen, sondern in den Vorderdarm (Kropf) ergießt, was immerhin möglich ist, da ein Uebertritt von Flüssigkeit aus dem Mitteldarm in den Vorderdarm in anderen Fällen tatsächlich beobachtet ist. Ich habe diese auf *Blatta* sich beziehenden Angaben aus dem Grunde ausführlicher mitgeteilt, weil es sich um ein Insekt handelt, dessen Ernährungsweise mit der der *Tenebrio*-Larve im allgemeinen große Aehnlichkeit besitzt.

In bezug auf das bräunliche Sekret der Blinddärmchen des Mitteldarmes von anderen Orthopteren hat bereits MARCEL DE SERRES (212) angegeben, daß dasselbe alkalisch reagiert: „Cette humeur verdit légèrement le sirop de violette et fait passer au rouge-brun le papier de curcuma; si l'on trempe le papier de tournesol (bleu) dans l'humeur biliaire, aussi pur que possible et qu'on l'y laisse séjourner plus ou moins longtemps on ne voit pas que sa couleur soit altérée en aucune manière.“ Auch PLATEAU fand den Inhalt der als Ausstülpungen des Mitteldarmes zu betrachtenden Blinddärmchen von Acridiern und von *Locusta* stets alkalisch, ebenso auch bei *Blatta americana*. Er entnahm einer mit erweichtem Brot gefütterten *Blatta* rasch den ganzen Verdauungskanal. Ueber einer weißen Porzellanschale, deren Grund eine dünne Schicht blauer Lackmustinktur bedeckte, wurden der Kropf, die gefüllten Blinddärmchen, der Mitteldarm und Enddarm eröffnet, so daß der Inhalt ausfloß. Nur der Inhalt des Kropfes bewirkte eine leichte Rotfärbung in der Umgebung, wie PLATEAU meint, infolge der durch Gärung entstandenen Säuerung der Inhaltsmassen.

Es ist, glaube ich, bisher nicht genügend betont worden, daß zwischen den „Krypten“ des Mitteldarmes bei vielen fleischfressenden und omnivoren Insekten sowie deren Larven und den schlauchförmigen „Divertikeln“, welche sich bei vielen phytophagen Käfern (auch deren Larven) sowie besonders bei Orthopteren am Anfang des Mitteldarmes finden, ein prinzipieller Unterschied in physiologischer Hinsicht besteht, indem die ersteren lediglich als Keimstätten des bei der Sekretion sich abstoßenden Mitteldarmepithels dienen, während jene Schläuche ohne allen Zweifel als Drüsen fungieren, welche ähnlich wie die „Leberschläuche“ vieler Crustaceen die Organe darstellen, in welchen hauptsächlich das Verdauungssekret bereitet wird, womit allerdings nicht gesagt sein soll, daß nicht auch das in vielen Fällen ganz gleichartige Epithel der übrigen Mitteldarmwand in gleicher Weise an der Sekretion Anteil hat. Der Umstand, daß, wie SIMROTH (215) angibt, bei Lamellicornierlarven (*Osmoderma*) der Darminhalt (Chymus) auch in das Lumen jener Coeca eindringt, legt die Vermutung nahe, daß sie vielleicht an der Resorption der Verdauungsprodukte beteiligt sind.

In bezug auf die verdauende Wirkung des Inhaltes der Blinddärmchen von *Blatta* gibt JOUSSET DE BELLESME an, daß derselbe Stärke nicht verändert, während Eiweißkörper energisch angegriffen werden. Desgleichen soll neutrales Fett (Oel) rasch emulsioniert werden, auch führt er an, daß „la paroi de la région moyenne contient presque toujours dans ses espaces intercellulaires et dans les cellules de la seconde couche à laquelle LEYDIG a donné le nom de couche intestinale, des granulations graisseuses en très grand nombre“.

PLATEAU wiederholte die Versuche von JOUSSET DE BELLESME an *P. americana*, indem er an Stelle der von diesem Forscher benützten Stückchen von koaguliertem Eiweiß Fliegenmuskelfasern setzte, deren Veränderungen sich leicht mikroskopisch feststellen lassen. 8 mit Sekret erfüllte Blinddärmchen von *P. americana* wurden mit einem Tropfen Wasser verrieben und nach Entfernung der Gewebsreste die eine Hälfte der Thoraxmuskeln einer Fliege zugefügt. Die andere Hälfte verblieb in ebensoviel reinem Wasser. Nach 48 Stunden

(bei 18° C) erwiesen sich die mit dem Verdauungssaft behandelten Muskelfasern gebräunt und zu einer körnigen Masse zerfallen, die anderen aber noch völlig gut erhalten.

Den Enddarm fand Plateau mit den unverdaulichen Resten der Nahrung erfüllt und immer von dunkler, fast schwarzer Farbe. Die Exkremente selbst zeigen bei *P. americana* dieselbe Färbung und bilden kleine, an beiden Enden abgerundete Zylinder, von etwa 4 mm Länge und einem Durchmesser von etwa 1,5 mm. Mit etwas Wasser verrieben, lassen sich in denselben neben Sandkörnchen, Chitin- und Cellulloseresten der Nahrung auch Kristalle von oxalsaurem Kalk nachweisen.

F. Plateau faßt die Resultate seiner Untersuchungen über die Verdauung bei *Blatta* (*Periplaneta*) *americana* in folgenden Worten zusammen:

„Les aliments avalés s'accumulent dans le jabot et subissent l'action le plus souvent alcaline des glandes salivaires. Là les substances féculentes sont transformées en glucose; ce premier produit de la digestion est absorbé sur place et ne se rencontre plus dans le reste du tube digestif.

L'appareil valvulaire qui ne joue nullement le rôle d'un organe triturateur laisse glisser, en petites quantités, les matières en digestion dans un intestin moyen de capacité restreinte.

Cet intestin moyen reçoit le suc sécrété par huit cœcums glandulaires, suc ordinairement alcalin, jamais acide, neutralisant l'acidité que le contenu du jabot a pu acquérir, transformant les albuminoïdes en corps solubles et assimilables analogues aux peptones et émulsionnant les graisses.

Enfin, dans l'intestin terminal se réunissent les résidus du travail digestif et la sécrétion des tubes de Malpighi, sécrétion purement urinaire.“

Wenn man das Recht hat, die Coeca des Mitteldarmes bei den Orthopteren auch funktionell den „Leberschläuchen“ der Crustaceen zu vergleichen, so könnte es kaum überraschen, wenn, wie bei diesen, das Sekret nach vorn in den Kaumagen und durch diesen eventuell in den Kropf gelangen würde, um bereits hier eine verdauende Wirkung zu entfalten. In der Tat fand Plateau bei Heuschrecken (*Stetheophyma, Locusta*) die Pflanzenpartikel, welche den Kropf erfüllen, stets durchtränkt mit einer intensiv gelblich oder braun gefärbten Flüssigkeit von alkalischer Reaktion, die jedenfalls nicht das Sekret der hier sehr mächtig entwickelten Speicheldrüsen darstellt, sondern anderswoher stammen muß. Plateau hielt sie für das Sekret des den Kropf selbst auskleidenden Epithels, was wegen der darüberliegenden Chitincuticula wohl als ausgeschlossen gelten darf. Wahrscheinlich handelt es sich, wie auch bei den oben erwähnten fleischfressenden Käfern, um ein aus dem Mitteldarm resp. seinen Divertikeln stammendes und nach vorn befördertes Sekret. Dies wird fast zur Gewißheit, wenn man die Beschaffenheit des Inhaltes der Coeca bei den Orthopteren (Heuschrecken, *Blatta*) berücksichtigt. Plateau gibt an, daß er in denselben niemals eine Spur fester Nahrungspartikel gefunden habe. Sie enthalten immer nur eine, oft (bei *Locusta*) sehr zähe, gelb oder braun gefärbte Flüssigkeit, welche (bei *Stetheophyma*) verschieden große Tropfen einer farblosen, öligen Masse, sowie zahlreiche ab-

gestoßene Epithelzellen enthält. „Les poches latérales de l'origine de l'intestin moyen des Orthoptères ne sont donc point de simples diverticula de cet intestin; ce sont des organes sécrétoires à grande surface, produisant un liquide particulier jouant probablement un rôle dans la digestion intestinale.“ Bei vielen Orthopteren und speziell auch gerade bei *Blatta* übertrifft der Kropf an Größe bei weitem den Mitteldarm, der, wie bei *Gryllotalpa*, bisweilen äußerst reduziert erscheint und dann durch gewaltig vergrößerte Divertikel sozusagen ersetzt wird, die ihren Inhalt in den Kaumagen ergießen. (L. Dufour, 57, Taf. II, Fig. 19.) Schon diese rein anatomischen Verhältnisse weisen ganz entschieden darauf hin, daß der Kropf in solchen Fällen nicht allein die Rolle eines bloßen Nahrungsreservoirs spielt, sondern daß sich in demselben auch zugleich der Hauptteil der chemischen Umwandlungen vollzieht, die man als Verdauung bezeichnet, so daß die Bezeichnung als „Magen“ hier durchaus gerechtfertigt wäre.

Ob er auch als Resorptionsorgan fungiert, erscheint wohl fraglich. Plateau fand den Inhalt bei Heuschrecken stets zuckerhaltig, während er im Mitteldarm Zucker regelmäßig vermißte, und schließt daraus auf eine Resorption desselben im Kropfe. Cuénot (43, 44) fütterte Schaben (*Blatta*) mit gefärbten Flüssigkeiten, die sie leicht in genügender Menge aufnehmen. Nach 1—2 Tagen fand er lediglich den Mitteldarm sowie dessen Divertikel gefüllt, wobei die letzteren die intensivste Färbung zeigten. Zu dem gleichen Ergebnis führten entsprechende Versuche an anderen Orthopteren (*Ectobia, Gryllus, Gryllotalpa, Stenobothrus* etc.), und Cuénot zieht daraus den Schluß, daß der Mitteldarm und namentlich seine Anhänge die Hauptstätten der Resorption darstellen. „Le fait, que la couleur pénètre abondamment dans les coecums (qui ne renferment jamais d'aliments solides) montre d'une façon très nette que, s'il y a un courant de sortie qui amène dans l'intestine le suc fabriqué par les diverticules, il y a ensuite un courant inverse, qui amène dans ces dernières les produits solubles de la digestion, dont la matière colorante retrace fidèlement la route. Il est donc probable que la peptone et le glycose sont absorbés uniquement dans le segment moyen du tube digestif, les coecums jouant un rôle prépondérant dans cette fonction.“ Cuénot verweist dabei auf eine übereinstimmende Beobachtung von Vangel (229) an Exemplaren von *Hydrophilus*, welche einige Tage in gefärbtem Wasser gehalten wurden, und bei welchen sich auch nur der Mitteldarm gefärbt erwies. Wenn Jousset de Bellesme und Plateau bei mit Stärke gefütterten Blatten Zucker wohl im Kropfinhalt, nicht aber im Mitteldarm nachzuweisen vermochten, so spricht dies, wie Cuénot mit Recht bemerkt, eher für eine rasche Resorption im letzteren, als für eine solche im Kropf.

Was für den Zucker gilt, dürfte auch für die Aufnahme von Fetten Geltung haben. Hungernde Schaben nehmen Fett mit Leichtigkeit und in großen Mengen auf, und es ist nicht schwer, es nach einigen Tagen in den Epithelzellen des Mitteldarmes, namentlich im unteren Abschnitt desselben, nachzuweisen. Anfangs (in den ersten 2 Tagen) liegen die Fetttröpfchen nur im oberen Teil der Zellen, später rücken sie dann immer weiter nach unten, um nach etwa einer Woche ganz zu verschwinden.

Sehr abweichende Angaben über Ort und Art der Fettresorption bei *Blatta* hat neuerdings Petrunkewitsch (187) gemacht, indem er als Hauptstätte der Resorption den Kropf betrachtet, dessen histologische Struktur einer solchen Leistung allerdings wenig zu entsprechen scheint, indem seine Innenfläche von einer Chitincuticula überzogen wird. Petrunkewitsch beschreibt dieselbe als aus zwei Schichten bestehend, einer inneren, dem Lumen des Kropfes zugewendeten, die tinktionsfähig und „grob porös" erscheint, und einer äußeren, welche mit den Epithelzellen eng verbunden ist und nur schwer abgetrennt werden kann. „Diese Schicht sieht auf Schnitten homogen aus, ohne jede Spur von Poren." Gleichwohl nimmt Petrunkewitsch an, daß die Intima „ein sehr feines Sieb" darstellt, welches Fett in feinster Verteilung durchlassen soll. „Entnimmt man die Intima dem Kropfe, bindet ihr eines Ende zu und injiziert durch das andere Oel, bis sich die Intima stark dehnt, so kann man am anderen Tage das Austreten von Oeltröpfchen an der Außenseite durch Reaktion feststellen." Viel beachtenswerter als dieser Versuch, der an sich nicht viel beweist, ist die von Petrunkewitsch mitgeteilte Tatsache, daß nach reichlicher Fettaufnahme seitens des Tieres die Epithelzellen des Kropfes mit Fett überfüllt gefunden werden, so daß sogar der Kern kaum sichtbar ist. Vergehen aber mehrere Stunden, nachdem die Schabe zu fressen aufgehört hat, so findet sich schon viel weniger Fett in den Zellen, und zwar in Form einzelner Tropfen. Petrunkewitsch bemerkt ausdrücklich, daß er Fetttröpfchen auch in der Intima selbst, und zwar in verschiedenen Schichten derselben, gesehen habe. Noch auffallender ist die weitere Angabe desselben Beobachters, daß auch Karmin, und zwar als Pulver, die Chitinschicht zu durchdringen vermag und sich dann im Innern der Zellen findet. Der Farbstoff wurde in wässeriger Suspension mit Schwarzbrot verfüttert. Berücksichtigt man, daß bei allen höheren Tieren die resorbierenden Darmepithelien sich der Aufnahme fester Partikel selbst in feinster Verteilung gänzlich unzugänglich erweisen, und daß außerdem sichtbare Porenkanälchen in der Intima des Kropfes der Schabe nicht vorhanden sind, so wird der erwähnte Befund schwer verständlich. Auch ist nicht recht einzusehen, welche Kräfte die festen Partikel hindurchtreiben sollen, selbst wenn man Porenkanäle annehmen wollte. Es ließe sich doch wohl nur an pseudopodienartige Fortsätze der darunterliegenden Zellen denken (? B.). Alles in allem genommen, halte ich, ohne an der Richtigkeit der Beobachtungen von Petrunkewitsch zu zweifeln, doch die Annahme einer Fettresorption durch die mit einer dicken Chitincuticula überkleideten Zellen des Kropfes für äußerst unwahrscheinlich, um nicht zu sagen für unmöglich.

De Sinety (216) hat die Versuche an *Periplaneta australasiae* wiederholt und fand nach längerer Nahrungsentziehung die Zellen des Kropfes frei von Fett, dagegen waren Fetttröpfchen nachweisbar, wenn die Tiere mehrere Tage ausschließlich Stärke gefressen hatten, während sie nach einmaliger Fettfütterung fehlten. Er schließt daraus, daß anderswo resorbierte Nährstoffe (Kohlehydrate, Fett) in den Zellen des Kropfes in Form von Fett, ähnlich wie im Fettkörper als Reservematerial abgelagert werden.

Aber nicht nur die chitinogenen Epithelzellen des Kropfes sollen bei *Blatta* die Resorption vermitteln, sondern auch die in der Epithelschicht endigenden Tracheen resp. deren Endzellen wären nach Petrunkewitsch dabei beteiligt. „Fett, Karmin und andere Stoffe, die von den Schaben gefressen werden, gelangen immer in beträchtlicher Menge ins Innere der Tracheen sowie in die Peritrachealzellen. Zuerst finden wir diese Stoffe in den Tracheenendzellen, von denen sie absorbiert werden, später dringen sie sogar bis in die 3 großen Stämme vor, die den Kropf versorgen. Dem Mitteldarmepithel, und zwar nur den ältesten zwischen den Krypten gelegenen Zellen, schreibt Petrunkewitsch nur einen verhältnismäßig geringen Anteil an der Resorption der Nährstoffe zu.

Ich habe alle diese Angaben mit der nötigen Reserve angeführt, da ich nicht

in der Lage bin, zurzeit daran Kritik üben zu können; doch will es mir scheinen, daß sie einer solchen dringend bedürftig sind.

Wie in diesem Falle einem mächtig erweiterten Abschnitt des Vorderdarmes die Hauptrolle bei der Resorption der Verdauungsprodukte zugeschrieben wird, so hat SIMROTH (215) und später MINGAZZINI (169) die gleiche Bedeutung einer ganz ähnlichen sackförmigen Erweiterung des Enddarmes bei den Larven der Lamellicornier zuerkannt. Es war schon früher von diesem eigentümlichen Gebilde („Dickdarm“ RAMDOHRS) die Rede, doch müssen hier die sehr eigenartigen Strukturverhältnisse desselben, insbesondere der chitinigen Intima, noch nähere Besprechung finden. Dieselbe erscheint nicht glatt, sondern mit mannigfach gestalteten, zum Teil reich verästelten Exkreszenzen besetzt. Dieselben erreichen (bei *Oryctes* und *Phyllognathus*) ihre größte Entwicklung im mittleren Abschnitt des „Sackes“ („sacco“ MINGAZZINI). Weiter nach rückwärts treten an ihre Stelle dornige Fortsätze, die gruppenweise beisammenstehen. Zwischen jenen baumförmigen Chitingebilden lassen sich überall zerstreut sehr feine und nur schwer sichtbare Poren nachweisen, welche bei *Anomala* zu Gruppen vereinigt liegen („areole di assorbimento“ MINGAZZINI), und in welche nach MINGAZZINI sogar feste Nahrungspartikel eindringen sollen. Er gibt die Abbildung eines Flächenpräparates (von *Anomala*), an welchem den Konturen der darunterliegenden chitinogenen Epithelzellen entsprechend die Porenkanälchen einen dunklen Inhalt zeigen, während die über den Zellflächen liegenden davon fast frei erscheinen. Dieselbe Beobachtung machte MINGAZZINI auch an einem ganz frisch untersuchten Präparat von *Oryctes*. Die Bedeutung der verästelten Chitinfortsätze soll darin liegen, daß dadurch die Nahrungsbestandteile mit den zwischenliegenden Porenfeldern länger in Berührung gehalten werden. Hiermit würde auch stimmen, daß, wie SIMROTH (214) bei der Larve von *Osmoderma eremita* fand, die hier riesig entwickelten Chitinfortsätze (Fig. 265) besonders dicht über einer rundlichen Stelle der Intima des Darmsackes stehen, welche in diesem Falle anscheinend allein Poren trägt („siebförmige Platte“ SIMROTHS). Nach SIMROTH soll den Chitinbäumchen und -stacheln hauptsächlich eine mechanische Funktion zukommen. „Alle gröberen Teilchen werden

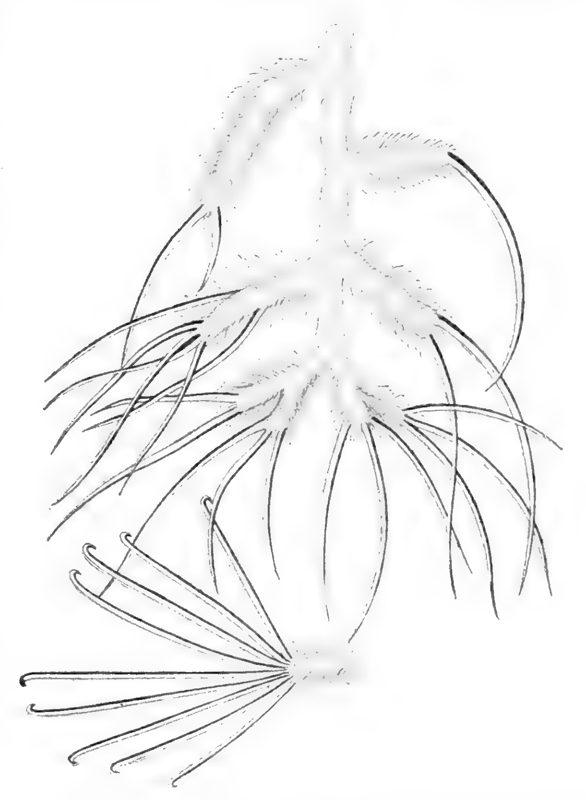


Fig. 265. *Osmoderma eremita*. Chitinbäumchen aus der sackförmigen Erweiterung des Enddarmes (nach SIMROTH).

durch die kräftigen Kontraktionen der an den Darmsack herantretenden Muskeln so lange im Sacke herumgetrieben, bis sie sämtlich zwischen die Stacheln geraten, und von ihnen zermalmt und zerrieben sind. Der Sack ist gewissermaßen eine Mühle, welche ihren Inhalt aufs feinste zerkleinert." Dies kann aber, wie Simroth meint, keinen anderen Sinn haben als den, „den Inhalt für eine intensive Resorption möglichst zuzubereiten".

Aehnliche Strukturverhältnisse sind später von Berlese (12) im Enddarm von gewissen Arachniden (Milben) und bei Orthopteren aufgefunden und in ähnlicher Weise gedeutet worden. Von jenen war schon früher die Rede; was diese betrifft, so handelt es sich um eigentümliche Exkreszenzen oder richtiger fingerförmige Ausstülpungen der Epithelschicht im ersten Abschnitt des Enddarmes, welche fast millemeterlang ins Innere hineinragen (Fig. 266). Die Intima bildet an der Oberfläche dieser „Zotten" zierliche, baumförmig verästelte, hohle Fortsätze, ge-

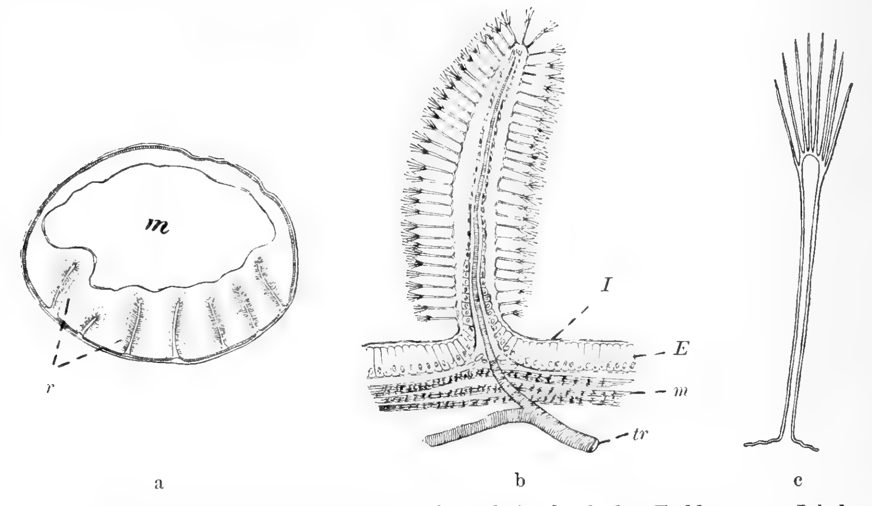


Fig. 266. *Lyogryllus campestris.* a Querschnitt durch den Enddarm. *m* Inhaltsmasse, *r* die angeblich resorbierenden Anhänge (Zotten). b Ein solcher Fortsatz, stärker vergrößert. *tr* Trachee, *m* Muscularis, *E* Epithel, *I* Intima. c Ein resorbierendes „Haar", noch stärker vergrößert (nach Berlese).

eignet, den Darminhalt in ihrem Geäste festzuhalten und, wie Berlese meint, gelöste Stoffe aufzusaugen. Ohne eingehendere Untersuchungen über den feineren Bau dieser wunderbaren Bildungen, sowie ihres Verhaltens unter verschiedenen Umständen und bei verschiedenen Species, läßt sich über ihre funktionelle Bedeutung zunächst etwas Sicheres nicht aussagen.

3. Die Hymenopteren.

Nicht viel besser als bei den Käfern und Orthopteren steht es mit unserer Kenntnis der Verdauung bei den Hymenopteren. Seit alter Zeit nimmt unter diesen die Honigbiene als „Haustier" eine so bevorzugte Stellung ein und wurde so eingehend studiert, daß man wohl erwarten dürfte, auch über die Verdauungsvorgänge, die sich auch hier der Hauptsache nach im Mitteldarm vollziehen, ausreichend orientiert zu sein. Leider ist dies aber nicht der Fall, und es bleiben mehr Fragen offen, als bisher beantwortet werden konnten.

Die Nahrung der Bienen besteht bekanntlich aus Honig und Blütenstaub (Pollen), und man wird daher erwarten dürfen, beides wenigstens zuzeiten als Inhalt des Mitteldarmes (Chylusmagen) zu finden. Es liegen im ganzen nur wenig Angaben darüber vor, wurde doch sogar ernsthaft bestritten, daß die Bienen überhaupt Pollen fressen. Zurzeit herrscht darüber allerdings kein Zweifel mehr. Bei frisch aus dem Stock genommenen Bienen fand DÖNHOFF (Eichstädter Bienenzeitung, Bd. 12, No. 4) den Honigmagen fast leer, während der Mitteldarm eine kleisterartige eiweiß- und fetthaltige Masse, der Mastdarm aber mäßige Pollenmassen enthielt. Hatten Bienen Honig, in welchem Pollen suspendiert war, aufgenommen, so fand sich unmittelbar nachher die Emulsion im Honigmagen, eine Stunde später war auch der Chylusmagen mit Honig und dicht gehäuften Pollenkörnern erfüllt. Nach und nach klärt sich dann der Inhalt des Honigmagens, indem die Pollenkörner alle in den Mitteldarm übergehen und im hinteren Abschnitt desselben eine dichte, entsprechend gefärbte Masse bilden, während vorn klarer Honig liegt. Nach 24 Stunden war der Honigmagen bei den meisten gefütterten Bienen, die in Dosen gehalten wurden, ganz leer und auch der Mitteldarm enthielt kaum mehr Pollen. Der Enddarm war mit einer Flüssigkeit erfüllt, in der Pollenreste schwammen, die zu braunen oblongen Massen gehäuft lagen. Zucker ließ sich im Darm um diese Zeit nicht mehr nachweisen. Bezüglich der Reaktionsverhältnisse macht DÖNHOFF die Angabe, daß der Inhalt des Mitteldarmes eine freie Säure (? B.) enthält. „Drückt man ein Stückchen Lackmuspapier auf die Innenwand des Chylusmagens, so wird es gerötet. Daß die Speise der Bienen nicht bloß aus Honig, sondern auch aus Pollen, und zwar sehr erklecklichen Mengen desselben, besteht, davon kann man sich, wie LEUKART bemerkt, ebenso leicht wie bestimmt überzeugen. Nur darf man sich nicht an Tragbienen wenden, die man am Flugloche abfängt. Denn diese besitzen überhaupt in der Regel (bis auf den mit Honig prall gefüllten Honigmagen) einen kollabierten, leeren Darmkanal. Nur im nüchternen Zustande fliegt die Biene aus, um Vorräte zu sammeln, in einem Zustande also, wo sie möglichst leicht ist, und daher denn auch eine möglichst große Last heimtragen kann. Ganz anders verhält es sich aber bei den sogenannten Brutbienen, die man von den Waben abliest. Mittel- und Enddarm sind hier mit Pollen angefüllt und mitunter in einem solchen Grade, daß der Hinterleib stark verlängert aussieht, wie bei einer legereifen Königin, und die Flugfähigkeit darunter leidet. (Der Mitteldarm allein enthält bisweilen 0,03 g Pollen.) Zerreißt man eine solche Biene, so quillt sogleich eine gelbe, ziegelmehlähnliche Masse — dieselbe Beschaffenheit haben auch die aus den Pollenüberresten bestehenden Exkremente der Bienen — nach außen hervor, und diese Masse besteht aus dem Polleninhalt des Mitteldarmes. Eine Auflösung der Pollenkörner findet hier niemals statt, und nur der Inhalt der Cellulosehülle wird verdaut und aufgesogen. Man darf daraus auf die Abwesenheit eines celluloselösenden Enzymes sowie darauf schließen, daß die Verdauungssäfte wahrscheinlich durch die Porenkanäle ins Innere eindringen. Die Bedeutung des Pollens als Nahrungsmittel der Bienen ergibt sich auch daraus, daß, wie LEUKART weiter berichtet, auch bei Tragbienen, die weder Wachs noch sogenannten Futtersaft bereiten, noch ganz unveränderter, frisch ge-

nossener Pollen im Mitteldarm gefunden wird, mitunter auch gleichzeitig ebensolcher Blumenstaub in den „Körbchen“ (Höschen). Ferner überzeugte sich Leukart, daß die Bienen auch noch zu einer Zeit, in der keine Brut mehr vorhanden war und keine Zellen mehr gebaut wurden, tagtäglich beträchtliche Quantitäten von Pollen verzehrten und (bis auf die Hüllen) verdauten.

Alles dies gilt aber nur bezüglich der Arbeitsbienen. Die Königin und die Drohnen verzehren keinen Pollen. Bei den letzteren hat Leukart allerdings im Mitteldarm mehrmals Pollenkörner aufgefunden, aber immer nur vereinzelt und in so wenigen Fällen, daß dieselben als Nahrungsstoffe kaum mit in Anschlag gebracht werden können. Abgesehen von diesen Fällen, besteht der Inhalt des Chylusmagens bei den Drohnen und der Königin aus einer hellen, mitunter auch gelblich tingierten, feinkörnigen Flüssigkeit ohne gröbere körperliche Elemente. Es ist selbstverständlich, daß aber auch in diesem Falle N-haltige Nährstoffe (Eiweißkörper) zugeführt werden müssen, und daß eine Ernährung mit Honig allein ausgeschlossen erscheint, um so mehr, als die Eiablage der Königin einen enormen Stoffverbrauch zur Voraussetzung hat. Die Hauptnahrung derselben besteht nun aus dem schon verdauten Mitteldarminhalt der Arbeitsbienen (Futtersaft), der durch Erbrechen entleert und der Königin wie den Larven verfüttert wird. Leukart untersuchte mehrfach solche fütternde Arbeiterinnen und fand stets den Honigmagen leer, den Mastdarm mit Pollenresten gefüllt. Der Mitteldarm enthielt eine feinkörnige Flüssigkeit von gleicher Beschaffenheit, wie man sie bei allen Arbeitsbienen nach reichlicher Pollennahrung findet. Die Verschiedenheit dieser Masse vom Honig ließ sich schon durch den Geschmack zur Genüge feststellen. „Ich kann sie,“ sagt Leukart, „für nichts anderes halten als für Speisebrei (Chymus), für eine Substanz, die durch Verdauung des Pollens gewonnen wurde, und von den Bienen bald zu eigener Ernährung, bald auch zur Fütterung verwendet wird. Zu einer Honignahrung bedarf es keiner Fütterung; den Honig finden unsere Geschlechtsbienen überall bereit, in jeder Zelle.“

Man kann daher in gewissem Sinne sagen, daß die Königin (zum Teil auch die Drohnen) sowie die Larven der Bienen gar keine eigene Verdauung besitzen, indem sie schon ganz oder doch teilweise verdaute Nahrung erhalten, die der Resorption ohne weiteres zugängig erscheint.

Leukart beschreibt den mikroskopischen Befund des Futterbreies folgendermaßen: Man findet Bruchstücke von Pflanzenteilen, Pollenkörner, Bienenhaare, Stärkekörnchen und Oeltropfen. Es ist nun besonders beachtenswert, daß die Zusammensetzung desselben nicht immer die gleiche ist, indem die Larven der Königinnen, Drohnen und Arbeiterinnen ganz verschiedenen Futtersaft erhalten. Wir verdanken Untersuchungen hierüber Planta (188), der damit auch den Chemismus des Verdauungsprozesses der Bienen in wichtigen Punkten aufgeklärt hat.

Die Beschaffenheit des erforderlichen Materials ist mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden. Von dem Futterbrei, der in einer Arbeiterzelle enthalten ist, bleibt nach Entfernung der Larve nur etwa ein Quantum vom Volumen eines Stecknadelkopfes übrig, und diese Masse enthält über 70 Proz. Wasser. Bei den Drohnenzellen

stellt sich die Sache etwas günstiger, und noch besser bei den Königinnenzellen; doch ist auch hier der Inhalt sehr vieler Zellen zur Ausführung einer einzigen analytischen Bestimmung erforderlich. PLANTA war in der Lage, den Inhalt von 200 Königinnenzellen und mehreren Tausend Drohnen- und Arbeiterinnenzellen verwenden zu können.

Königinnenfutterbrei jeder Altersstufe (bis zum Verpuppen der Larven) zeigt unter dem Mikroskop nur so vereinzelte Pollenkörner, daß letztere als rein zufällige Bestandteile angesehen werden müssen. Ebenso verhält es sich mit dem Futterbrei der jüngsten Drohnenlarven bis zu 4 Tagen; er ist genau so wie der Königinfutterbrei vollkommen vorverdaut und bildet eine homogene — aber weniger dichte Masse als jener, er hat keinen Pollenzusatz erhalten. Ganz anders derjenige, welchen über 4 Tage alte Drohnenlarven erhalten. Derselbe ist klebriger, gelber und zeigt unter dem Mikroskop eine reiche Fülle von Pollenkörnern. Dieselben erscheinen stark verändert, die meisten sind leer, unverändert nur wenige. Man erkennt bei ihnen Repräsentanten von wenigstens 12 Pflanzenfamilien, darunter Malven, Löwenzahn und Monocotyledonen. Es ließen sich durch Zählung für nur ein Milligramm desjenigen Teiles von Drohnenfutterbrei (über 4 Tage alter Larven), der in Weingeist unlöslich war, 15000 Pollenkörner nachweisen. Was endlich den Arbeiterinnenfutterbrei betrifft, so erwies sich derselbe gleichfalls als pollenfrei. Untersucht man die Larven selbst, so findet man ganz entsprechend im Magen (Mitteldarm) von Drohnenlarven während der 3 ersten Altersstufen keine Pollenkörner, während der letzten Altersstufe dagegen sehr viele, welche dann teils ihres Inhaltes entledigt, teils noch voll sind. Die eingepuppten Larven enthalten im Magen keinen Pollen. Hüllen von Pollenkörnern finden sich im Mastdarm, gemengt mit unverdauten Körnern.

Alle drei Futterbreisorten zeigen eine grauweiße Farbe, derjenige der Königin erschien dickflüssiger als der Drohnen- und Arbeiterinnenfutterbrei. Der letztere schien der flüssigste zu sein. Die Futterbreie geben starke Eiweißreaktionen; Peptone (Albumosen) dagegen ließen sich wider Erwarten in den wässerigen Extrakten, welche durch Versetzen mit einem Gemisch von Eisessig und Kochsalzlösung von Eiweiß befreit worden waren, nur in Spuren nachweisen. Beim Kochen mit 1 proz. KOH-Lauge lösen sich die pollenfreien Futterbreie der Königin und der jüngeren Larven vollkommen auf. Der Futterbrei reagiert stets sauer; dies läßt sich schon durch den Geschmack feststellen, desgleichen wird Lackmus intensiv gerötet, auch ein ätherischer Extrakt zeigt stark saure Reaktion. Es muß demgegenüber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß der Inhalt des Mitteldarmes selbst neutral oder nur sehr schwach sauer reagiert, so daß Lackmuspapier sich nur schwach rötet. Man könnte denken, daß die Säuerung des Futterbreies erst nach seiner Entleerung in die Zellen durch Gärung aus Zucker entsteht, doch ist dies nicht der Fall, und es zeigt schon der ganz frische Futterbrei jene intensiv saure Reaktion, die jedenfalls von der Beimischung saueren Speichels herrührt. Daß eine Flüssigkeit beigemischt wird, geht auch daraus hervor, daß nach DÖHNHOFF frischer Futtersaft wässeriger ist, als der Inhalt des Mitteldarmes. Bringt man etwas von letzterem auf ein Gläschen, so

trocknet er bald zu einer spröden Masse ein, während Futterbrei unter gleichen Umständen immer noch etwas zähe bleibt. Nicht bloß beim Erbrechen des Futterbreies, sondern auch beim Erbrechen des Honigs in die Zellen wird Speichel beigemischt. DÖHNHOFF fütterte Bienen mit Zuckerwasser, welches ganz neutral reagierte. Schon der Inhalt des Honigmagens zeigte dann saure Reaktion, desgleichen das in die Zellen ausgebrochene Zuckerwasser. Betreffs der Natur der Säure ließ sich, da jeder Honig Ameisensäure enthält, daran denken, daß diese auch im Futterbrei vorkommt, doch konnte PLANTA bei Destillation in einem Wasserdampfstrom keine nachweisen. Da nun, wie schon erwähnt, auch der Aetherextrakt stark sauer reagiert, so muß wohl das Vorhandensein anderer freier Fettsäuren angenommen werden.

Von besonderem Interesse sind die Resultate der quantitativen Untersuchungen verschiedener Futterbreie. In dieser Beziehung ist vor allem zu bemerken, daß alle Futterbreisorten stickstoffreich sind. Die N-haltigen Stoffe (als Proteïnstoffe mit 16 Proz. N in Rechnung gestellt) machen bei denjenigen Futterbreisorten, welche keinen Pollenzusatz erhalten haben, der Quantität nach durchschnittlich ebensoviel aus, wie alle übrigen organischen Stoffe zusammen, so daß also im Futterbrei ein sehr enges Nährstoffverhältnis (etwa wie 1 : 1) besteht. Im Futterbrei für die über 4 Tage alten Drohnenlarven, welcher viel Pollen enthält, finden sich beträchtlich weniger N-haltige Stoffe und auch weniger Fett als in den übrigen Futterbreisorten, dagegen ist er weit reicher an Zucker. Es ist sehr wahrscheinlich, daß dieser höhere Zuckergehalt durch einen Zusatz von Honig hervorgebracht wird, indem derselbe ebenso wie der Pollen von den den Futterbrei bereitenden Bienen verschlungen und im Mitteldarm dem Inhalt beigemischt wird. Es ist bemerkenswert, daß in allen Futterbreisorten Glykose enthalten ist, obgleich im Pollen nur Rohrzucker oder höchstens Spuren von Glykose vorkommen. Die nachstehende Tabelle gibt eine Uebersicht der Zusammensetzung:

Futterbrei der 3 Larvenarten: der Königin, Drohne und Arbeitsbiene.

Die Trockensubstanz enthält:

	K.	D.	A.	
N-haltige Stoffe:	45,14 Proz.	43,79 Proz.	40,62 Proz.	im Mittel
Fett:	„ 13,55 „	„ 8,32 „	„ 6,03 „	
Zucker:	„ 20,39 „	„ 24,03 „	„ 31,51 „	

Es ergibt sich demnach, daß die Bienen je nach dem Nährzweck, welchen der Futterbrei haben soll, demselben eine ganz bestimmte Zusammensetzung geben.

Die Königinlarve erhält während der ganzen Dauer ihres Larvenstadiums (7 Tage) nur fertig verdautes, aus dem besten Material bereitetes Futter in verschwenderischer Menge, ebenso auch bis zum 4. Tage die Drohnenlarven. Von da ab aber, wo die Larven schon sehr kräftig sind, geben sich die fütternden Arbeitsbienen weniger Mühe mit ihnen; sie präparieren nur einen kleinen Teil des Futters im Mitteldarm zu Brei und setzen den Rest an Nährstoffen einfach in Form von Rohmaterialien (Pollen und Honig) zu, welche Substanzen sie verschlucken und sofort wieder ausbrechen. Wie bedeutend die Unterschiede der Zusammensetzung des den Drohnen

verschiedenen Alters gereichten Futterbreies sind, ergibt sich aus folgenden Zahlen:

N-haltige Substanz:	D. unter 4 Tagen 55,91 Proz.	D. über 4 Tage 31,67 Proz.
Fett:	„ „ 4 „ 11,90 „	„ „ 4 „ 4,74 „
Zucker:	„ „ 4 „ 9,57 „	„ „ 4 „ 38,49 „

Was schließlich den Futterbrei der Arbeiterinnenlarven betrifft, so ist derselbe nach PLANTAS Untersuchungen, wie derjenige der Königinlarve, stets vollkommen vorverdaut, er enthält niemals einen Zusatz von unverdautem Pollen. Trotzdem zeigt sich auch hier ein großer Unterschied in der Zusammensetzung des Futterbreies während der ersten und zweiten Altersstufe der Larven. Während der Futtersaft der unter 4 Tage alten Arbeiterinnenlarven 53 Proz. N-haltiger Stoffe enthält, sinkt der Gehalt des Futterbreies an solchen Stoffen bei den über 4 Tage alten Larven auf 27 Proz. herab. Dementsprechend steigt der Gehalt des Futterbreies an Zucker (von 18,09 auf 44,93 Proz.). Die Bedeutung dieser Tatsache sieht v. PLANTA hauptsächlich darin, daß die Larven nach dem Auskriechen aus dem Ei in ihrer Entwicklung rasch gefördert werden sollen.

„Sie erhalten daher ein vollkommen vorverdautes, an Eiweißstoffen sehr reiches Futter. Haben die Larven eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht, so machen die fütternden Bienen es sich bequemer, sie verringern den Gehalt des Futters an vorverdautem Material und setzen dafür in starkem Maße Honig zu.“

Ohne allen Zweifel ist die geschilderte Verschiedenheit in der Zusammensetzung des Larvenfutters (Mitteldarminhaltes der Arbeitsbienen) auch ein ausschlaggebender Faktor bei der Geschlechtsbestimmung, denn es ist bekannt, daß nach Verlust einer Königin die Bienen aus Arbeiterlarven eine neue Königin erziehen, indem sie die Zelle, in der die Entwicklung vor sich geht, vergrößern und „Königinfutterbrei“ verabreichen.

4. Dipteren.

Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Dipteren und ihren Larven ist sehr wenig bekannt, sicher ist auch hier der Mitteldarm die Hauptstätte derselben. Bei den blutsaugenden Mücken (*Anopheles, Culex*) ist, wie schon erwähnt, unmittelbar nach dem Saugakt die Nahrungsmasse, wie auch bei anderen Insekten, von einer feinen, gallertartigen Schicht umhüllt, welche die direkte Berührung des Blutes mit dem Stäbchensaum der Epithelzellen verhindert. Der Austausch der Substanzen zwischen Blut und Epithel erfolgt also durch Diffusion durch diese Membran. Schon GRASSI (90) hat bei *Anopheles* beobachtet, daß kurze Zeit nach der Nahrungsaufnahme das Blutserum in dem vorderen Teil des erweiterten Magenabschnittes enthalten ist, während die Blutkörperchen den übrigen Teil, d. h. ungefähr dessen 3 hintere Viertel, ausfüllen. Dies gilt auch für *Culex*. Dann erfolgt zunächst eine Lösung des Hämoglobins; das Serum wird gelb, die Blutkörperchen farblos, und zwar schreitet dieser Prozeß von der Peripherie gegen das Zentrum des bald sehr dicht werdenden Blutkuchens vor; dann beginnt erst in derselben Richtung der Zerfall der Erythrocyten und ihre vollständige Auflösung. Die nicht resorbierbaren Substanzen des Hämoglobins scheinen dann bald wieder ausgefällt zu werden in Form von kristallinischen, braunen

bis schwarzen, stark lichtbrechenden Körnchen, die nach Vollendung der Verdauung als der Hauptinhalt des Magens auffallen und dann durch den Enddarm abgeführt werden.

Die Schnelligkeit des Verdauungsprozesses ist außerordentlich von der Temperatur abhängig, doch kommt auch die Menge des aufgenommenen Blutes sehr in Betracht. In der Wärme erfolgt die Lösung des Blutes und die Resorption viel schneller, als in der Kälte. Während z. B. ein vollgesogenes *Culex*-Weibchen bei 26° C schon nach 2 Tagen wieder einen leeren Magen hat, kann dasselbe Tier bei 8° C erst nach 6—8 Tagen ganz verdaut haben. Während der Mitteldarm die Resorption der assimilierbaren Stoffe der Nahrung besorgt, dient der Enddarm zur Ableitung der nicht assimilierbaren. Als feste Körper gehen aus dem Mitteldarm die erwähnten schwarzen oder braunen Residuen des Blutes über, neben anderen weniger charakteristischen Körnchen. Ihnen gesellen sich schon im Anfangsteil des „Ileum" die Exkrete der als Niere funktionierenden MALPIGHIschen Schläuche bei. Am leichtesten erkennbar sind unter diesen ziemlich große, kristallinische, farblose, aber stark lichtbrechende Körnchen, die im auffallenden Lichte weiß erscheinen. Beim Beginn des Verdauungsprozesses überwiegen im Enddarm die melaninähnlichen Körperchen, er sieht daher schwarz aus, dann mischen sich mit dem Fortschreiten der Resorption immer mehr die weißen Exkrete der MALPIGHIschen Gefäße dazu, die Farbe wird gelbgrau, um dann am Ende der Verdauung ganz weißlich zu werden, indem die Entleerung der schwarzen Gebilde ganz aufgehört hat, und nur noch die weißen übrig sind. Denselben Farbenwechsel von Schwarz durch Grau zum Hellgelb machen der Reihe nach die tröpfchenförmig abgelegten Faeces während des Verdauungsprozesses durch.

Bezüglich der Fliegenlarven macht A. WEISMANN die Angabe, daß die Zellen des Mitteldarmes während der Verdauung strotzend mit kleinen dunkeln Fetttröpfchen gefüllt sind, die anfänglich nur den Kern umgeben, bald aber die ganze Zelle erfüllen. Dasselbe gilt auch von den Zellen des sich anschließenden „Dünndarmes", so daß der ganze Darm dann im auffallenden Lichte weiß, im durchfallenden aber dunkel erscheint.

Eine sehr auffallende Angabe machte J. FRENZEL (74), indem er bei einer blutsaugenden Fliege an einem Zupfpräparat gesehen haben will, „daß die gelösten (? B.), aber sonst anscheinend wenig veränderten Blutkörperchen in die Mitteldarmzellen eingewandert (soll wohl heißen: von diesen aufgenommen? B.) waren". Sollte sich dies bestätigen, so hätte man es hier mit einem Fall zu tun, der sich den oben besprochenen Beobachtungen über Aufnahme körperlicher Elemente vonseiten des (noch dazu chitinogenen) Epithels im Kropf von *Blatta* und im Enddarm von Lamellicornier-Larven anschließt. Doch scheinen mir alle diese Angaben noch sehr der Bestätigung bedürftig.

Bezüglich der Resorptionsverhältnisse hat schon KOWALEWSKY (119) bei Musciden sowohl im Larvenzustand wie an der Imago durch Lackmusfütterung festgestellt, daß der Saugmagen, Oesophagus und Proventriculus mit seinen blinden Anhängen immer blau bleiben resp. alkalisch reagieren, während der Mitteldarm in seiner oberen Partie auch blau erscheint, aber in seiner unteren Hälfte eine Abteilung

hat, die intensiv rot wird, also stark saure Reaktion zeigt. Der Enddarm wieder bleibt immer blau, hat also alkalische Reaktion. Bei den entwickelten Fliegen bemerkt man die sonderbare Erscheinung, daß der Inhalt der Rectaltaschen, der für gewöhnlich alkalisch reagiert, bei längerem Liegen der Taschen auf dem Objektträger rot gesäumt erscheint. Nach und nach wird dann der ganze Inhalt rot. Da aber die Fliegen, welche mit Lackmuslösung gefüttert werden, immer blaue Kottropfen abscheiden, so scheint die saure Abscheidung der Rectalpapillen nur dann bemerkbar, wenn der Austritt des Inhaltes der Rectaltasche verzögert ist.

5. Lepidopteren.

a) Raupen.

1. Allgemeines.

Ein zum Studium der Verdauungsvorgänge im Mitteldarm sehr geeignetes Material liefern verschiedene Schmetterlingsraupen, doch liegen aus älterer Zeit nur spärliche Angaben darüber vor, obschon speziell die Seidenraupen, ähnlich wie die Bienen, zu derartigen Untersuchungen Anlaß genug geboten hätten. Bekanntlich bildet das Verdauungsrohr der Raupen, wie das der meisten Insektenlarven, einen sehr geräumigen geraden Schlauch, an welchem Unterabteilungen nur in wenig ausgeprägter Weise hervortreten, und der bei reichlicher Nahrung stets von vorn bis rückwärts prall gefüllt erscheint. Gelegentlich seiner umfangreichen Arbeiten über Insektenverdauung erwähnt F. Plateau (189), daß bei der Raupe von *Liparis dispar* das Epithel des Mitteldarmes während der Verdauung ein hellbraun gefärbtes Sekret von alkalischer Reaktion in reichlicher Menge liefert, welches die Fähigkeit besitzt, Stärke in Zucker zu verwandeln sowie Fette zu emulgieren. Der Mitteldarminhalt, mit etwas Wasser verrieben, liefert ein braunes Filtrat, welches, mit Oel geschüttelt, sofort eine Emulsion gibt. Dasselbe hat schon Cornalia (42) an der Seidenraupe beobachtet, der auch hier im Mitteldarm Zucker nachwies. Ramdohr (187) und Rengger (201) geben an, daß der Darminhalt mit Säuren aufbraust, doch konnte Plateau dies bei *Liparis dispar* nicht konstatieren.

Soweit meine eigenen Erfahrungen reichen, fand ich den Raupendarm, wenn die Tiere einige Zeit hungerten, stets mit einer klaren, alkalisch reagierenden Flüssigkeit gefüllt, welche unzweifelhaft als Sekret des Mitteldarmepithels zu betrachten ist und je nach der Species eine verschiedene Farbe besitzt. Oft dunkelt dieselbe an der Luft rasch nach, was natürlich auch von den mit dem Saft durchtränkten Nahrungsmassen gilt, welche dann innerhalb des aufgeschnittenen Darmes alsbald eine tintenähnliche Farbe annehmen.

Es handelt sich hier sicher um ein ähnliches oxydierendes Enzym (Tyrosinase) wie im Mitteldarm des Mehlwurmes. Infolge dieses Umstandes nehmen auch die einzelnen Blattstückchen der Nahrungsmasse einen mehr oder weniger ausgeprägten braunen Farbenton an, wie es auch vielfach bei anderen phytophagen Insekten der Fall ist. Es scheint jedoch, daß derartige Enzyme bei Schmetterlingsraupen nicht allgemein verbreitet sind, denn die schön grüne, ebenfalls alkalische Flüssigkeit, welche sich im Darm hungernder

Kohlraupen (*Pieris brassicae*) findet, zeigt keine Spur von solchem Nachdunkeln. In diesem letzteren Falle liefert die mikroskopische Untersuchung der, wie bekannt, in enormen Massen produzierten länglichen, in der Mitte etwas eingeschnürten Exkremente ein sehr überraschendes Resultat. In einem Tropfen Wasser verteilt, erweisen sich dieselben nämlich lediglich aus kleinen, ziemlich gleich geformten, etwa rechteckigen Blattstückchen bestehend, deren schön grüne Farbe ohne weiteres auf noch erhaltenes Chlorophyll hinweist. Bei genügender Vergrößerung erkennt man sofort, daß dieselben, mit Ausnahme der direkt angebissenen Randzellen, aus vollkommen unversehrten Zellen bestehen, deren Membran völlig unverändert ist, und deren plasmatischer Inhalt nebst seinen Einschlüssen (Chlorophyllkörper) genau dasselbe Bild zeigt, wie an einem frisch untersuchten Blattschnitt.

Dies war auch schon Plateau aufgefallen, ohne daß er jedoch der Sache näher auf den Grund ging. Von der Raupe von *Liparis dispar* sagt er an einer Stelle seiner großen Arbeit über Insektenverdauung folgendes: „Lorsqu'on délaze avec de l'eau la masse d'aliments contenue dans l'intestin moyen, on constate, que les particules végétales ont conservé leur forme; elles sont beaucoup plus pâles que dans l'oesophage, mais leur couleur verte existe encore. Les mêmes observations peuvent être répétées quant au contenu des deux parties successives de l'intestin terminal et tous ceux, qui ont élevés des chenilles connaissent la couleur d'un verte foncé des excréments frais de ces animaux. Par conséquent . . . . la chlorophylle n'est pas détruite.“ (189, p. 89.)

Unter allen Umständen ergibt sich aus den vorstehenden Beobachtungen die auffallende Tatsache, daß die pflanzliche Nahrung von den Raupen nur in einer äußerst unvollkommenen Weise ausgenutzt wird. Dies muß notwendig daraus gefolgert werden, daß Cellulose in keinem Falle bei der Verdauung der Raupen gelöst wird. Man kann zarte Quer- und Flachschnitte durch Blätter, welche die normale Nahrung der betreffenden Raupenart bilden, mit dem unverdünnten Mitteldarmsekret unter Deckglas oder im Uhrschälchen bei 30° C stundenlang digerieren, ohne jemals auch nur die geringsten Spuren von Celluloselösung zu sehen. Auch jene Formen von Hemicellulosen, welche erfahrungsgemäß zu den am leichtesten angreifbaren gehören (Amyloïd, Kaffee), bleiben gänzlich unverändert. Dagegen ist jedesmal leicht zu konstatieren, daß alle durch den Schnitt verletzten und daher eröffneten Zellen ihres Inhaltes völlig beraubt werden, wie sich besonders schön an Flachschnitten erkennen läßt, durch welche das Palisadenparenchym abgekappt wurde. Hier war nicht nur das Plasma, sondern auch die Chlorophyllkörper und sonstigen Einschlüsse verschwunden.

2. Stärkeverdauung.

Plateau scheint sich auf Grund seiner Beobachtungen die Ansicht gebildet zu haben, daß bei der Verdauung der Raupen, sowie überhaupt der phytophagen Insekten nur Kohlehydrate und Fette, nicht aber Eiweißkörper in Betracht kommen, und er bezieht hierauf die Tatsache, daß erfahrungsgemäß nur ein so kleiner Teil der Nahrung ausgenützt

wird. („Ainsi qu'il ressort de nos recherches, les insectes, qui se nourissent de matières végétales n'empruntent guère à celles-ci que la fécule sous la forme de sucre et les substances grasses. Cela explique les résultats obtenus par PELIGOT, qui a constaté par un grand nombre d'expériences que les parties nutritives que les vers à soie s'assimilent ne représentent que la sixième partie environ du poids des feuilles qu'ils mangent, les cinq autres parties étant rendues sous forme de déjections ou servant à la respiration.“ (l. c. p. 89.)

Eine genauere Untersuchung würde ihn leicht vom Gegenteil haben überzeugen können. Prüft man die in den Exkrementen enthaltenen oder dem Darminhalt entnommenen Blattstückchen mit Jod auf den Gehalt an Stärke, so findet man dieselbe in der Regel massenhaft in den noch unverletzten Zellen. Eine intracellulare Stärkelösung durch etwa die Membranen durchdringendes Enzym findet daher, wenn überhaupt nur in sehr geringem Maße, statt. Dagegen läßt sich leicht zeigen, daß das Mitteldarmsekret in der Tat die Fähigkeit besitzt, in direkter Berührung mit Stärke diese zu lösen resp. zu zersetzen. Bringt man etwas Weizenstärke mit unverdünntem Raupensaft in einen ausgeschliffenen Objektträger, so findet man nach 12 Stunden schon bei gewöhnlicher Temperatur zahlreiche Körner stark korrodiert. Gleichwohl ist die Wirkung bei weitem nicht so energisch und eingreifend, wie unter gleichen Umständen die einer Diastaselöung. Versetzt man verdünnten Kleister mit dem grünen klaren Darmsaft von zwei hungernden Weißlingsraupen, so färbt sich nach etwa 4-stündiger Digestion bei 30° die Lösung mit Jod rotviolett und erscheint noch stark opalisierend, obschon immerhin klarer, als ursprünglich. Besonders bemerkenswert ist es nun aber, daß sich eine Probe der Flüssigkeit auch noch am nächsten Tage mit Jod rot färbt und daher noch reichlich Erythrodextrin enthält. Es wurde nun absoluter Alkohol im Ueberschuß zugefügt, wobei ein reichlicher weißer Niederschlag entstand, der nach Abgießen der überstehenden klaren alkoholischen Flüssigkeit in Wasser gelöst wurde. Bei Jodzusatz färbte sich diese Lösung prachtvoll rot und ließ nach einiger Zeit einen roten Bodensatz fallen, der sich beim Erhitzen wieder löste. Um auf Zucker zu prüfen, wurde die alkoholische Lösung auf dem Wasserbad eingeengt, bis das anfängliche Volum etwa erreicht war. FEHLINGsche Lösung wurde zwar schwach, aber deutlich reduziert, und auch die Gärungsprobe lieferte ein positives Resultat. Es scheint daher, daß wenigstens in diesem Falle durch das Mitteldarmsekret einer Raupe aus Stärke fast nur Erythrodextrin und nur sehr wenig Zucker gebildet wird, so daß mit Sicherheit zu schließen ist, daß es sich hier um ein völlig verschiedenes amylolytisches Enzym handelt, wie bei anderen Insektenlarven (Mehlwurm).

Wie beim Mehlwurm, so läßt sich auch bei den Raupen ohne jede Schwierigkeit das Vorhandensein eines äußerst energisch wirkenden proteolytischen Enzyms von tryptischem Charakter nachweisen. Schon der Umstand, daß alle verletzten und daher eröffneten Zellen an Blattfragmenten, welche dem Verdauungskanal entnommen wurden, völlig leer erscheinen, läßt vermuten, daß Plasma und Zellkern gelöst wurden, und sehr einfach anzustellende künstliche Verdauungsversuche mit Fibrin zeigen, daß dieses selbst von dem stark verdünnten Mitteldarmsekret einer

Raupe rasch gelöst wird. Deckt man eine kleine Fibrin- oder Pflanzenkleberflocke, einige Muskelfasern oder sonstwelche frische Eiweißsubstanzen mit einigen Tropfen unverdünnten Sekretes auf einem Objektträger ein und bringt das Präparat für einige Zeit in einen Wärmeschrank, so findet man in der Regel (bei 30°) schon nach 1—2 Stunden alles gelöst.

Um die gebildeten Verdauungsprodukte näher zu untersuchen brachte ich eine ziemlich große Menge rohen, gewaschenen Fibrins mit Wasser und dem klaren flüssigen Darminhalt mehrerer hungernder Weißlingraupen sowie einigen Tropfen Chloroform in ein Reagenzröhrchen, welches nun 2 Tage bei 30° stehen blieb. Es hatte sich der weitaus größte Teil des Fibrins in der alkalischen Flüssigkeit gelöst, und nur ein feiner Detritus war am Boden des Gefäßes zurückgeblieben. Das klare Filtrat lieferte beim Ansäuern mit verdünnter Essigsäure einen reichlichen flockigen Niederschlag, der abfiltriert wurde, worauf beim Kochen neuerdings eine sehr reichliche flockige Eiweißfällung entstand. Eine Probe des Filtrates gab, tropfenweise mit Bromwasser versetzt, eine zwar schwache, aber deutliche blaß-rosenrote Färbung (Tryptophanreaktion). Der Rest des Filtrates wird mit einer Spur H_2SO_4 angesäuert und mit $(NH_4)_2SO_4$ ausgesalzen. Es entstand eine reichliche Albumosenfällung, die, in Wasser gelöst, eine sehr schöne purpurrote Biuretprobe lieferte. Das Filtrat wird bei reichlichem Zusatz von Natronlauge und etwas $CuSO_4$ schön rosenrot (Pepton). Bemerkenswert ist noch, daß gekochtes Fibrin, sowie koaguliertes Eiereiweiß unter gleichen Umständen vom Raupensaft absolut nicht angegriffen wird.

3. Verarbeitung des Chlorophylls.

Sehr interessante und wichtige Aufschlüsse über die Veränderungen und weiteren Schicksale des mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophylls im Darm gewisser Raupen verdanken wir Gräfin M. v. Linden (147). Es war schon davon die Rede, daß in manchen Fällen die Farbe der Flüssigkeit, welche den festen Inhalt des Raupendarmes durchtränkt, braun, in anderen schön grün ist. Das letztere ist beispielsweise bei *Pieris*- und *Vanessa*-Arten der Fall, und es erfüllt der grüne Saft bei *Vanessa Io* nicht bloß den Mittel- und Enddarm, sondern auch den Vorderdarm, und wird, wenn man das Tier beunruhigt, durch den Mund ausgeworfen, um allerdings sofort wieder begierig aufgesaugt zu werden. In absoluten Alkohol getropft, bilden sich aus der Flüssigkeit weiße, zu Boden sinkende Gerinnsel, während der grüne Farbstoff in Lösung geht und sich nach Ausweis der Spektraluntersuchung als Chlorophyll erweist. Doch erscheinen die Absorptionsbänder etwas nach dem Rot hin verschoben.

„Bleibt ein Tropfen dieses grün gefärbten Auswurfes auf dem Objektträger, von einem Deckglas bedeckt, einige Zeit stehen, so bilden sich schon nach wenigen Tagen mitten in der grünen Flüssigkeit rot gefärbte Kristalle. Behandelt man den ganz frischen Auswurf mit Eisessig, so entstehen kleine, braune rhombische Kristalle, die bei hoher Einstellung grünlich schillern und eine täuschende Aehnlichkeit mit Häminkristallen zeigen.“ (Gräfin v. Linden.)

Es wurde schon bei anderer Gelegenheit erwähnt, daß auch die Zellen des Mitteldarmepithels einer *Vanessa*-Raupe zur Zeit, wo sie

noch frißt, dicht erfüllt sind von grünen Tröpfchen, die offenbar nichts anderes sind als bei der Verdauung der Chlorophyllkörner in Lösung gegangener und resorbierter Farbstoff. Dem entspricht durchaus das spektrale Verhalten des Darmepithels. Man erkennt bei der Untersuchung sofort das erste Chlorophyllband im Rot zwischen den Linien B und C ($\lambda = 650{,}0\ \mu\mu$) und eine starke Verdunkelung, die sich über die weniger brechbare Hälfte des Spektrums von 400 bis 500 $\mu\mu$ erstreckt. Bei guter Beleuchtung löst sich dieser verdunkelte Teil in ein breiteres Absorptionsband, das etwa von 400 bis 450 μ reicht, und ein schmaleres zwischen den Linien C und F auf. „Das Spektrum der in das Darmepithel aufgenommenen grünen Flüssigkeit erinnert somit am meisten an die Absorption des Chlorophyllans, eines Zersetzungsproduktes des Rohchlorophylls."

Ab und zu beobachtet man in den Epithelien außer den grünen Tröpfchen auch Körnchen oder Kristalle eines grünlich-gelben, gelben oder gelbroten Farbstoffes, dessen genetische Beziehung zum Chlorophyll wohl kaum zu bezweifeln ist. Je näher die Raupe vor der Verpuppung steht, um so zahlreicher werden auch die gelben Einschlüsse. In einem gewissen Stadium findet sich im basalen Teil jeder Zelle ein länglicher, orange gefärbter Körper, während der dem Lumen des Darmes zugekehrte Teil noch immer grasgrün erscheint.

Ein ganz anderes Bild liefert der Raupendarm, wenn er unmittelbar vor der Verpuppung des Tieres geöffnet wird. Statt der alkalisch reagierenden grünen Chlorophyllösung enthält er nun eine zwiebelrote Flüssigkeit von ausgesprochen saurer Reaktion, in der neben Blattüberresten, deren Zellen mehr oder weniger zerfallene Chlorophyllkörner und eine gelbe krümelige Substanz enthalten, abgelöste rot pigmentierte Darmepithelien schwimmen. „Auch die Zellen, welche jetzt noch den Epithelüberzug des Darmes bilden, enthalten, zum Teil wenigstens, roten Farbstoff, besonders in der Nähe der Kerne, so daß man oft Stellen findet, wo sich die roten Zellkerne von dem übrigen intensiv grün gefärbten Plasma abheben. Auch jetzt noch ist der grüne Farbstoff in Form von Tröpfchen in den Zellen enthalten. Das rote Pigment vermehrt sich indessen immer mehr und nimmt schließlich den ganzen zentralen Teil der Zellen ein, gleichzeitig schwindet der grüne Farbstoff und macht einer mehr gelblichen Färbung des Zellplasmas Platz. Es bildet sich ein ziemlich gleichmäßig rot gefärbter Körper, der sich im Innern der Zelle scharf abgrenzt und zu dem Zerfall des Zellkernes oder zu dessen Verdrängung an die Wand führt. Zu dieser Zeit findet man das Darmlumen erfüllt von jener zwiebelroten Flüssigkeit, und es erhebt sich die Frage, ob diese als eine Abscheidung der roten Epithelzellen oder als selbständiges Umwandlungsprodukt der vorher vorhandenen Chlorophyllösung zu betrachten ist, oder aber, ob sie durch Auflösung abgestoßener rot gefärbter Epithelien entsteht." Gräfin v. Linden hält das letztere für den wahrscheinlichsten Vorgang. Wird ein solcher roter Raupendarm in Glyzeringelatine eingebettet, so verwandelt sich das ganze Darmepithel in eine breiige Masse, während der Farbstoff in schönen Drusen roter Nadeln oder in gelbroten, klinorhombischen Plättchen auskristallisiert.

Es kann wohl kaum ein Zweifel bestehen, daß die allmähliche

Umwandlung der grünen Darmepithelien der Vanessen-Raupen in die roten der Puppe durch eine Ueberführung des aufgenommenen Chlorophyllfarbstoffes in ein rotes Pigment bewirkt wird. Gräfin v. Linden konnte nachweisen, daß dieser Uebergang nicht nur im Darmepithel, sondern auch in den Zellen der Blattfragmente selbst stattfindet, die den Inhalt des Darmes bilden, so daß man also wohl sagen kann, es handle sich um eine Art von Verdauung des Chlorophylls durch das Sekret des Darmes.

Jedenfalls ist es sicher, daß unter dem Einfluß chemischer im Darm der Vanessen-Raupen und in dessen Epithelzellen gegebener Agentien die Chlorophyllkörner und ihr Farbstoff tiefgreifende Umwandlungen erfahren, wobei ein roter Farbstoff gebildet wird, über dessen physikalische und chemische Eigenschaften leider noch nicht genügende Klarheit herrscht.

Gräfin v. Linden gibt an, daß es sich um einen kristallisierbaren, wasserlöslichen Körper handelt, dessen Farbe in konzentrierten Lösungen zwischen Rubinrot und Bernsteingelb, in dünner Lösung zwischen lichtem Rosa und blassem Gelb schwankt. Der mit kaltem Wasser bereitete Auszug des roten Darminhaltes ändert beim Erwärmen seine leuchtend rubinrote Farbe in Gelb, doch kehrt das Rot beim Erkalten wieder. Auch an der Luft tritt nach 2—3 Tagen Verfärbung in Gelb ein, namentlich in den oberen Schichten. Durch oxydierende Mittel (H_2O_2, Ferricyankalium, Chlorwasser) wird die rote Lösung zuerst grünlichgelb und schließlich entfärbt; reduzierende Mittel ändern die Farbe in glänzend Orangegelb. Sowohl die rote Lösung des Farbstoffes wie Kristalle desselben geben ein charakteristisches Absorptionsspektrum, welches wegen der Uebereinstimmung mit dem des ebenfalls wasserlöslichen roten Schuppenpigments der Vanessen von besonderem Interesse ist. Es liegt daher nahe, an eine genetische Beziehung des letzteren zu dem Chlorophyll der Nahrung zu denken. Eine solche Umwandlung von Pflanzenfarbstoff in ein tierisches Pigment ist schon mehrfach beobachtet worden. Fast regelmäßig sieht man bei der Verdauung von Chlorophyllkörnern früher oder später eine gelbe, rote oder bräunliche Verfärbung auftreten, und namentlich Protozoen liefern Beispiele, wo die so gebildeten Farbstoffe ebenfalls als Körperpigmente Verwendung finden.

Gräfin v. Linden ist geneigt, das „Vanessarot" für einen Eiweißkörper oder eine Eiweißverbindung zu halten, und schreibt ihm daher auch im Darme große Bedeutung als „Reservestoff" für die Zeit der Puppenruhe zu. Ohne leugnen zu wollen, daß der rote Brei im Raupendarm, der in die Puppe übergeht und zum Teil auch noch in dem ausgeschlüpften Schmetterling sich findet, wirklich eine Reservenahrung darstellt, bleibt doch zu berücksichtigen, daß das „Vanessarot" sicher nur einen kleinen Bruchteil der ganzen Masse bildet, die ja nicht allein aus der Verdauung der ganzen Chlorophyllkörner hervorgegangen ist, sondern der sich auch die abgestoßenen Epithelzellen des Darmes beimischen.

Daß der im Darm gebildete rote Farbstoff der Vanessenraupe im Körper der Puppe aber tatsächlich Verwendung findet, geht schon daraus hervor, daß das Pigment sehr bald im Blut (und zwar sowohl in der Blutflüssigkeit wie in den Blutzellen) auftritt und mit diesem durch den ganzen Körper verbreitet wird. „Er findet sich zwischen Darm und Fettkörper, er liegt in den Blutbahnen, die den letzteren durchziehen, und sammelt sich schließlich besonders dicht unter der Epidermis an, und zwar hauptsächlich in der Nähe der Stigmen. Hier ist er auch zuerst in den Epithelzellen enthalten." (Gräfin v. Linden.) Bei dem Transport des roten Pigmentes scheinen

vielfach amöboïde Zellen beteiligt zu sein (Phagocyten). Es findet während der Puppenruhe niemals ein vollständiger Verbrauch des roten Darmbreies statt, ein Teil wird noch von dem ausschlüpfenden Schmetterling ausgestoßen, während ein anderer Teil im Darm desselben verbleibt und hier wohl auch als eiweißhaltige Reservenahrung dient, zumal die normale Nahrung des ausgeschlüpften Falters äußerst eiweißarm ist (Blütennektar) und so gut wie ausschließlich Kohlehydrate enthält. Die kurze Lebensdauer eines Schmetterlings läßt es begreiflich erscheinen, daß er mit solcher Nahrung allein auskommen kann, doch dürfte der von der Raupe (Puppe) überkommene Eiweißvorrat in Gestalt des roten Darminhaltes immerhin von Bedeutung sein.

Die lebhaft gefärbten Entleerungen der ausschlüpfenden Schmetterlinge haben seit alters die Aufmerksamkeit erregt, namentlich wenn sie, wie in manchen Jahren, so massenhaft auftreten, daß sich an diese Erscheinung der Aberglaube des Blutregens geknüpft haben soll. Man schrieb den roten Exkrementen zunächst nur die Bedeutung von Auswurfsstoffen zu und glaubte, weil damit gewöhnlich gleichzeitig harnsaure Salze entleert werden, daß es sich um ein Sekret der Malpighischen Schläuche handle. Schon Frenzel hat indessen beobachtet, daß der rote Farbstoff aus dem Darm der Schmetterlinge stammt, und er sprach auch zuerst die Vermutung aus, es könne sich in diesem gefärbten Darminhalt vielleicht um eine Art von Reservenahrung für das Insekt handeln.

„Der rote Exkrementfarbstoff wird von dem auskriechenden Schmetterling in gelöster Form abgeschieden. Meist schlägt er sich auf den harnsauren Konkrementen nieder, die gleichzeitig entleert werden. Auf Filtrierpapier aufgefangen, entstehen von einem einzigen Schmetterling (*Vanessa urticae*) rote Flecken, die Talergröße erreichen können. Die Farbe derselben ist im Zentrum am dunkelsten, nach der Peripherie hin hellen sie sich auf, und ihr äußerster Rand pflegt gelb, gelbgrün oder braungrün zu erscheinen. Die Menge des abgesonderten Farbstoffes ist bei den einzelnen *Vanessa*-Arten recht verschieden. Die stärkste Abscheidung zeigt sich bei *V. urticae* und *V. atalanta*, sehr wenig Pigment enthalten die Exkremente von *V. Io*, die auf Filtrierpapier einen kleinen rosa gefärbten Fleck mit großem, gelb oder braungrün gefärbtem Hof bilden. Auch das Blut der Vanessen-Gruppen gibt auf Papier ganz ähnliche Flecken. Bei Schmetterlingen, die, wie *Botys urticata*, keinen roten Darmfarbstoff und auch keinen roten Epidermisfarbstoff bilden, sind auch die Exkremente mißfarbig braungrün." (Gräfin v. Linden.)

„Um zu sehen, welchen Einfluß die Fütterung der Schmetterlinge auf den Verbrauch des Farbstoffes haben würde, brachte Gräfin v. Linden eine Anzahl Falter von *Vanessa urticae* in einen Behälter, in dem eine Schale mit reiner Traubenzuckerlösung aufgestellt war. Es ergab sich, daß die gefütterten Schmetterlinge während 5 Tagen fortwährend roten Farbstoff mit den Exkrementen von sich gaben. Derselbe löst sich im aufgenommenen Zuckerwasser und wird mit dem nicht resorbierten Anteil desselben abgeschieden, wenn dem Falter Gelegenheit gegeben wird, immer neue Nahrung aufzunehmen. Wird der Schmetterling nicht gefüttert, so wird auch nur ganz wenig Farbstoff abgesondert. Die Tatsache, daß hier eine Substanz, die als Nährmaterial Verwendung findet, überhaupt mit den Exkrementen

ausgeschieden wird, kann um so weniger befremden, als wir oft, ja fast regelmäßig einer solchen Verschwendung und unvollkommenen Ausnützung der wertvollsten Nährstoffe bei Insekten begegnen. Die völlige Identität des roten Exkrementfarbstoffes der entwickelten Vanessen und des roten Darmpigmentes ihrer Raupen geht auch daraus hervor, daß aus einem Tropfen der Dejekte von *V. urticae* oder *V. atalanta* beim Verdunsten ganz dieselben Kristalle (rote Nadelbüschel und klinorhombische gelbe oder gelbrote Plättchen) anschießen, wie sie oben beschrieben wurden.

In größerem Maßstabe erfolgt die Bildung des roten Pigmentes aus dem mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophyll bei den *Vanessa*-Raupen im Darme immer erst kurz vor der Verpuppung. Aber schon vorher trifft man in allen Geweben der Raupe und namentlich im Körperepithel gelbgrüne und gelbe, zum Teil auch braungelbe Körnchen, welche wahrscheinlich zu dem Chlorophyll der Nahrung in Beziehung stehen und sich in den Zellen, in denen sie enthalten sind, allmählich in roten Farbstoff umwandeln. Die jungen Räupchen erscheinen blaßgelb gefärbt, während sie später rotbraun gesprenkelt und schließlich schwarz aussehen. In vielen Fällen treten nun die Beziehungen des im Darm zur Resorption gelangten und nur wenig veränderten Chlorophylls viel deutlicher hervor, indem nicht nur die im Darm enthaltene Flüssigkeit, sondern auch das Blut der Tiere intensiv grün gefärbt erscheint und, durch die durchscheinende Haut hindurchschimmernd, die grüne Schutzfärbung derselben vermittelt.

Alle grünen Larven verdanken nach Poulton (195b) ihre Farbe dem Chlorophyll und ebenso fast alle gelben dem Xanthophyll. Schon Meldola hat überzeugende Gründe dafür angeführt, daß Chlorophyll die grüne Raupenfarbe veranlaßt; er weist auch auf die Zweckmäßigkeit der Tatsache hin, daß das Integument solcher Larven durchsichtig geblieben ist und die grüne Pflanzenfarbe durchschimmern läßt, indem auf diese Weise die vollkommenste Uebereinstimmung zwischen Raupe und Futterpflanze und daher auch der beste Schutz erzielt wird. So sind die Räupchen von 5 *Nepticula*-Arten grün und sind so innerhalb der im Blattparenchym ausgegrabenen Gänge vortrefflich geschützt. Es handelt sich in solchen Fällen aber nicht etwa nur um ein Durchschimmern der grünen Inhaltsmassen des Verdauungskanales, sondern um eine wirkliche Aufnahme und teilweise Modifikation des Farbstoffes in die Leibesflüssigkeit der Tiere (Blut), wie Poulton gezeigt hat.

Komprimiert man partiell eine nicht zu dicke grüne *Noctua*-Raupe (bei vielen Arten besteht Dimorphismus in der Art, daß braune und grüne Individuen sowie Zwischenformen gefunden werden), so erscheint die gedrückte Strecke blaßgelblich, während der übrige Teil des Körpers infolge der Stauung des Körperinhaltes nur um so dunkler grün wird. Daß es sich hier vor allem um Verdrängung resp. Stauung der Blutflüssigkeit (Hämolymphe) handelt, ergibt sich ganz klar aus der Untersuchung dieser selbst und aus der Entfärbung verbluteter Raupen.

Den Nachweis der Identität der grünen und gelben Blutpigmente gewisser Raupen mit Pflanzenfarbstoffen der Nahrung (Chloro- resp. Xanthophyll) suchte Poulton hauptsächlich durch spektroskopische Untersuchung zu führen.

Schon MacMunn hat angegeben, daß bei Anwendung von konzentriertem Sonnenlicht das von der Haut der Raupe von *Pieris rapae* zurückgeworfene Licht, mit dem Mikrospektroskop untersucht, ein Absorptionsband im Rot erkennen läßt, welches dem des Chlorophylls ähnelt, führt aber auch an, daß die Erscheinung verschwindet, wenn zuvor das Darmrohr entfernt wurde. Poulton untersuchte das Blut, und zwar unvermischt mit Darminhalt, bei einer großen Zahl von Schmetterlingsraupen und Puppen, indem er es in Glasröhrchen aufsog, in welchen es sich, vor Berührung mit Luft geschützt, lange unverändert erhält. In allen Fällen fand sich ein charakteristisches dunkles Absorptionsband zwischen B und C; eine schwächere diffuse Absorption (entsprechend dem zweiten Absorptionsband des Chlorophylls) fand sich meist in dem Raum zwischen C bis über D hinaus. Rechts von D zeigte sich (Blut der Puppe von *Pygaera Bucephalus*) die Andeutung eines zweiten Absorptionsstreifens (entsprechend dem dritten Absorptionsband des Chlorophylls) (vgl. Tafel bei Poulton, l. c. p. 315). Etwa zwischen b bis über F hinaus findet sich im letzterwähnten Falle ein drittes breites Absorptionsband, und endlich erscheint das violette Ende absorbiert. Vergleicht man die Spektra 2 und 5 sowie 3 und 4 der Poultonschen Tafel miteinander, so tritt die Uebereinstimmung der Blutspektra mit dem normalen Chlorophyllspektrum frischer Blätter ganz deutlich und in überzeugender Weise hervor. Differenzen machen sich am roten Ende in dem Sinne bemerkbar, daß an Stelle des distinkten zweiten und dritten Absorptionsbandes des Chlorophylls eine diffuse Absorption getreten ist, in der sich nur der dritte Streifen bisweilen angedeutet findet. Auch das „Xanthophyll"-Spektrum des Raupen-(Puppen-)Blutes stimmt nicht ganz mit dem von Sorby (Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 21, No. 146, p. 442) abgebildeten Xanthophyllspektrum überein. Das Auftreten eines dritten Absorptionsbandes im Blutspektrum, die verschiedene Dicke des zweiten Bandes und die völlige Absorption des violetten Endes sind hier hervorzuheben. Man wird dies kaum verwunderlich finden können, wenn man berücksichtigt, daß das Chloro- (resp. Xantho-)phyll im Raupen- und Puppenblute nicht wirklich ganz unverändert sich findet, sondern ohne jeden Zweifel modifiziert vorkommt. Dies prägt sich schon in der größeren Beständigkeit des im Blute gelösten Chlorophylls gegen Lichtwirkung aus, im Vergleich zu sonstigen künstlich hergestellten Chlorophyllösungen, und auch der Fortbestand des Pigmentes in der Puppe und sogar in den Eiern der nächsten Generation spricht in gleichem Sinne.

Poulton hält es für wahrscheinlich, daß die Pflanzenfarbstoffe im Tierkörper mit Eiweißkörpern in Verbindung treten. Versucht man, durch die üblichen Lösungsmittel das Chlorophyll von seinem Eiweißsubstrat zu trennen (z. B. Behandlung mit Alkohol), so erweist es sich als äußerst wenig widerstandsfähig, und es ist beispielsweise unmöglich, durch Alkoholbehandlung des grünen Raupenblutes eine grüne Lösung zu erhalten, wie es mit jedem Pflanzenteil gelingt; immer erhält man dann nur eine gelbe Lösung von Xanthophyll. Poulton hat dieser abweichenden Eigenschaften wegen vorgeschlagen, das Chlorophyll des Raupenblutes als „Metachlorophyll" zu bezeichnen. Die Beziehung dieses „Metachlorophylls" zum Chlorophyll der Futterpflanzen ergibt sich in sehr

schlagender Weise aus dem gelungenen Versuch Poultons, eine normalerweise grün gefärbte Raupenspecies durch Verabreichung chlorophyllfreier Nahrung zu entfärben. Die eben ausgeschlüpften Räupchen von *Tryphaena pronuba* wurden teils mit den etiolierten gelben Blättern aus dem Innern von Kohlköpfen, teils mit den farblosen (weißen) Mittelrippen und endlich mit den tiefgrünen äußeren Blättern gefüttert. Alle wurden dann unter ganz gleichen Bedingungen im Dunkeln gehalten, um eine etwaige Umwandlung des Etiolins in Chlorophyll zu verhüten. Es ergab sich, daß alle mit den gänzlich pigmentfreien Mittelrippen etiolierter Blätter gefütterten Raupen farblos weiß blieben, während diejenigen, welche etiolinhaltige Blattspreiten gefressen hatten, in verschiedenem Grade grün oder braun wurden und sich vielfach von solchen, die mit grünen Blättern gefüttert waren, nicht merklich unterschieden. Poulton schließt hieraus, daß im Raupenkörper aus Etiolin sowohl grünes Pigment (Metachlorophyll) wie auch braunes entstehen könne, welches ins Blut gelangt und die betreffende Grundfarbe bedingt. Als wahrscheinliche Stätte dieses Umwandlungsprozesses bezeichnet er den Darmkanal, in welchem sich sowohl bei Fütterung mit Etiolin wie mit Chlorophyll eine grünliche Flüssigkeit findet. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß es nicht gelingt, die farblosen, vom Ei ab mit Mittelrippen ernährten Räupchen grün zu färben, wenn sie später grüne Blätter fressen. Es scheint daher, als ob die Fähigkeit, Pflanzenpigmente in „Metachlorophyll" umzuwandeln, verloren geht, wenn die Raupen vom Ei ab längere Zeit pigmentfreie Nahrung zu sich nehmen. Sie bleiben unter diesen Umständen überhaupt im Wachstum zurück und sterben in einem gewissen Stadium, so daß die Vermutung entsteht, daß der Pigmentmangel nicht sowohl durch das Fehlen der Pflanzenfarbstoffe in der Nahrung, als vielmehr dadurch bedingt ist, daß infolge der ungeeigneten Nahrung die Raupen in einen pathologischen Zustand geraten und Pigment überhaupt nicht bilden können. Poulton selbst macht gegen eine solche Auffassung den Umstand geltend, daß einzelne Raupen demungeachtet anscheinend ganz normal heranwachsen; die geringere Größe in den meisten Fällen will er auf ungenügende Ernährung beziehen, indem die jungen Räupchen die mit dicker Epidermis versehenen Mittelrippen nur von einer Schnittfläche her anzugreifen vermögen.

4. Verarbeitung des Keratins.

Bekanntlich sind die Schmetterlingsraupen fast ausnahmslos phytophag und leben nur in seltenen Fällen normalerweise von tierischen Substanzen. Doch bieten gerade diese Fälle in bezug auf den Verdauungschemismus besonderes Interesse. Dies gilt vor allem von jenen Mottenraupen, welche auf Wollstoffen oder auf Pelzen leben und sich von entfetteten Haaren ernähren, die fast aus reinem Keratin (Hornsubstanz) bestehen und deren Nährwert daher äußerst gering ist, wenn man den Raupen nicht die Fähigkeit zuschreiben dürfte, das Keratin selbst zu verdauen, was sonst von keinem Tier bekannt ist. Sitowsky (218) hat sich bemüht, diese Frage einer experimentellen Prüfung zu unterziehen, leider aber nur mit geringem Erfolg. Er verwendete die Räupchen von *Tineola biselliella* und züchtete dieselben auf Wollwatte, die mit Baumwolle vermischt war.

Der letztere Bestandteil wurde stets vermieden und nur die Wolle verzehrt. Im Darminhalt fanden sich immer nur Reste von angebissenen und zum Teil aufgelösten Haarstückchen. Die Raupe zerkleinert die Nahrung sehr wenig und führt in den Verdauungskanal verhältnismäßig lange Haare ein. Der ganze Darm ist stets mit Nahrung erfüllt, die sich nach hinten zu in verschiedenen Stadien der Verdauung befindet.

Um die Zeit zu bestimmen, welche zum Durchgang derselben erforderlich ist, fütterte SITOWSKY die Tiere mit Wolle, die mit Lackmuslösung getränkt und später getrocknet war. Es zeigte sich, daß man von dem Zeitpunkt an, wo die Raupen auf diese Nahrung übertragen wurden, erst nach 2 Tagen gefärbte Wolle im Enddarm beobachten konnte. Verglichen mit der Schnelligkeit, mit der bei den meisten phytophagen Raupen die Nahrung den Darm durcheilt, ist der Durchgang bei den Mottenraupen sehr verzögert, und es hängt dies vielleicht mit der schweren Angreifbarkeit des Keratins zusammen. Im Enddarm sammelt sich der Kot in festen Kügelchen an, die den ganzen Raum des Rectums erfüllen und sich durch ihre Festigkeit und Trockenheit auszeichnen. Immer enthält derselbe eine große Menge noch unverdauter Haarreste. Die Lackmusfütterung ergab zugleich Aufschluß über die Reaktionsverhältnisse in verschiedenen Abschnitten des Verdauungskanales. Vom Oesophagus an ist die Reaktion alkalisch und bleibt so auch durch den ganzen Mitteldarm; erst im Endteil weicht sie in einem über zwei Segmente sich erstreckenden Abschnitt einer sauren Reaktion, die auch im Rectum herrscht (Fig. 267). SITOWSKY will dieselbe auf Harnsäure beziehen (? B.).

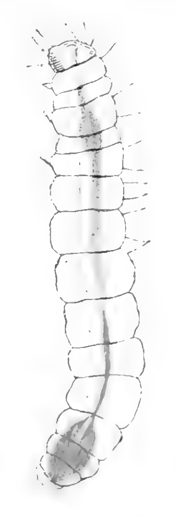


Fig. 267. Raupe von *Tinea biselliella* mit Wolle genährt, die mit einer Lackmuslösung getränkt war. Der Darminhalt zeigt alkalische und saure Reaktion (nach SITOWSKY).

Ueber die interessante Frage, ob und wie der Hauptbestandteil der Nahrung, das Keratin, im Darme angegriffen oder ob nur die in den Haaren sehr spärlich enthaltenen Eiweißsubstanzen (Plasmareste) ausgenützt werden, geht SITOWSKY leider sehr flüchtig hinweg. „Man kann“, sagt er, „vermuten, daß die Verdauung des Keratins auf die Weise vor sich geht, wie STRAUSS (Studien über die Albuminoïde mit besonderer Berücksichtigung des Spongins und des Keratins, Heidelberg 1904) beschreibt, daß nämlich daraus eine Art von Albumosen entsteht, die den Albumosen, welche aus nativen Eiweißkörpern entstehen, sehr ähnlich ist. Man kann das Vorhandensein eines Ferments annehmen, das speziell zur Verdauung des Keratins notwendig ist.“ Er scheint nicht einmal den Versuch gemacht zu haben, ein solches wirklich nachzuweisen. Auf meine Veranlassung hat H. STÜBEL einige Versuche betreffs dieser interessanten Frage angestellt, die aber auch infolge Mangels an genügendem Material kein entscheidendes Ergebnis lieferten, gelegentlich aber fortgesetzt werden sollen.

Es war von vornherein zu erwarten, daß die Mottenraupen Stärke kaum oder gar nicht würden verdauen können. SITOWSKY

fand denn auch im Kote von Tieren, welche mit Wollwatte gefüttert worden waren, die mit Kartoffelstärke bestäubt wurde, nur ganz vereinzelt Stärkekörner, welche Spuren von Korrosion aufwiesen. Obschon Sitowsky angibt, daß Raupen, welche auf einem aus roher fetthaltiger Wolle bestehenden Stoff gezüchtet wurden, viel größer wurden und auch ungleich mehr Fett enthielten als andere, so fehlen doch leider gänzlich Versuche über die Verdauung und Resorption der Fette.

5. Verarbeitung von Wachs.

Ein zweites, sehr merkwürdiges Beispiel von Verdauung eines sonst gänzlich unverdaulichen Stoffes liefert die Bienenmotte (*Galleria mellonella*), deren Raupe in Bienenstöcken lebt und sich vom Wachs der Waben ernährt, wobei schon seit lange beobachtet worden ist, daß sie das Wachs solcher Waben bevorzugt, welche viele Hüllen von Bienenpuppen enthalten. Außerdem sollen die Raupen auch Papier, Holzstückchen sowie die eigenen (wachshaltigen) Exkremente fressen. Es wurde andererseits behauptet, daß dieselben auch bei Fütterung mit reinem Wachs zu gedeihen vermögen, und Rauschenfels will Entwicklung der Bienenmotte in Stöcken von künstlichen Waben, die nichts enthielten, als reines Wachs, beobachtet haben. Man wird die Richtigkeit dieser Angabe um so mehr bezweifeln dürfen, als das Wachs ja ein Gemenge verschiedener N-freier Verbindungen darstellt. Durch Behandlung mit Alkohol läßt sich das Wachs in seine zwei Hauptbestandteile spalten, das in Alkohol lösliche Cerin und in das unlösliche Myricin. Während das erstere hauptsächlich aus Cerotinsäure ($C_{26}H_{52}O_3$ oder $C_{27}H_{54}O_2$) besteht, ist das Myricin der Aether der Palmitinsäure und des Myricinalkohols. Außer diesen Hauptbestandteilen enthält das Wachs noch in geringer Menge Melissinsäure und eine Anzahl Säuren der Oelsäurereihe, teils in freiem Zustande, teils mit Alkoholen gepaart. Von Kohlenwasserstoffen ist Heptakosan ($C_{27}H_{56}$) und Hentriakontan ($C_{36}H_{74}$) nachgewiesen worden. Das unreine Wachs der Waben besitzt einen N-Gehalt von etwa 2 Proz.

Die Versuche von Sieber und Metalnikow (213) haben nun ergeben, daß bei Fütterung mit reinem Wachs die Raupen der Bienenmotte nicht wachsen und an Gewicht zunehmen, sondern sich bald verpuppen und entsprechend kleine Schmetterlinge liefern. Bei solcher Ernährung suchen daher die Tiere den Mangel an N auf andere Weise zu decken, indem sie irgendwelche sonstige Stoffe, wie Holz und Papier, fressen oder gar über ihre eigenen Genossen herfallen. Gleichwohl bedürfen sie aber des Wachses unter allen Umständen und können mit N-haltigen Substanzen allein nicht ernährt werden. Schon 1882 hat Dönhoff (53) Raupen der Wachsmotte in eine Schachtel gebracht, welche bloß Wachs enthielt, andere setzte er in eine solche, in der sich nur Blütenstaub befand, und wieder andere brachte er mit Wachs und Pollen zusammen. „Die Larven der beiden ersten Schachteln fraßen wenig, spannen in den ersten Tagen lockere Gänge und hörten dann auf zu spinnen. Sie wuchsen nicht und starben nach einigen Monaten. Die Larven der dritten Schachtel spannen dichte Gänge, wuchsen, verpuppten sich und verwandelten sich in Schmetterlinge.“ Es erhebt sich daher die interessante Frage, welche Rolle das Wachs im Stoffwechsel dieser

Raupe spielt und welche chemischen Veränderungen es im Darmkanal derselben erleidet. Sicher wird ein Teil davon gelöst, während ein kleinerer Teil mit den Exkrementen entleert wird, denn in den letzteren fanden sich nur 28 Proz. Wachs, während die Waben davon 60 Proz. enthalten. So erklärt sich, daß im äußersten Notfall der Bedarf an Wachs dadurch gedeckt wird, daß die Raupen ihre eigenen Exkremente verzehren.

Die Bemühungen, aus den Raupendärmen durch Extraktion mit physiologischer Kochsalzlösung oder Glyzerin ein wachsspaltendes Enzym zu isolieren, sind leider bisher erfolglos geblieben, dagegen konnten Sieber und Metalnikow eine proteolytische Wirkung auf rohes Fibrin bei alkalischer und neutraler Reaktion sowie Verzuckerung von Stärke, Kleister und Spaltung von Fetten nachweisen. Wachs wurde unter der Einwirkung der Extrakte nur etwas brüchiger, ohne daß dabei die Reaktion der Lösung sich änderte, „woraus man fürs erste schließen muß, daß die im Wachs enthaltenen Aether nicht zersetzt worden waren“. Die beiden genannten Beobachter hatten weitere Versuche, wobei reines Cerin und Myricin geprüft werden sollte, in Aussicht gestellt, doch ist bisher eine Publikation nicht erfolgt.

b) Schmetterlinge (entwickelt).

Was nun die Verdauung im Mitteldarm der entwickelten Schmetterlinge betrifft, so spielt sie in Anbetracht der meist nur sehr kurzen Lebensdauer, und da in der Regel nur Honig (Blütennektar) aufgenommen wird, die Aufnahme fester Nahrung aber schon durch die Beschaffenheit der Mundwerkzeuge ausgeschlossen erscheint, nur eine sehr geringe Rolle. Der Energieaufwand bei den oft äußerst lebhaften und kraftvollen Bewegungen (Sphingiden) wird offenbar im wesentlichen durch N-freie Nährstoffe (Kohlehydrate und speziell Zucker) gedeckt, während für die Entwicklung der Geschlechtsprodukte das erforderliche Eiweiß wahrscheinlich aus Reservematerial herstammt, welches aus dem Puppenstadium übernommen wird. Dies dürfte auch für den Fall gelten, wo Schmetterlinge überwintern, wobei wohl hauptsächlich das Fett des Fettkörpers aufgezehrt wird. Es gibt übrigens Fälle, wo infolge Mangels entsprechender Mundteile eine Nahrungsaufnahme überhaupt ausgeschlossen erscheint. Dies gilt z. B. für gewisse Pelzmotten (*Tineola biselliella*), welche während ihres verhältnismäßig langen, manchmal sogar einen Monat währenden Lebens keine Nahrung aufnehmen. Die auffallende Enge des Darmes weist an sich schon auf seine nicht sehr bedeutungsvolle Funktion hin, zumal wenn man den voluminösen, dicken Raupendarm damit vergleicht.

Es liegen, soviel ich finden konnte, nur einige Angaben über die Reaktionsverhältnisse im Verdauungstraktus und speziell im Mitteldarm von *Papilio Machaon* und einigen Vanessen vor. Schon 1832 fütterte Newport einige Individuen von *Vanessa urticae* mit Zuckerwasser, welches mit Lackmus blau gefärbt war. 2 Stunden später fand er den Mitteldarm erfüllt mit einer Flüssigkeit, welche eine große Menge rötlicher Körnchen enthielt, während jenseits der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße die blaue Farbe wieder hervortrat. Newport schloß daraus auf eine saure Reaktion im

„Magen“ der Schmetterlinge. Plateau hat diese Angabe einer Kritik unterzogen und glaubt, daß es sich um rötlich gefärbte Sekrete der Malpighischen Gefäße handelt.

Anhang: Intracellulare Verdauung (Phagocytose).

Während bei den niedersten Formen der Metazoën (Spongien, Cnidarier und niedere Würmer) epitheliale Elemente des Entoderms und zum Teil sogar des Ektoderms als Phagocyten fungieren und für die Nahrungsaufnahme der betreffenden Tiere eine wesentliche Rolle spielen, sehen wir diese Eigenschaft der Darmzellen im weiteren Verlaufe der Entwicklung immer mehr zurücktreten und endlich ganz verschwinden. Für die höheren Formen von Würmern (Anneliden) und die Arthropoden (Crustaceen und Insekten) liegen nur ganz vereinzelte und mehr oder weniger zweifelhafte Angaben über die Aufnahme geformter Körper durch die den Verdauungstraktus auskleidenden Zellen vor, die im vorhergehenden schon Erwähnung fanden. Das Darmepithel dient hier der Absonderung fermenthaltiger Lösungen (Verdauungssäfte), durch welche feste geformte Nahrungsbestandteile oder an sich nicht resorbierbare gelöste Substanzen extracellular „verdaut“, d. h. in gelöste, resorbierbare Körper übergeführt werden, deren Aufnahme dann in allen den Fällen, wo besondere Verdauungsdrüsen nicht entwickelt sind, durch dieselben Zellen erfolgt, so daß diese demnach eine doppelte Funktion erfüllen, wozu manchmal noch Exkretion unbrauchbarer Stoffe sich gesellt.

Nicht sowohl an der eigentümlichen chemischen Verdauung, als vielmehr an der Aufnahme und Weiterverbreitung der dem Gewebe als Nährstoffe dienenden Verdauungsprodukte, sowie insbesondere auch an der Ausscheidung indifferenter oder schädlicher fester Körper sehen wir in fast allen Fällen bei Metazoën mesodermale amöboïd bewegliche Zellen beteiligt, welche sich allenthalben in den Leibesflüssigkeiten (Cölomflüssigkeit, Blut), sowie auch in den Geweben selbst als „Wanderzellen“ oder wohl auch in besonderen Organen (phagocytäre Organe) angehäuft finden. Dabei kommt es nun häufig zu einer richtigen intracellularen Verdauung, falls die aufgenommenen Substanzen einer solchen Einwirkung überhaupt zugänglich sind. So werden Bakterien auf diesem Wege zerstört und unschädlich gemacht oder, wie bei der Metamorphose der Echinodermen, Zerfallsprodukte von Organzellen weiterbefördert und wieder nutzbar gemacht. Dieser letztere Vorgang ist es nun, welcher bei der Metamorphose der Insekten in geradezu großartigem Maßstab in die Erscheinung tritt und erkennen läßt, welche außerordentliche Bedeutung den Phagocyten auch als Vermittlern assimilatorischer Prozesse zukommt, indem sie bereits organisierte Teile des Körpers wieder (durch intracellulare Verdauung) verflüssigen und auf weite Strecken hin an den Ort ihrer Bestimmung befördern.

Seit lange weiß man, daß bei den Insekten mit vollkommener Metamorphose die Organe des Larvenkörpers und insbesondere die Muskeln zugrunde gehen, und als Material zum Neuaufbau der Organe des fertig entwickelten Insektes dienen. Schon 1864 hat Weismann (239) in seiner grundlegenden Arbeit über die postembryonale Ent-

wicklung der Musciden die Aufmerksamkeit auf diese „histolytischen" Prozesse in der Puppe hingelenkt. Er nimmt an, daß sich unter Verfettung der Gewebe aus den Resten derselben und dem Blute ein „Brei" bildet, aus dem sich allmählich durch eine Art freier Zellbildung fetthaltige, kugelige Gebilde („Körnchenkugeln") differenzieren, denen WEISMANN Zellenwert zuerkannte und die gewissermaßen die Bausteine für die neu sich bildenden Organe darstellen sollten. In der Folge haben dann namentlich METSCHNIKOFF (164), KOWALEWSKY (120) und v. REES (199) unsere Kenntnisse von diesen Vorgängen gefördert, denen sich in neuerer Zeit C. DE BRUYNE (34) anschloß. Schon der erstgenannte Forscher hat mit Nachdruck auf die große Bedeutung der Leukocyten hingewiesen, von denen er annimmt, daß sie in die Muskeln der Larve eindringen und unter lebhafter Pseudopodienbildung Fragmente derselben von sehr verschiedener Größe und Form aufnehmen (fressen) und intracellular verdauen, wobei es zur Bildung von Fettgranulationen und damit zur Entstehung der WEISMANNschen „Körnchenkugeln" kommt. Diese Veränderungen beginnen nach KOWALEWSKY bereits wenige Stunden nach der Verpuppung, und schon nach 2 Tagen sollen alle Leukocyten in „Körnchenkugeln" umgewandelt sein. Etwas später als die Muskeln sah KOWALEWSKY auch den Fettkörper durch Leukocyten angegriffen werden. An der durchsichtigen Kopfblase einer 3—4 Tage alten Fliegenpuppe konnte er diesen Vorgang direkt beobachten: „Die am meisten nach vorn in die Kopfblase hereinragenden Fettkörperzellen liegen gewöhnlich ziemlich isoliert, und man sieht, wie an dieselben sich die kleinen Körnchenkugeln ankleben und auf deren Oberfläche zu kriechen beginnen. Zu den erst aufgekrochenen gesellen sich neu hinzukommende, und in 2 Stunden vom Anfang der Beobachtung an sah ich die ganze Fettzelle von Körnchenkugeln umgeben. Die Fettzelle sieht jetzt wie ein gefurchtes Ei aus im sogenannten Maulbeerformstadium. Etwas später werden die Hervorragungen der äußeren Oberfläche der Körnchenkugeln schwächer, was KOWALEWSKY durch das Eindringen der Phagocyten in die Substanz der Fettzelle erklärt. Eine Zeitlang bleibt dann die Sache in diesem Zustande stehen, und nun findet man anstatt der Fettzelle einen Haufen von Körnchenkugeln, welche sich nach allen Seiten zerstreuen. Der zentrale Haufen bleibt etwas länger an der Stelle liegen, wo die Fettzelle war, aber auch er zerstreut sich bald. Nachdem die vorderste in die Kopfblase hineinragende Fettzelle so aufgelöst ist, beginnt derselbe Vorgang mit den folgenden und den seitlichen Zellen und geht in gleicher Weise vor sich." (KOWALEWSKY.) KOWALEWSKY leugnet durchaus, daß die Körnchenkugeln (fettbeladene Leukocyten) als solche am Wiederaufbau der Gewebselemente teilnehmen, sondern glaubt, daß dieselben nach Abgabe der gesammelten Assimilationsprodukte wieder in ihren ursprünglichen Zustand als Leukocyten zurückkehren. Zu ähnlichen Folgerungen gelangte auch VAN REES. Auch er schreibt den amöboïden Wanderzellen (Leukocyten) eine aktive Rolle bei der Zerstörung der Larvenmuskeln und des Fettkörpers zu, doch weicht er von KOWALEWSKY namentlich in bezug auf die Zeit ab, zu der jene Vorgänge beginnen. Bei *Musca vomitoria* sah er eine Intervention der Leukocyten erst am Anfang des 3. Tages, und erst am 4. oder 5. Tage fand er die Muskeln mit Freßzellen ganz erfüllt, welche die Fasern nach allen Richtungen

durchwandern und in unregelmäßige Stücke zerlegen, die nun zum Teil von den Pseudopodien der Phagocyten ergriffen und verzehrt werden. Ohne die phagocytäre Rolle jener Elemente zu leugnen, haben andere Forscher doch mit Nachdruck betont, daß dieselben ihren Angriff erst dann auf die dem Untergang geweihten Gewebsbestandteile richten, wenn diese bereits spontan mehr oder weniger degeneriert sind.

So hat Sigm. Mayer (157) auf Grund von Untersuchungen an dem in Rückbildung begriffenen Froschlarvenschwanz, wobei sich ganz ähnliche Vorgänge an den Muskeln vollziehen, wie bei der Metamorphose der Insekten, behauptet, daß eine Fragmentation der quergestreiften Fasern in zum Teil noch kernhaltige Stücke („Sarkolyten") ganz unabhängig von Phagocyten primär erfolgt, welche letztere erst später heranwandern und die „Sarkolyten" aufnehmen. Auch Metschnikoff gelangte an *Bombinator*-Larven zu einer ganz entsprechenden Auffassung und hat sogar die Vermutung geäußert, daß vielleicht die noch ganz normalen Muskelzellen eine Substanz produzieren, welche auf chemotaktischem Wege die Leukocyten fernhält, wie umgekehrt in Degeneration begriffene anziehend wirken. Loos (150) sieht in den Leukocyten „eine Art Reservemacht, die erst dann überwiegend in Tätigkeit tritt, wenn der Organismus, sei es zur Erreichung gewisser außergewöhnlicher Leistungen, sei es zur Bekämpfung besonderer schwieriger Verhältnisse, mit seinen gewöhnlichen Hilfsmitteln nicht mehr auskommt". Zurzeit darf es wohl als sicher gelten, daß auch bei der Zerstörung der Larvenmuskulatur das Primäre eine Degeneration der Fasern ist (Bildung von „Sarkolyten"), worauf dann erst die Phagocyten ihre Arbeit beginnen. Im übrigen stimmt de Bruyne, der diese Vorgänge neuerlich (1898) studierte, durchaus namentlich auch in bezug auf die Zeit des Beginnes Kowalewsky bei. „Les leucocytes encore à vide se présentent sous la forme de petites protoplastes se mouvant de façon amiboïde, enfonçant leur fins pseudopodes à travers le sarcolemme jusque dans la substance musculaire. Dans ces mouvements de reptation, ils rencontrent des amas sarcolytiques auxquels ils s'arrêtent, puis finissent par les incorporer dans leur protoplasma et s'éloignent plus tard pour entrer dans la cavité générale des corps."

Bei seinen Untersuchungen über die Rückbildung des Larvenschwanzes der Amphibien gelangte Metschnikoff zu der Ueberzeugung, daß beim Zerfall der Muskelfasern aus diesen selbst zellenähnliche Gebilde entstehen, indem gewisse Anteile des Sarkoplasmas sich mit Muskelkernen separieren und nunmehr selbst als „Phagocyten" fungieren, indem sie Fibrillenbündel oder Zerfallsprodukte von solchen in ihr Inneres aufnehmen. („Phagocytes musculaires".) „Ni la dislocation des fibrilles, ni la formation des tronçons myoplasmatiques ou sarcolytes ne se produisent jamais spontanément sans le concours actif des phagocytes musculaires."

Nach C. de Bruyne läßt sich eine solche „Autophagocytose" auch bei der Insektenmetamorphose nachweisen. Es kommt dann mitunter zur Bildung riesiger, amöboïd beweglicher Zellen mit einem hypertrophischen, sonst aber normalen Kern, welche nun als richtige Phagocyten Muskeltrümmer (Sarkolyten) in ihr Inneres aufnehmen und oft alle Räume zwischen den Organen ausfüllen. In der Regel sieht man die größten Muskeltrümmer in Form rundlicher

Körner rings um den zentralen Kern liegen, während sie nach der Peripherie zu immer kleiner werden (Fig. 268). DE BRUYNE hat vorgeschlagen, diese großen Freßzellen muskulären Ursprunges als „Sarkoklasten“ oder „Myoklasten“ zu bezeichnen. Die Art, wie sich dieselben der Degenerationsprodukte der Muskeln bemächtigen, beschreibt er mit folgenden Worten: „Le sarcoplasma émet des prolongements qui vont au-devant des sarcolytes et les entourent pour les incorporer, et il se forme, sous ce rapport des amas à aspect amiboïde des plus charactéristiques. Ils embrassent dans les excavations limitées par leurs prolongements, des groupes des sarcolytes et parfois, mais rarement, des phagocytes chargées de détritus musculaires, qui dans leur intérieur subissent déjà les transformations.“

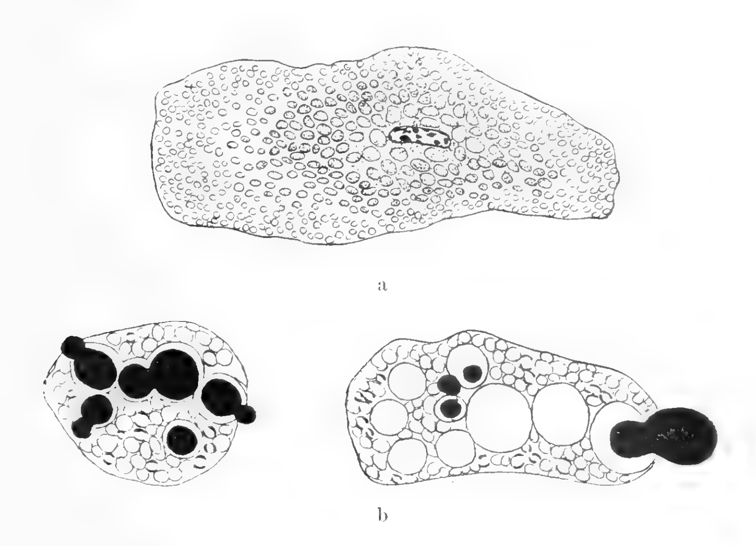


Fig. 268. a Ein „Myoklast“ aus der Puppe von *Musca vomitoria*. Die um den Kern gruppierten „Sarkolyten“ sind die größten. Nach der Peripherie werden sie kleiner. b *Tenebrio molitor* (Puppe). Phagocyten mit großen Fetttropfen, in Vakuolen eingeschlossen, zum Teil im Begriffe ausgestoßen zu werden (nach DE BRUYNE).

Wie bei den gewöhnlichen Phagocyten (Leukocyten) die aufgenommenen Degenerationsprodukte der Muskelfasern (Sarkolyten) alsbald einer fettigen Degeneration verfallen, so gilt das gleiche auch für die Phagocyten sarkoplasmatischer Herkunft (Sarkoklasten), die sich dabei in richtige Fettzellen verwandeln können. (Fig. 269 a, b.) Nicht immer ist die Beteiligung der Sarkoklasten an der Zerstörung der Larvenmuskeln eine so lebhafte wie bei den Musciden und (nach DE BRUYNE) bei *Bombyx mori*. Bei *Tenebrio molitor* (Mehlwurm) sind es ausschließlich Leukocyten (Phagocyten im engeren Wortsinne), welche die Trümmer der degenerierenden Muskeln aufnehmen und verdauen, bezw. in Fett umsetzen. Umgekehrt ist Autophagocytose allein herrschend bei *Phryganea* und allen Insekten mit unvollkommener Metamorphose (Hemimetabolen). Immer läßt sich zeigen, daß die Histolyse unter Vermittlung von Leukocyten ungleich rascher erfolgt, als durch die Sarkoklasten. Bei den ersteren

handelt es sich, wie sich KOROTNEFF ausdrückt, um ein geradezu „barbarisches Auffressen“. Es wurde schon erwähnt, daß die mit Gewebstrümmern beladenen Phagocyten zunächst herumwandern und sich dabei oft meist vom Orte des „Fressens“ entfernen. Ihr weiteres Schicksal ist verschieden. Zum Teil werden sie völlig zerstört und machen auf diese Weise das gespeicherte Ernährungsmaterial verfügbar, anderenteils können sie aber auch ihre durch intracellulare Verdauung veränderten Einschlüsse aktiv entleeren oder ganz gelöste Substanzen abgeben. Die Abgabe von Fetttropfen hat DE BRUYNE bei Phagocyten des Mehlwurmes direkt beobachtet. (Fig. 268 b.)

Fig. 269. *Musca vomitoria* (Puppe). a Ein „Myoklast“ mit zentralem Kern (*n*) und zahlreichen durch Osmium geschwärzten Fetttropfen; *sl* Sarkolyten. b Myoklast im Begriffe an der Basis eines sich entwickelnden Epithels zu zerfallen. (Die grauen Körperchen sind noch unveränderte Sarkolyten, die schwarzen Fett.) (Nach DE BRUYNE.)

Die Sarkoklasten fand DE BRUYNE später meist „au niveau d'organes ou tissus en voie de développement, mais le plus souvent s'y désagrégeant, ils perdent leurs formes arrondies et s'étalent ou s'aplatissent de façon que leur contenu, s'échappant ainsi qu'une masse semi-liquide, aille se répandre à la portée des jeunes tissus (trachées, muscles, hypoderme, organes génitaux etc.) (Fig. 269 b.) Ceux-ci s'en emparent, car on les trouve gorgés des produits de cette désagrégation qui subissent dans leur intériceur une assimilation reconnaissable aux modifications d'aspect qu'ils présentent. Ils s'agit évidemment ici d'une nutrition, c'est-à-dire que les produits de la destruction enlevés et véhiculés par les myoclastes comme ceux, que transportent les phagocytes vrais, servent de nutriment aux organes imaginaux en voie de développement .... Ils constituent en effet des réserves alimentaires, qui seront utilisées plus tard par les organes en néoformation, au lieu que, dans le cas d'une intervention exclusive des phagocytes sanguins, ceux-ci les transportent immédiatement vers les points où ils seront utilisés à l'édification des tissus adultes.“ (DE BRUYNE.)

Es ist eine Tatsache von größtem allgemeinen Interesse, daß,

wie das Beispiel der Sarkoklasten zeigt, unter Umständen Gewebszellen selbst phagocytäre Eigenschaften annehmen und dann im strengsten Sinne des Wortes eine „Autodigestion" vollziehen, indem sie ihre eigene Substanz in eine Form überführen, in der sie als indifferentes Material geeignet erscheint, dem Neuaufbau von Gewebszellen zu dienen. Während es sich in den bisher besprochenen Fällen um eine unter Vermittlung phagocytärer Elemente bewirkte Zerstörung und Neubildung der Gewebe von Grund aus handelt, sehen wir in anderen Fällen nur ein Wachstum von Zellen auf Kosten anderer. Interessante Beispiele dafür liefert namentlich die Eientwicklung bei wirbellosen Tieren, vor allem wieder bei den Insekten. Hier fungiert die Eizelle selbst als „Phagocyt". „In den sogenannten Eiröhren, welche das Insektenovarium zusammensetzen, befindet sich am blinden Ende ein Keimlager, von welchem sich die jungen Keimzellen abheben, indem sie gleichzeitig von den ebenfalls dort vorhandenen Epithelzellen umlagert werden. (Fig. 270.) Mit dem fortschreitenden Wachstum werden die älteren Eier samt ihrem Epithel vom Keimfach abgetrennt, und so entsteht allmählich eine Reihe hintereinander liegender Eifächer, gebildet von je einem Ei und dem umgebenden Follikelepithel. Letzteres kann aus recht hohen Zellen bestehen, und da es sowohl die noch recht jugendlichen, wie auch die bereits älteren Oocyten allseitig umgibt, so muß es notwendigerweise deren Ernährung vermitteln. Tatsächlich läßt sich beobachten, daß die Begrenzung der Epithelzellen gegen das Eiplasma undeutlich wird, weil hier jedenfalls eine starke Abscheidung von Nährsubstanz, allem Anschein nach in Form feiner Tröpfchen, stattfindet. Vielfach sieht man auch Wolken solcher zarter Partikel von bestimmten Stellen der Follikelwand gegen das Keimbläschen hinziehen und dieses umlagern, welche Vorgänge wohl nur als ernährende aufgefaßt werden können." (Korschelt und Heider, 118 a.) Dies gilt hauptsächlich von den Orthopteren. Bei anderen Insekten schieben sich zwischen die Eifächer noch Nährfächer ein (Fig. 270) (Neuropteren, Coleopteren, Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren). „Die Zahl der Nährzellen ist bei den einzelnen Insekten sehr verschieden und schwankt von einer einzigen (*Forficula* l. c. p. 359, Fig. 215) bis zu 50 (*Procrustes*, *Apis*)." (Korschelt und Heider.) Bei Insekten, welche, wie z. B. die Honigbiene, in kurzer Zeit eine große Menge von Eiern hervorbringen, deren Erzeugung also sehr rasch vor sich gehen muß, soll nach Paulcke sogar der ganze Inhalt des Nährfaches zuletzt in das Ooplasma entleert werden (l. c.). Es gibt nun auch Eiröhren mit einfacher Nährkammer (Hemipteren und zum Teil Coleopteren). „In der oft höchst umfangreichen Endkammer werden Nährzellen in großer Menge angehäuft (Fig. 270 C), und es scheint, daß die von ihnen produzierten Stoffe den Eiern in flüssiger Form zugeführt werden, da die vom Follikelepithel umschlossenen Eier recht weit vom Nährfach entfernt, und jedenfalls durch jüngere Eier von ihm getrennt sind . . . Bei den Hemipteren wird jede Schwierigkeit der Trennung von Ei- und Nährkammer übrigens dadurch beseitigt, daß die Eier beim Herunterrücken in der Eiröhre mit der Nährkammer durch einen protoplasmatischen Strang (Dottergang) verbunden bleiben (Fig. 270 C). Diese Stränge können oft recht lang werden, so bei *Nepa*, bei der man sie im Follikelepithel der

einzelnen Eifächer bis hinauf zur Endkammer verfolgen kann. In dieser letzteren, und zwar besonders in den zentralen Teilen, findet

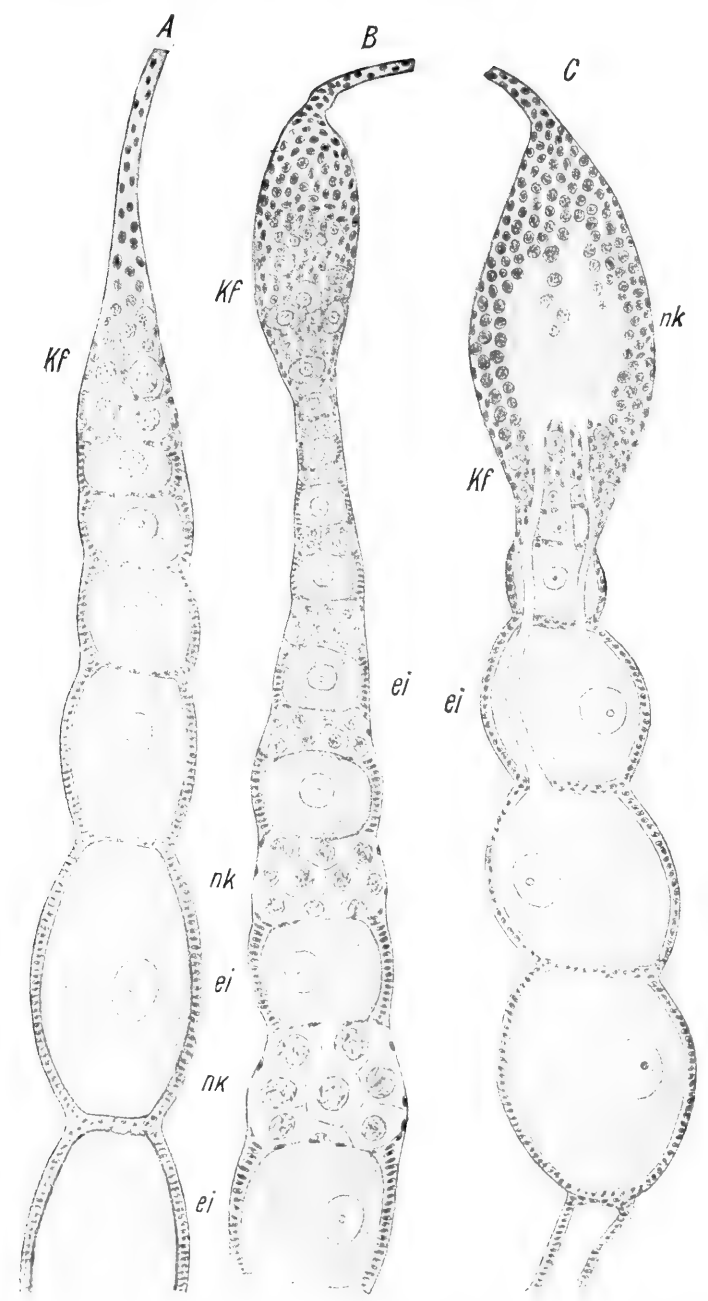


Fig. 270. Insekteneiröhren in schematischer Darstellung. A ohne Nährkammern (Orthopteren), B mit mehrfachen Nährkammern (Coleopteren). *ei* Eifächer, *kf* Keimfach, *nk* Nährkammern. C mit verbindenden Plasmasträngen (Hemipteren). (Nach Korschelt und Heider).

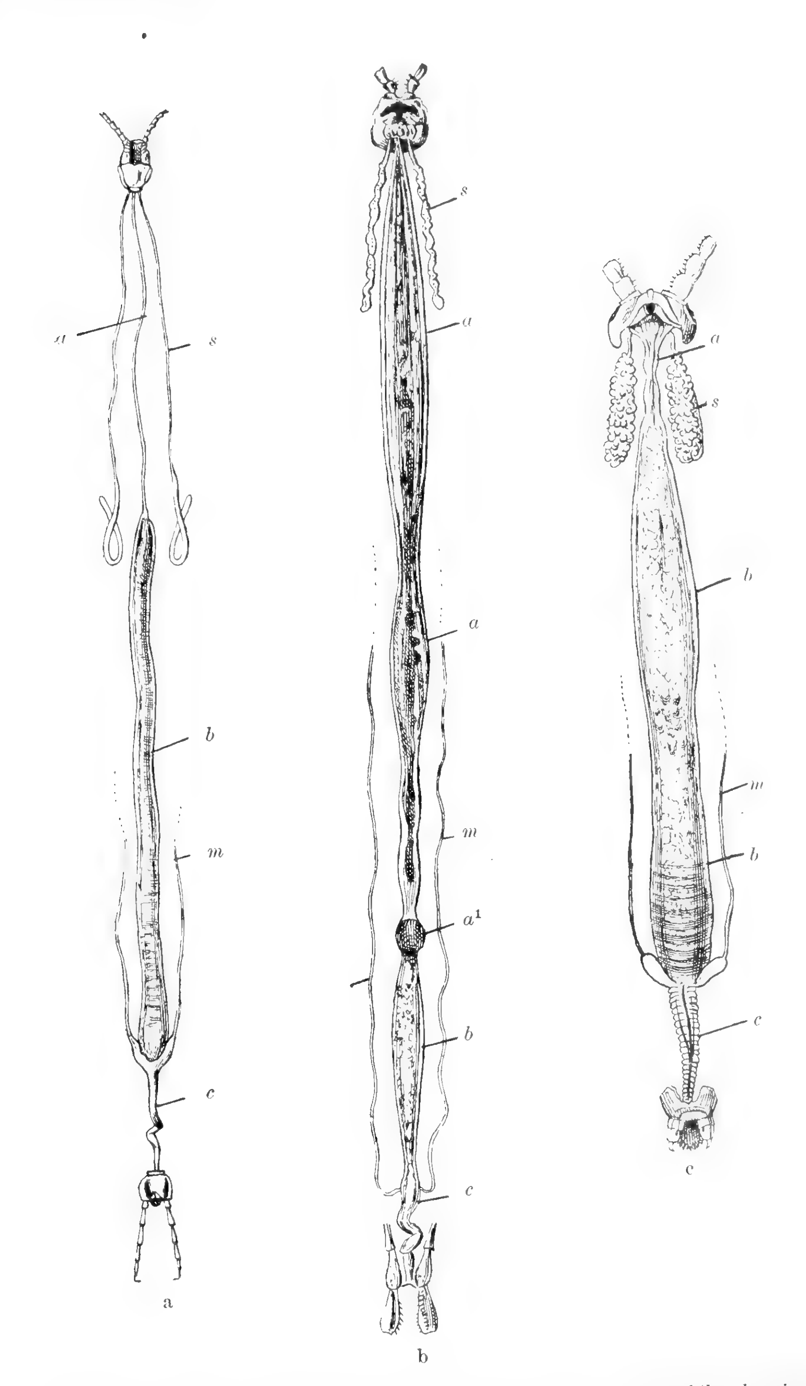


Fig. 271. **Verdauungskanal verschiedener Myriapoden.** a *Geophilus longicornis*, b *Cryptops Savignyi*, c *Lithobius forficatus*. *a* Vorderdarm, *a*[1] Kaumagen, *b* Mitteldarm, *c* Enddarm, *s* Speicheldrüsen, *m* MALPIGHIsche Gefäße (nach PLATEAU).

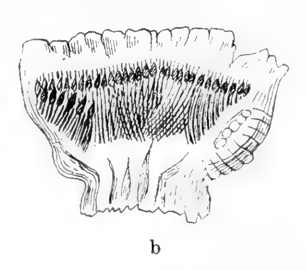
eine fortwährende Auflösung von Nährzellen statt, deren Substanz durch die Verbindungsstränge den Eiern zugeführt wird.“ (Korschelt und Heider.)

Anhang: Die Myriapoden.

A. Anatomisches.

Den Insekten schließen sich nach Bau und Funktion des Verdauungsapparates die Myriapoden unmittelbar an. Wie dort, zerfällt auch hier der Nahrungskanal in drei Abschnitte: Vorder-, Mittel- und Enddarm, und durchzieht in der Regel in gerader Richtung den Körper vom Kopf zum Anus (Fig. 271). Nur selten (*Glomeris*) bildet der Mitteldarm eine Schlinge. Den weitaus größten Teil des Körpers nimmt in der Regel der Magendarm (Mitteldarm) ein, dem wie bei den Insekten sowohl die Sekretion des Verdauungssaftes zufällt, wie auch die Resorption der Verdauungsprodukte. Von drüsigen Anhängen finden sich außer Malpighischen





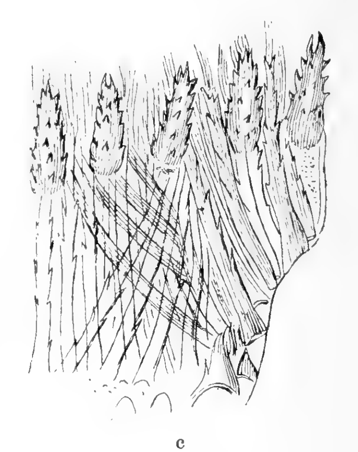


Fig. 272. *Cryptops Savignyi.* a Kaumagen mit eingeschlossenen Teilen einer Spinne. b Kaumagen eröffnet, um die Chitinborsten und Stacheln zu zeigen. c Ein Teil der Fig. b, stärker vergrößert (nach Plateau).

Gefäßen, die an der Grenze von Mittel- und Enddarm münden, immer ein Paar sehr lange, schlauchförmige Speicheldrüsen, denen sich in manchen Fällen (*Iulus*) noch traubig gebaute Drüsen rings um den Vorderdarm anschließen. Dieser erscheint meist kurz und verhältnismäßig weit (aber immer enger als der Mitteldarm) (*Lithobius, Iulus, Glomeris, Polydesmus,* Fig. 271), bisweilen aber sehr lang und dabei von kapillarer Enge (*Himantarium, Geophilus*). Bei *Cryptops* erscheint er umgekehrt bei großer Länge sehr weit, so daß eine Art Kropf entsteht, der auch in ganz ähnlicher Weise fungiert, wie der entsprechende Abschnitt des Verdauungskanales vieler Insekten (karnivore Käfer, Orthopteren). In diesem Falle findet sich auch zwischen Vorder- und Mitteldarm eine Art „Kaumagen“ entwickelt, dem aber wohl hauptsächlich die Bedeutung eines Filterapparates zukommt. Seine Wand ist sehr muskulös, und im Innern finden sich zahlreiche Chitinborsten und dornige Spitzen, welche sich von der Cuticula erheben und sämtlich gegen den Vorderdarm hin gerichtet sind. (Fig. 272 a, b, c.) Eine solche Einrichtung fehlt den anderen Myriapoden gänzlich.

Die Mundwerkzeuge sind denen der Insekten im allgemeinen ähnlich gebildet (vergl. A. Lang, Lehrb. der vergl. Anat. der Wirbellosen, 1. Aufl., p. 461).

Ueber die äußere Form der beiden „Speicheldrüsenschläuche“ geben die beistehenden Abbildungen genügenden Aufschluß. Ihr histologischer Bau ist

sehr einfach, indem die auskleidenden Drüsenzellen sich radiär um das Lumen ordnen. Bei *Iulus* und *Polydesmus* finden sich neben diesen tubulösen noch zwei traubige Drüsen. Die eine liegt vorn im Kopfe (Fig. 273), die andere umgibt als eine mächtig entwickelte Drüsenmasse den Vorderdarm und mündet mit paarigen Ausführgängen zwischen den Mandibeln und dem Hypopharynx. Die „Kopfdrüse“ füllt den Raum zwischen den Seitenlappen des Gehirnes und wird mehrfach von Muskeln durchbohrt, die den Vorderdarm dorsal am Kopfdache befestigen. Ihre paarigen Ausführungsgänge beginnen tief in der Drüsenmasse und münden in den dorsalen Teil der Mundhöhle. Den feineren Bau des Darmes hat PLATEAU bei den von ihm untersuchten Formen nur unzulänglich beschrieben, und auch in der späteren Literatur finden sich speziell über das Mitteldarmepithel nur wenige Angaben. Nach EFFENBERGER (62) besteht es bei *Polydesmus* aus zylindrischen sechskantigen Zellen, die ziemlich dünn, dafür aber um so höher sind. Nach dem Darmlumen hin haben sie eine gemeinsame Hülle ausgeschieden, die eine beträchtliche Dicke besitzt. (Es ist diese Schicht nicht zu verwechseln mit der Chitincuticula des Vorder- und Enddarmes.) Dicht unter dieser Schicht hat das Plasma der Darmepithelzellen eine konsistente Beschaffenheit und erscheint

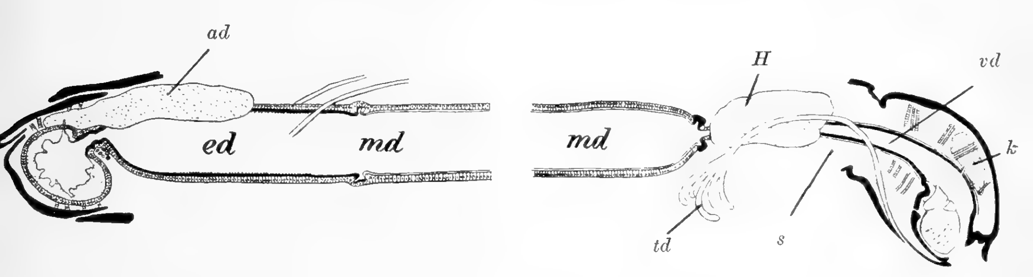


Fig. 273. *Polydesmus complanatus.* Schematische Darstellung des ganzen Darmkanales. *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *k* Kopfspeicheldrüse, *H* hintere Speicheldrüse, *td* tubulöse Drüse, *s* wahrscheinlicher Ausführgang der hinteren Speicheldrüse, *ad* Afterdrüse (nach EFFENBERGER).

stark getrübt. Der mittlere Abschnitt der Zellen zeigt eine sehr charakteristische schaumige Struktur, die den Eindruck macht, „als sei eine Unzahl winziger, wasserheller Tröpfchen darin enthalten“. Darauf folgt wieder eine dichtere Zone mit dem von einem deutlichen Hof umgebenen Kern.

B. Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Die Myriapoden sind zumeist auf tierische Nahrung angewiesen (*Lithobius*, *Cryptops*, *Himantarium*), doch gibt es auch Formen, welche sich ausschließlich vegetarisch ernähren (*Iulus*, *Polydesmus*, *Glomeris*). *Lithobius forficatus* führt ein nächtliches, sehr räuberisches Leben und verzehrt nur lebende Tiere, hauptsächlich Fliegen und Mücken, die er bei seinen Wanderungen auf Gras und niedrigen Kräutern überrascht. Schon M. LUDWIG KOCH (116 a) hat davon eine Beschreibung gegeben, desgleichen PLATEAU (193). Die Art, wie sich diese Myriapoden ihrer Beute bemächtigen, ist sehr charakteristisch. Nachdem die letztere mit den Kieferzangen gefaßt ist, wobei offenbar ein rasch tötendes giftiges Sekret entleert wird, nimmt das Tier beim Fressen infolge der Lage des Mundes an der Unterseite des Kopfes eine sehr auffallende Stellung ein (Fig. 274), indem der Kopf mit den drei ersten Segmenten des Thorax in einem

Winkel von 45° erhoben wird. Die Fliege wird fast vertikal mit dem Hinterleib nach oben gerichtet gehalten, wobei ausschließlich die Zangen beteiligt sind. Die Kieferfüße (Palpen) machen dabei lebhafte Bewegungen. Das Fressen erfolgt sehr rasch, und kann eine Fliege in 5 Minuten verzehrt sein. Ein eigentliches Kauen erfolgt nicht, man findet unmittelbar nach Bendigung des Fressens verhältnismäßig große (0,5 mm) Stücke der Nahrung im Darm. Fast regelmäßig werden zugleich auch beträchtliche Mengen von Erde und Sandkörnchen verschluckt, was auch bei anderen Myriapoden Regel zu sein scheint.

Aeußerst gefräßig und ausgeprägt karnivor sind auch die Arten der Gattung *Cryptops*, die zumeist ein unterirdisches Leben führen und sich von jungen Regenwürmern, deren Borsten sich oft in enormer Menge im Darm finden, kleinen Milben und Spinnen ernähren, aber auch ihresgleichen nicht verschonen. (Fig. 275.)

Die außergewöhnliche Enge des Oesophagus bei den Geophiliden (*Himantarium*, *Geophilus*) weist schon darauf hin, daß hier nur sehr kleine, fast mikroskopische Tiere als Nahrung in Betracht

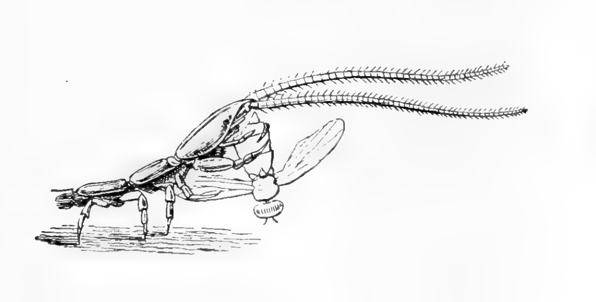




Fig. 274.

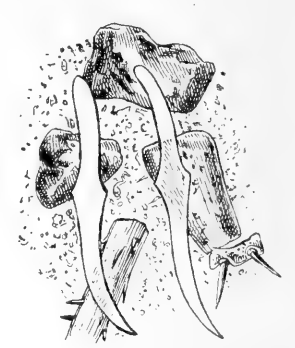


Fig. 275.

Fig. 274. *Lithobius forficatus*, eine Fliege verzehrend (nach Plateau).

Fig. 275. *Cryptops Savignyi*. Mitteldarminhalt, aus Sandkörnchen, Teilen von Arthropoden und Borsten des Regenwurmes bestehend (nach Plateau).

kommen können. Plateau fand im Darminhalt hauptsächlich Haare von Springschwänzen. (Es dürfte sich hier wohl auch um einen Fall von extraintestinaler Verdauung handeln. B.)

Die phytophagen Myriapoden ernähren sich teils von in Zersetzung begriffenen Pflanzenteilen (*Iulus*, *Polydesmus*), teils auch von lebendigen niederen Pflanzen, namentlich Moos (*Glomeris*). (Plateau.) Nach Effenberger besteht die Nahrung der Polydesmiden aus abgestorbenen Blättern, faulem Holz und anderen pflanzlichen Produkten. Im Darmkanal fand er bei mikroskopischen Untersuchungen stets kleinste Holzteilchen, die meist sehr reich mit Erdpartikelchen untermischt sind. Jedenfalls passiert eine im Verhältnisse zur Körpergröße des Tieres nicht unbeträchtliche Erdmenge den Darmkanal. Man findet in den Terrarien, in denen man längere Zeit Polydesmiden gehalten hat, den Boden mit einer Schicht lockeren Erd- und Humusbodens bedeckt, eine Erscheinung, die auf eine der der Regenwürmer ähnliche Tätigkeit dieser Tiere hinzuweisen scheint.

Was nun den eigentlichen Verdauungsvorgang betrifft, so vollzieht sich derselbe, abgesehen von *Cryptops*, hauptsächlich im Mitteldarm, welcher aber auch in jenem Falle das wirksame Sekret liefert. Die verschluckten Nahrungsteile, die bei den phytophagen Formen ähnlich wie auch bei Raupen, den Darm in Form kleiner, meist reihenweise geordneter Streifchen erfüllen, findet man getränkt mit einer gelblichen oder braunen Flüssigkeit von neutraler oder zuweilen schwach alkalischer Reaktion, die als eine Absonderung des Mitteldarmepithels aufzufassen ist. Bezüglich der Reaktion macht *Iulus* eine bemerkenswerte Ausnahme, indem hier der Darminhalt schwach sauer reagiert. PLATEAU hat bei *Lithobius* mit Erfolg auch künstliche Verdauungsversuche angestellt, indem er den Darminhalt in Uhrgläschen entleerte und mit Muskelfasern vermischte, welche sehr bald erweicht und zerfallen waren. Von anderen Sekreten kommt nur noch der „Speichel“ in Betracht, der eine farblose, neutrale oder schwach alkalische Flüssigkeit darstellt, die, wie PLATEAU zeigte, bei *Lithobius* und *Himantarium* auf Stärke nicht einwirkt. Bei *Cryptops* scheint die Verdauung sich in der Hauptsache, ähnlich wie bei karnivoren Käfern, in dem hier sehr langen und weiten Vorderdarm zu vollziehen, wo sich die Nahrungsteile dementsprechend längere Zeit aufhalten. Sie unterliegen hier der Einwirkung des Mitteldarmsekretes, welches durch den „Kaumagen“ hindurch in den „Kropf“ filtriert. Die unverdaulichen Reste der Nahrung werden ähnlich wie bei den Insekten in eine chemisch sehr widerstandsfähige Membran eingehüllt (wenigstens bei den karnivoren Formen) und schließlich in Form kleiner, rundlicher Massen entleert.

Literatur.

Insekten und Myriapoden.

1. ***Adlerz, E.***, *Om digestionssecretionen jemte några dermed sammenhängende fenomen hos Insecter och Myriapoder. Bih. K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 16 (1890), Afd. 4, No. 2.*
2. ***Anthony, J.***, *The suctorial organs of the blow fly. The Monthly micr. Journ., Vol. 9 (1878).*
3. ***Balbiani, E. G.***, *Sur la structure du noyau des glandes salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz., No. 99 (1881).*
4. — *Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. de Zool. expér., (2) T. 8 (1890).*
5. ***Barfurth, C. G.***, *Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sogenannten Sarkoplasten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29 (1897).*
6. ***Basch, S.***, *Untersuchungen über das chylopoetische und uropoetische System der Blatta orientalis. Sitz.-ber. der Wiener Akad., math.-nat. Klasse, Bd. 33 (1858), p. 234.*
7. ***Bataillon, E.***, *Quelques mots sur la phagocytose musculaire à propos de la réponse de M. Metschnikoff à ma critique. Compt. rend. Soc. Biol., 1892, No. 13.*
8. ***Beauregard, H.***, *Sur la digestion chez les Vésicants. Compt. rend. de l'Assoc. française pour l'Avancement des Sc. 16. session, Toulouse, Part. 2 (1887), p. 662.*
9. — *Structure de l'appareil digestif des Insectes de la tribu des Vésicants. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 99 (1884).*
10. ***Becher***, *Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 45 (1882).*
11. ***Berger, B.***, *Ueber die Widerstandsfähigkeit der Tenebriolarven gegen Austrocknung. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907), p. 607.*
12. ***Berlese, A.***, *Ricerche sugli organi e sulla funzione della digestione negli acari. Rivista di Patologia vegetale, Anno 5 (1896), p. 141 f.*

13. ***Biedermann, W.***, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Pflügers Arch., Bd. 72 (1898), p. 105.*
14. — *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktionen der sogenannten Leber der Mollusken. Pflügers Arch., Bd. 75 (1899), p. 43.*
15. ***Bizzozero, J.***, *Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 44 (1893).*
16. ***Blanchard, E.***, *Circulation du sang et nutrition des Insectes. Ann. Sc. nat., Zool., (3) T. 15 (1851), p. 371.*
17. ***Bogdanow, A. E.***, *Ueber das Züchten der Larven der Fleischfliege (Calliphora) in sterilisierten Nährmitteln. Pflügers Arch., Bd. 113 (1906).*
18. ***Bonnet, Ch.***, *Mémoire sur la grande chenille à que fourchue du soule etc. Mém. math. des Savants étrangers, T. 7 (1779).*
19. ***Bordas, L.***, *Anatomie des glandes salivaires des Hymenoptères de la famille des Ichneumonides. Zool. Anz., 1894.*
20. — *Glandes salivaires des Apides. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 119 (1894).*
21. — *Étude sur l'armature masticatrice du gésier chez les Blattidae et les Gryllidae. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 123, p. 271.*
22. ***Bouchardat, J.***, *De la digestion chez le ver à soie. Compt. rend. Acad. Paris, T. 31 (1850), p. 577.*
23. — *De la digestion chez le ver à soie. Rev. et Mag. de Zool., (2) T. 3 (1851).*
24. ***Breitenbach, W.***, *Vorläufige Mitteilung über einige neue Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 14 (1877).*
25. — *Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15 (1878).*
26. — *Ueber Schmetterlingsrüssel. Entomolog. Nachr., 5. Jahrg. (1879).*
27. — *Ueber die Funktion der Saftbohrer der Schmetterlingsrüssel. Entomolog. Nachr., 6. Jahrg. (1880).*
28. — *Der Schmetterlingsrüssel. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 15 (1881).*
29. — *Ueber die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge. Arch. f. Naturgesch., 52. Jahrg. (1886).*
30. ***Breithaupt, P. F.***, *Ueber die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge. Inaug.-Diss. Leipzig, 1886 und Arch. f. Naturgesch., 1886.*
31. ***Briant, T. J.***, *On the anatomy and fonctions of the tongue of the honey-bee. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 17 (1884).*
32. ***v. Brücke, E. Th.***, *Ueber die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Engelmanns Arch. f. Anat. u. Physiol., 1908.*
33. — *Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1909.*
34. ***de Bruyne, C.***, *Contribution à l'étude de la phagocytose. I. Arch. de Biol., T. 14 (1896).*
35. — *Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. d. Biol., T. 15 (1898).*
36. ***Burgess, E.***, *The anatomy of the head and the structure of the maxilla in the Procidae. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 14 (1878).*
37. ***Burmeister***, *Handbuch der Entomologie, Berlin 1832.*
38. ***Büsgen, M.***, *Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Jen. Ztschr., Bd. 25 (1891).*
39. ***Chatin, J.***, *Morphologie comparée des pièces maxillaires, mandibulaires et labiales chez les Insectes broyeurs, Paris 1884.*
40. ***Cholodkowsky, N.***, *Zur Frage über den Bau und über die Innervation der Speicheldrüsen der Blattiden. Horae Soc. ent. Ross., Vol. 16 (1881).*
41. ***Christophers, S.***, *The anatomy and histology of the adult femal Mosquito. Reports to the Malaria Committee of the Roy. Soc. London (Ser. 4), 1901.*
42. ***Cornalia, E.***, *Monografia del Bombice del gelso (Bombyx mori). Mem. d. Real Istituto lombardo d. Sc., Lettere ed Arti, Vol. 6 (1856).*
43. ***Cuénot, E.***, *La région absorbante dans l'intestin de la Blatte. Critique d'un travail de Metalnikoff. Arch. de Zool. expér., (3) T. 6 (1898), Notes 65.*
44. — *Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. de Biol., T. 14 (1895), p. 293.*
45. ***Davy, J.***, *Note on the excrements of certain insects. Edinburgh N. Philos. Journ., Vol. 40 u. 45 (1846/48).*
46. — *Some observations on the excrements of Insects. Transact. Ent. Soc. London, (2) Vol. 3 (1854).*

47. **Deegener, P.**, *Anmerkung zum Bau der Regenerationscrypten des Mitteldarmes von Hydrophilus. Zool. Anz., Bd. 25 (1902).*
48. — *Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Teil. (Deilephila euphorbiae.) Arch. f. Naturgesch., 75. Jahrg., Bd. 1 (1909), p. 71.*
49. **Dewitz, H.**, *Die Mundteile der Larve von Myrmeleon. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, 1881.*
50. **Dimmock, G.**, *The anatomy of the mouth-parts and of the sucking apparatus of some Diptera. Inaug.-Diss. Leipzig, 1881.*
51. **Doflein, F.**, *Die Pilzkulturen der Termiten. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 1905, p. 140.*
52. — *Ostasienfahrt. Erlebnisse eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon, Leipzig 1906.*
53. **Dönhoff, E.**, *Ein Wachsspaltungsferment im Darm der Larve der Wachsmotte. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1882, p. 163.*
54. **Doyère, L.**, *Note sur le tube digestif des Cigales. Ann. de Sc. nat., Zool., (2) T. 11 (1839).*
55. **Dubois, R.**, *Leçons de physiologie générale et comparée, Paris 1898.*
56. **Dufour, L.**, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. des Savants étrang. à l'Acad. de Sc., T. 4 (1833).*
57. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères les Hyménoptères et les Neuroptères. Mém. des Savants étrang. à l'Acad. de Sc., T. 7 (1841).*
58. — *Études anatomiques et physiologiques sur une mouche. Mém. des Savants étrang. à l'Acad. de Sc., T. 9 (1846).*
59. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. des Savants étrang. à l'Acad. de Sc., T. 11 (1851).*
60. **Eberli, J.**, *Untersuchungen an Verdauungstracten von Gryllotalpa. Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Ges. in Zürich, 37. Jahrg. (1892).*
61. **Edwards, H. Milne**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomique comparée, 14 vols, Paris 1857—1881.*
62. **Effenberger, W.**, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Inaug.-Diss. Jena, 1908.*
63. **Emery, C.**, *Ueber den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 46 (1888).*
64. **Engelmann, Th. W.**, *Ueber Drüsennerven. Pflügers Arch., Bd. 24 (1881).*
65. **Erlenmeyer, E.**, *und* **v. Planta-Reichenau, A.**, *Chemische Studien über die Tätigkeit der Bienen. Eichstädter Bienenzeitung, Bd. 34 (1878), p. 181, und Bd. 35 (1879), p. 155.*
66. **Escherich, K.**, *Ueber das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers. Biol. Ctbl., Bd. 20 (1900).*
67. — *Die Ameise, Braunschweig, (Vieweg & Sohn), 1906.*
68. — *Die Termiten, Leipzig (Klinkhardt) 1908.*
69. **Fabre, J. H.**, *Souvenirs entomologiques, Paris (Ch. Delagrave).*
70. **Faussek, V.**, *Beiträge zur Histologie des Darmkanales der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 45 (1887).*
71. **Frenzel, Joh.**, *Einiges über den Mitteldarm der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26 (1885), p. 287.*
72. — *Ueber Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve von Tenebrio molitor. Berliner Entomol. Ztschr., Bd. 26 (1882), p. 267.*
73. — *Die Saftentleerung der Schmetterlinge nach deren Ausschlüpfen. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 579.*
74. — *Ueber den Mitteldarm von Artemia salina. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 5 (1892), p. 249.*
75. **Fritze, A.**, *Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. 4 (1888).*
76. **Gazagnaire, J.**, *Des glandes salivaires dans l'ordre des Coléoptères. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 102 (1886), p. 772.*
77. **Van Gehuchten**, *Le mécanisme de la sécrétion dans l'intestin d'une larve de Diptère. Verhandl. d. 10. internat. med. Kongr., Bd. 2 (1890).*
78. — *Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. La Cellule, T. 9 (1892).*
79. — *Le mécanisme de la sécrétion. Anat. Anz., 6. Jahrg., p. 12—25.*
80. — *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule, T. 6 (1890), p. 184.*
81. **Geise, O.**, *Die Mundteile der Rhynchoten. Inaug.-Diss. Leipzig, 1883, und Arch. f. Naturgesch., Bd. 44 (1883).*

82. **Gerstfeld, G.,** *Ueber die Mundteile der saugenden Insekten, Dorpat 1853.*
83. **Gleichen, W. F.,** *Geschichte der gemeinen Stubenfliege, Nürnberg 1764.*
84. **Gorka, S.,** *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allgem. Ztschr. f. Entom., 1901, p. 339.*
85. **Graber, V.,** *Zur näheren Kenntnis des Proventriculus und der Appendices ventriculares bei den Grillen und Laubheuschrecken. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 59 (1869), Abt. 1, p. 29.*
86. — *Ueber die Ernährungsorgane der Insekten etc. Mitteil. d. Naturw. Vereins f. Steiermark, Graz, Bd. 2 (1871).*
87. — *Verdauungssystem des Prachtkräfers. Mitteil. d. naturw. Vereins f. Steiermark, 1875.*
88. — *Die Insekten, I und II, München (Oldenbourg) 1877—79.*
89. — *Ueber den Schlundmechanismus der Arthropoden. Amtl. Ber. d. 50. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte München 1877.*
90. **Grassi, B.,** *Die Malaria, 2. Aufl., Jena (G. Fischer) 1901.*
91. **Hecht,** *Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un diptère. (Microdon mutabilis.) Arch. de Zool. expér., 1899.*
92. **Henneguy, L. F.,** *Les Insectes, Paris, Masson (1904). (Mit ausführlichem Literaturverzeichnis.)*
93. **Henseval, M.,** *Les glandes à essence du Cossus ligniperda. La Cellule, T. 12 (1897).*
94. — *Recherches sur l'essence du Cossus ligniperda. La Cellule, T. 12 (1897).*
95. **Hertwig, R.,** *Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl., Jena (G. Fischer) 1900.*
96. **Hofer, Bruno,** *Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüse von Blatta. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 51 (1887).*
97. **Holtermann,** *Die anbauenden Termiten. Botan. Untersuchungen, Festschrift Schwendener, 1899.*
98. **Holtz, H.,** *Von der Sekretion und Absorption der Darmzellen bei Nematus. Anat. Hefte, Merkel-Bonnet, Bd. 39 (1909), Heft 3, p. 683.*
99. **Horvath, G.,** *Die Exkremente der gallenbewohnenden Aphiden. Wiener Entom. Ztg., Jahrg. 6, p. 249.*
100. **Hubbard, G.,** *The Ambrosia beetles of the United States. U. S. Dep. Agric. Dir. Entomology, 1897, Bull. 7.*
101. **Huber, J.,** *Ueber Koloniegründung bei Atta sexidens. Biol. Ctbl., Bd. 25 (1905), p. 626.*
102. **Hunt, E.,** *The proboscis of the blow fly. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 4 (1856).*
103. **Jordan, H.,** *Ueber extraintestinale Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910), p. 85.*
104. **Jousset de Bellesme,** *Physiologie comp. Rech. expér. sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte, Paris 1876.*
105. — *Travaux orig. de Physiologie comp. T. 1. Insectes. Digestion, métamorphose, Paris (Ger.-Baillière), 1878.*
106. — *Recherches sur la fonction des glandes de l'appareil digestif des Insectes. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 82 (1876), p. 97.*
107. — *Réponse à la réclamation de F. Plateau au sujet de la digestion des Insectes. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 82 (1876), p. 461.*
108. **Karawaiew, W.,** *Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanales der Larve von Anobium paniceum. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1899).*
109. **Kellner, O.,** *Chemische Untersuchungen über die Entwicklung und Ernährung des Seidenspinners. Landw. Versuchsstationen, Bd. 30 (1884), p. 59.*
110. **Kellogg, V. L.,** *The mouth-parts of the Lepidoptera. Amer. Nat., Vol. 29 (1895).*
111. **Kirbach, P.,** *Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Zool. Anz., 4. Jahrg. (1883).*
112. — *Ueber die Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Arch. f. Naturgesch., 1884.*
113. **Kirby, W. F.,** *und* **Spence,** *Einleitung in die Entomologie, Deutsch von Oken, Bd. 1—3 (1815—28).*
114. **Knüppel, A.,** *Ueber Speicheldrüsen von Insekten. Wiegmanns Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 52 (1887), p. 269—303.*
115. **Kobert, R.,** *Ueber einige Enzyme wirbelloser Tiere. Pflügers Arch., Bd. 99 (1903).*
116. **Kolbe, H. J.,** *Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.*
116a. **Koch, L.,** *Die Myriapodengattung Lithobius, Nürnberg 1862.*
117. **Korotneff, A.,** *Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Ctbl., Bd. 12 (1892).*
118. **Korschelt, E.,** *Ueber die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von Chironomus plumosus. Zool. Anz., 1884.*

118a. **Korschelt** und **Heider**, *Lehrb. der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil, Jena (G. Fischer).*
119. **Kowalewsky**, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1889), p. 46.*
120. — *Beitrag zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 45 (1887).*
121. **Kraepelin, K.**, *Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Ztsch. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1884).*
122. — *Ueber die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz., 1882.*
123. **Krukenberg, F. W.**, *Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsprozesse. Unters. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1878), p. 1.*
124. — *Nachträge zu meinen vergleichend-physiologischen Untersuchungen über die Verdauungsvorgänge. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 5. Abt., 1881, p. 64.*
125. **Künckel d'Herculais, J.**, *Recherches sur les organes de sécrétion chez les Insectes de l'ordre des Hémiptères. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 63 (1866), p. 433.*
126. — *Du siège de la gustation chez les Insectes diptères. Constitution anatomique et physiologique de l'épipharynx et de l'hypopharynx. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 95 (1881).*
127. **Kupffer**, *Ueber die Speicheldrüsen von Blatta orientalis und ihre Nerven. Beitr. z. Anat. u. Physiol., Festgabe für C. Ludwig, Leipzig 1875.*
128. **de Lacaze-Duthiers, H.**, et **Riche, A.**, *Mémoire sur l'alimentation de quelques Insectes gallicoles. Ann. Sc. nat., (4) T. 2 (1854).*
129. **Lambrecht, A.**, *Der Verdauungsprozeß der N-reichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen, in den dazu geschaffenen Organen. Bienenwirtschaftl. Ctbl., 8. Jahrg. (1872).*
130. **Lampert, K.**, *Das Leben der Binnengewässer, Leipzig (Tauchnitz) 1907—09.*
131. **Landois, L.**, *Anatomie des Hundeflohs (Pulex canis). Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 33 (1866/67).*
132. — *Anatomie der Bettwanze. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 18 und 19 (1868—1869).*
133. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 1. Aufl., Jena (G. Fischer) 1888—94.*
134. **Langhoffer, A.**, *Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren, Jena, Diss. 1888.*
135. **Léger** et **Duboscq**, *Notes biologiques sur les grillons. II. Cristalloïdes intranucléaires. Arch. de Zool. expér., (3) T. 7 (1899).*
136. — *Notes biologiques sur les grillons. IV. Sécrétions intestinales. Arch. de Zool. expér., (3) T. 8 (1900).*
137. **Lemoine, V.**, *Évolution biologique d'un Hyménoptère parasite de l'Aspidiotus du Laurier rose. Compt. rend. Soc. Biol., (8) T. 5 (1888).*
138. **Leon, N.**, *Disposition anatomiques des organes de succion chez les Hydrocores et les Geocores. Bull. Soc. de Méd. et Natur. de Jassy, 1888.*
139. — *Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hemipteren. Diss. Jena, 1888.*
140. **Leuckart, R.**, *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches. Vergl. Anat. u. Physiol., Stuttgart 1852.*
141. — und **Frey**, *Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Tiere, Leipzig 1847.*
142. **Leydig, F.**, *Anatomisches und Histologisches über die Larve von Corethra plumicornis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851).*
143. — *Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1855.*
144. — *Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1859.*
145. — *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Insekten, 1887.*
146. **Libermann, L.**, *Tier-Dextran, ein neuer gummiartiger Stoff in den Exkrementen einer Blattlaus. Pflügers Arch., Bd. 40 (1887), p. 454.*
147. **v. Linden, Gräfin M.**, *Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. I. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903).*
148. — *Die Assimilationsfähigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Suppl. 1906.*
149. **Loew, H.**, *Ueber die Bedeutung des sogenannten Saugmagens bei den Zweiflüglern. Stettiner Entom. Ztg., 1843, p. 114.*
150. **Loos, E.**, *Ueber die Beteiligung der Leukocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschlarvenschwanze, Leipzig 1889.*
151. **Lowne, B.**, *Anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly, 2 vols., London 1880—1891.*
152. **Macloskie, G.**, *Kraepelins Proboscis of Musca. Amer. Naturalist, Vol. 18 (1884).*
153. — *The proboscis of the house fly. Amer. Naturalist, Vol. 14 (1880), March, p. 153.*

154. **Marcel de Serres,** *Observations sur les usages de diverses parties du tube intestinal des insectes. Ann. du Mus. d'Hist. naturelle, T. 20 (1813), mit zahlr. Abbildgn.*
155. **Mark, E. L.,** *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13 (1876).*
156. **Mayer, P.,** *Anatomie von Pyrrhocoris apterus. Reichert und du Bois, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1874/75.*
157. **Mayer, Sigm.,** *Die sogenannten Sarkoplasten. Anat. Anz., Bd. 1 (1886).*
158. — *Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Ztschr. f. Heilk., Prag, Bd. 13 (1887).*
159. **Meckel, H.,** und **Hemsbach,** *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med., 1846.*
160. **Meinert, Fr.,** *Om mundens bygning hos larverne of Myrmeleontiderne, Hemerobierne og Dytiscerne. Videnskab. Medd. fra den naturhist. Foren. i Kjöbenhavn, 1879—1880.*
161. — *Sur la conformation de la tête et sur l'interprétation des organes buccaux chez les Insectes. Entomol. Tidskr., Vol. 1 (1880).*
162. — *Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz., 1882.*
163. **Menzbier, M. A.,** *Ueber das Kopfskelett und die Mundwerkzeuge der Zweiflügler. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou, T. 5 (1880), p. 55.*
164. **Metschnikoff, E.,** *Embryologische Studien an Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 16 (1866).*
165. — *Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. 5 (1883).*
166. — *Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbeltiere. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883).*
167. — *Leçons sur la pathologie camparée de l'inflammation, Paris (Masson) 1892.*
168. **Miall** and **Denny,** *Studies in comparative Anatomy. 3. The structure and life history of the Cokroach (Periplaneta orientalis), London and Leeds 1886.*
169. **Mingazzini, P.,** *Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 9 (1889).*
170. **Möbusz, K.,** *Ueber den Darmkanal der Anthrenus-Larve. Arch. f. Naturgesch., 1897.*
171. **Möller, Alfr.,** *Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen, Jena (Fischer) 1893.*
172. **Moravitz,** *Quaedam ad anatomiam Blattae germanicae pertinentia, Dorpat 1853.*
173. **Muhr, J.,** *Die Mundteile der Orthoptera. Jahrb. „Lotos", Prag 1877.*
174. **Müller, Fritz,** *Ein Käfer mit Schmetterlingsrüssel. Kosmos, Bd. 10 (1881), p. 57.*
175. — *Ueber die angebliche Afterlosigkeit der Bienenlarven. Zool. Anz., 1881.*
176. **Müller, Herm.,** *Die Entwicklung der Blumentätigkeit der Insekten. Kosmos, 5. Jahrg. (1881).*
177. **Nagel, W.,** *Ueber eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896).*
178. — *Die niederen Sinne der Insekten, Tübingen (Pietzker) 1892.*
179. — *Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn. Bibl. Zool. von Leuckart u. Chun, Heft 18, 1894.*
180. **Needham, E.,** *The digestive epithelium of Dragonfly nymphes. Zool. Bulletin, Vol. 1 (1897).*
181. **Neger, F. W.,** *Die pilzzüchtenden Bostrychiden. Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch., 6. Jahrg. (1908).*
182. — *Ambrosiapilze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26 (1908), p. 735.*
183. — *Ambrosiapilze. II. Die Ambrosia der Holzbohrkäfer. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27 (1909). p. 372.*
184. **Pagenstecher, J.,** *Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. Ztschr. f. wiss. Zool.. Bd. 14 (1864).*
185. **Pantel, J.,** *Thrixion Halidayanum. Essai monographique sur les charactères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite. La Cellule, T. 15 (1898).*
186. **Peligot, F.,** *Études chimiques et physiologiques sur les vers à soie. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 33 (1851), p. 491; 1852, p. 278.*
187. **Petrunkewitsch, A.,** *Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Histologische und physiologische Studien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontogen., Bd. 13 (1900), 1, p. 171.*
188. **v. Planta, A.,** *Ueber den Futtersaft der Bienen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 12 (1888).*
189. **Plateau, F.,** *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Mém. Acad. Roy. de Belgique, (Sér. 2) T. 41 (1874).*

190. **Plateau, F.**, *Note additionnelle au mémoire sur le sphénomènes de la digestion chez les Insectes. Bull. Acad. Roy. de Belgique, (Sér. 2) T. 44 (1877).*
191. — *Expériences sur le rôle des palpes chez les Arthropodes maxillés. I. Palpes des Insectes broyeurs. Bull. Soc. Zool. France, T. 10 (1885).*
192. — *Die Palpen der nagenden Insekten. Biol. Ctbl., Bd. 6 (1886/87).*
193. — *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Myriapodes de Belgique. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique, T. 42 (1876).*
194. — *Sur la digestion chez les Insectes; remarques à propos d'un travail récent de M. Jousset. Compt. rend. Acad. Paris, T. 82 (1876), p. 340.*
195. — *Notes sur les phénomènes de la digestion chez la Blatte américaine. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, (Sér. 2) T. 41 (1876), p. 1206.*
195a. **Portier, P.**, *Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. I. Digestion de la larve du dytique. II. Digestion des larves de Dytiques d'Hystrobius et d'Hydrophile. Compt. rend. Soc. Biol., T. 65, p. 348, et T. 66 (1910), p. 379.*
195b. **Poulton, E. B.**, *The colours of animals. Internat. scientific. Series 68 (1890).*
196. **Prowazek, S.**, *Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt, Bd. 20 (1904), p. 440.*
197. **Ramdohr, K. A.**, *Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten, Halle 1811.*
198. **Réaumur, R. A. F.**, *Mémoires pour servir à l'histoire nat. des Insectes, Paris 1734—1742, 6 vols.*
199. **van Rees, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb. von Spengel, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 3 (1888).*
200. **Regener, E.**, *Erfahrung über den Nahrungsverbrauch etc. der großen Kiefernraupe, Magdeburg 1865.*
201. **Rengger, C. R.**, *Physiologisehe Untersuchungen über den tierischen Haushalt der Insekten, Tübingen 1817.*
202. **Rengel, C.**, *Zur Biologie des Hydrophilus piceus. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901).*
203. — *Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 62 (1896), p. 1.*
204. — *Ueber die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898).*
205. **Sadones, J.**, *L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. 11 (1896).*
206. **Savigny, J. C.**, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres. I. part. Théorie des organes de la bouche des Crustacées et des Insectes, Paris 1816.*
207. **Schaudinn, F.**, *Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosomen und Spirochäten. Arb. a. d. Kais. Gesundheitsamt Berlin, Bd. 20 (1904).*
208. **Schiemenz, P.**, *Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883), p. 71.*
209. **Schneider, Ant.**, *Ueber den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beitr., Bd. 2 (1887), p. 82.*
210. **Schoenfeld, E.**, *Die physiologische Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.*
211. **Sedlaczek, W.**, *Ueber den Darmkanal der Scolytiden. Ctbl. f. d. ges. Forstwesen, 1902, p. 1.*
212. **de Serres, Marcell**, *Observations sur les Insectes considérés comme ruminans, Paris 1813.*
213. **Sieber, N.**, und **Metalnikow, S.**, *Ueber Ernährung und Verdauung der Bienenmotte (Galleria mellonella). P. A., Bd. 102 (1904), p. 269.*
214. **Simroth, H.**, *Ueber den Darmkanal der Larven von Osmoderma eremita. Giebels Ztschr. f. d. ges. Naturwiss., Bd. 51 (1878), p. 493.*
215. — *Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. Giebels Ztschr. f. d. ges. Naturwiss., Bd. 51 (1878), p. 826.*
216. **de Sinety, E.**, *Recherches sur les Phasmes. La Cellule, T. 19 (1901).*
217. **Sirodot, H.**, *Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Annal. Sc. nat. (4) Zool., T. 10 (1858), p. 161.*
218. **Sitowsky, L.**, *Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1905.*
219. **Smith, J. B.**, *A contribution toward a knowledge of the mouth-parts of the Dipters. Transact. Americ. Phil. Soc., Vol. 19 (1896).*
220. **Strauss, J.**, *Ueber das Vorkommen eines Kohlehydratfermentes bei Lepidopteren und Dipteren in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1908).*
221. **Suckow, F. W. L.**, *Verdauungsorgane der Insekten. Heusingers Ztschr. f. organ. Physik, Bd. 3 (1849).*

222. **Suffolk, W.**, *On the proboscis of the blow fly. Monthly microsc. Journ., Vol. 1 (1869).*
223. **Terre, L.**, *Sur l'histolyse musculaire des Hyménoptères. Compt. rend. Soc. Biol., 1900.*
224. — *Metamorphose et phagocytose. Compt. rend. Soc. Biol., 1900.*
225. **Treviranus, G. R.**, *Ueber das Saugen und das Geruchsorgan der Insekten. Ann. d. Wetterau. Ges., Bd. 3 (1812/1814).*
226. — *Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhaltes, I u. II, Göttingen 1816/1817.*
227. — *Resultate einiger Untersuchungen über den inneren Bau der Insekten (Verdauungsorgane von Cimex rufipes). Ann. d. Wetterau. Ges., Bd. 1 (1809).*
228. **Vallé, L.**, *Sur les glandes salivaires des Muscides et des Piophilides. Arch. de Zool. expér., (3) T. 7 (1899).*
229. **Vangel, E.**, *Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers (Hydrophilus piceus). Természetrajzi Füzetek, Vol. 10 (1896); dasselbe Naturwiss. Hefte, Pest, Bd. 10 (1896).*
230. **Visart, O.**, *Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Artropodi. Atti Soc. Toscana Sc. nat., Vol. 7 (1891).*
231. **Voinov, N.**, *Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et les tissus adipeux des larves des Odonates. Bull. de la Soc. des Sc. de Bucarest, T. 7 (1898), No. 6.*
232. **Wasmann, E.**, *Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1889).*
233. — *Ueber die Lebensweise von Hydrophilus piceus. Natur und Offenbarung, Organ z. Vermittlung zwischen Naturforschen u. Glauben, Münster, Bd. 34 (1888), p. 152.*
234. **Wedde, H.**, *Beiträge zur Kenntnis des Rhynchotenrüssels. Arch. f. Naturgesch., 51. Jahrg., Bd. 1 (1885).*
235. **Weinland, E.**, *Ueber Bildung von Fett aus eiweißartiger Substanz im Brei der Calliphora-Larven. Ztschr. f. Biol., Bd. 51 (1908).*
236. — *Ueber die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege. Ztschr. f. Biol., Bd. 47 (1906).*
237. — *Ueber die Ausscheidung von Ammoniak durch die Larven von Calliphora etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 47 (1906).*
238. **Weismann, A.**, *Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 16 (1866).*
239. — *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 14 (1864).*
240. **Werner, F.**, *Zoologische Miscellen (Die relative Darmlänge bei Insekten und pflanzenfressenden Orthopteren). Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).*
241. **Wertheimer, L.**, *Sur la structure du tube digestif de l'Oryctes nasicornis. Compt. Soc. Biol. Paris, (8) T. 4 (1887), p. 531.*
242. **West, T.**, *The foot of the fly etc. Transact. Linn. Soc. London, Vol. 33 (1861).*
243. **Wilde, K. F.**, *Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Inaug.-Diss. Leipzig, 1877, und Arch. f. Naturgesch., 48. Jahrg., Bd. 1 (1877).*
244. **Witlaczil, E.**, *Zur Anatomie der Aphiden. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. 4 (1882).*
245. — *Der Saugapparat der Phytophthiren. Zool. Anz., 1886.*
246. **Wolff, O. J. B.**, *Das Riechorgan der Biene etc. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 38 (1876).*
247. **Zacharias, J.**, *Einführung in das Tier- und Pflanzenleben des Süßwassers, Leipzig 1891.*

Zehnter Teil.

Die Ernährung der Mollusken.

A. Allgemeine Morphologie.

Ungeachtet der großen morphologischen Differenzen zwischen Arthropoden und Mollusken bestehen doch gerade in bezug auf die Aufnahme und Auswertung der Nahrung manche auffallende Analogien, die sich auch in dem Bau des Verdauungstraktus ausprägen.

„Wo die Molluskenorganisation in allen Teilen wohlentwickelt ist, wie bei den meisten Schnecken, unterscheidet man am Körper vier Abschnitte (Fig. 276). Die Hauptmasse des (ungegliederten, von Haus aus bilateralsymmetrischen) Körpers bildet der Eingeweidesack, in welchem die Muskulatur weniger entwickelt ist, weil sie von der Leber, dem Darm, der Niere und dem Geschlechtsapparat auf eine dünne periphere Lage verdrängt wird. Nach vorn verlängert sich der Eingeweidesack in den Kopf, welcher je nach den Arten durch eine halsartige Einschnürung oder minder scharf gesondert ist und außer dem Munde auch die Fühler und Augen trägt. Nach abwärts schließt sich eine unpaare, dicke Muskelmasse an, der gewöhnlich zur Fortbewegung dienende Fuß. Vom Rücken endlich erhebt sich der Mantel, eine Hautfalte, welche den Körper zum größten Teil umhüllt und ihre besondere Art der Ausbildung besitzt, einerseits bei den Muscheln, andererseits bei den Tintenfischen und Schnecken. Die Muscheln haben eine doppelte Mantelfalte, eine rechte und linke, welche beide von

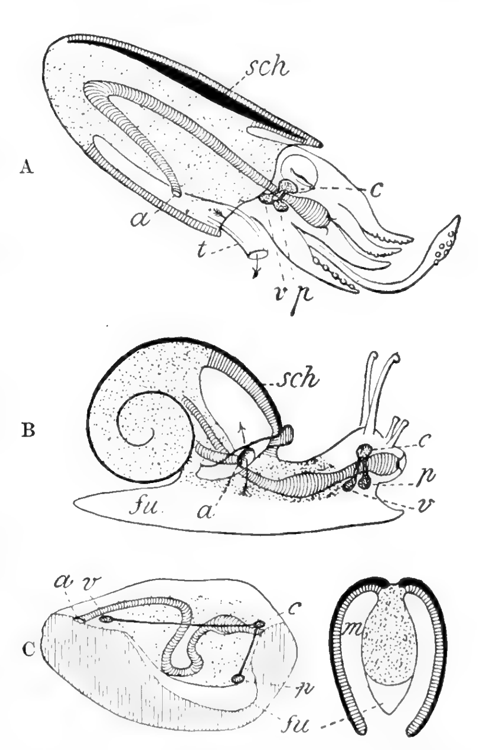


Fig. 276. Schemata der 3 Molluskenklassen: A eines Cephalopoden (*Sepia*), B einer Schnecke (*Helix*) C einer Muschel (*Anodonta*), letztere seitlich und auf dem Durchschnitt. Eingeweideknäuel punktiert, Mantel schraffiert, Schale schwarz. *c* Cerebralganglion, *p* Pedalganglion, *v* Visceralganglion, *a* After, *fu* Fuß, *sch* Schale (nach R. Hertwig).

der dorsalen Mittellinie entspringen und sich nach rechts und links über Fuß und Eingeweidesack ausbreiten; die Cephalopoden und Schnecken dagegen haben eine unpaare Falte, welche von einer nahezu zentral gelegenen Region des Rückens ihren Ursprung nimmt und von hier aus nach allen Richtungen hin dachartig vorspringt oder sich wie eine Kapuze einseitig nach vorn oder hinten über den Körper hinüberlegt.“ (R. Hertwig.)

Bei allen Muscheln fehlt als besonderer Körperabschnitt ein Kopf, bei allen Tintenfischen der Fuß, und endlich bei vielen Schnecken (Nacktschnecken) die Mantelfalte und damit auch die Mantelhöhle und die Schale.

„Die Mollusken haben mit Würmern und Arthropoden die vollständige Trennung der Wandung des Darmkanales von der Körperwand gemein, so daß eine eine ernährende Flüssigkeit führende Leibeshöhle überall vorkommt, aber die Lagerungsverhältnisse des Darmrohres in dieser Leibeshöhle bieten abweichende Verhältnisse dar. Der Darmkanal durchzieht nicht mehr den Körper in geradem Verlauf, so daß das aborale Körperende zugleich das anale ist, sondern bildet meist Schlingen oder bei längerer Ausdehnung Windungen, wobei sein Ende vom aboralen Körperende entfernt liegt.“ (Gegenbauer.)

Wie bei den früher behandelten Tierstämmen unterscheidet man auch bei den Mollusken die gleichen Abschnitte des Darmrohres: 1) Mundhöhle, 2) Schlundkopf oder Pharynx, 3) Vorderdarm (Oesophagus), 4) Mitteldarm (Magen und Dünndarm) und Enddarm (Rectum) mit dem After. Die oft sehr beträchtliche Länge des zwischen Magen und After gelegenen Darmteiles, sowie seine wenigstens für die Cephalopoden sicher erwiesene Bedeutung als Resorptionsorgan berechtigen wohl, ihn als „Dünndarm“ zu bezeichnen und als Rectum nur das eigentliche Endstück anzusprechen. „Wo der Körper dorsalwärts zu dem Eingeweidesack auswächst (viele Gasteropoden, Cephalopoden), tritt zum mindesten der Mitteldarm mit seiner Anhangsdrüse, der sogenannten „Leber“, in diesen Eingeweidesack empor, diesen zum größten Teil ausfüllend. Der Darm bildet dementsprechend bei diesen Tieren eine dorsale Schlinge mit einem vom Vorderdarm aufsteigenden und einem zum After absteigenden Schenkel. Der letztere biegt bei den Gasteropoden, wo die Afteröffnung mehr oder weniger weit nach vorn verschoben ist, auf der rechten (selten auf der linken) Seite nach vorn um, um den After zu erreichen. Abgesehen von dieser Hauptschlinge bildet der Darm bei fast allen Mollusken noch sekundäre Schlingen oder Windungen, wodurch er sich verlängert. Diese Schlingen finden sich ganz vorwiegend an dem auf den Magen folgenden Teil des Mitteldarmes. Sie sind im allgemeinen bei den Pflanzenfressern am stärksten ausgeprägt und bedingen eine größere Länge des Darmes als bei den Carnivoren.“ (A. Lang.)

Der Darmkanal beginnt mit der von verschieden gestalteten Lippen begrenzten Mundöffnung und führt bei fast allen Gasteropoden in eine von den Lippen überdachte Vorhöhle. In manchen Fällen (Tectibranchier, Capulidae, Strombidae, Chenopidae, Calyptraeidae, Cypraeidae, Naticidae u. a.) kommt es zur Bildung einer rüsselförmigen retraktilen Schnauze oder, wie bei manchen räuberischen Prosobranchiern (Tritonidae, Doliidae, Cassididae, Rachiglossa u. a.) eines manchmal sehr langen wirklichen Rüssels, der dann in einer besonderen Rüsselscheide liegt, die selbst wieder in der Höhe des oft schnauzenförmig verlängerten Kopfes liegt und sich sogar noch weiter nach hinten in die Rumpfhöhle erstreckt (Fig. 277). Am freien Vorderende des zylindrischen Rüssels liegt die Mundöffnung, und wir haben uns vorzustellen, daß der Rüssel mitsamt seiner Scheide eine außerordentlich verlängerte Schnauze darstellt, die aber an ihrer Basis dauernd in sich selbst eingestülpt ist, so daß ein proximaler Teil der Schnauze die dauernde Rüsselscheide, der distale Teil mit der terminalen Mundöffnung den Rüssel bildet. Die ganze Einrichtung erinnert sehr an den Rüssel der Nemertinen.

Wie dort wird die Retraktion des Rüssels durch Muskeln bewirkt, die sich einerseits an die Leibeswand, andererseits an die einstülpbare Basis des vorgestreckten Organes anheften. Bei dem Vorstrecken spielt wahrscheinlich Blutschwellung gegen die Schnauze zu die wichtigste Rolle, unterstützt von Kontraktionen der Ringmuskeln des Kopfes und des Rüssels. (A. Lang.) In bezug auf die Bildung des Vorderdarmes besteht ein durchgreifender Unterschied zwischen den Lamellibranchiern und den übrigen Mollusken, der mit der Ernährungsweise aufs innigste zusammenhängt und sich darin ausprägt, daß bei

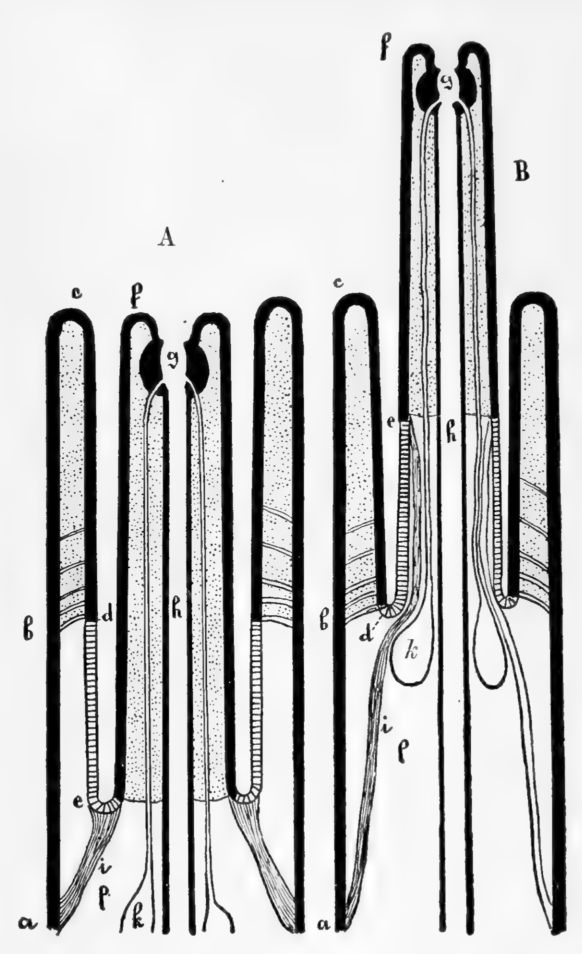


Fig. 277. Schematische Darstellung des Rüsselapparates der Prosobranchier. A Rüssel zurückgezogen, B vorgestreckt. *a—c* Kopfintegument, *c* Mündungsrand der Rüsselscheide, *c—d* nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide, *d—e* verschiebbare (ausstülpbare und einstülpbare) Wand der Rüsselscheide, *e—f* nicht verschiebbare Wand des Rüssels, *f* Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels, *g* Pharynx, *h* Oesophagus, *i* Rückziehmuskel, *k* Speicheldrüsen, *l* Kopfhöhle (nach Lang).

den letzteren der vordere auf die Mundhöhle folgende Abschnitt als muskulöser Pharynx (Schlundkopf, Buccalmasse) entwickelt ist und an seinem Boden auf

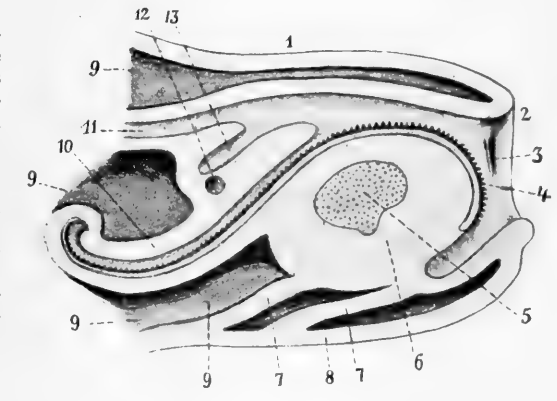


Fig. 278. Nicht ganz medianer Längsschnitt durch die Schnauze eines Prosobranchiers zur Demonstration des Pharyngealapparates. *1* Rückenwand des Kopfes, *2* Mund, *3* Kiefer, *4* Radula, *5* Zungenknorpel, *6* Muskelwand des Pharynx, *7* Muskeln, die sich einerseits an den Pharynx, andererseits an die Kopfwand ansetzen, *9* Kopfhöhle, *10* Radulascheide, *11* Oesophagus, *12* Mündung der Speicheldrüse, *13* Einstülpung hinter der Radulascheide (nach Lang).

einem verschiebbaren Zungenwulst eine Reibplatte (Radula) trägt, die mit zahlreichen harten Zähnen besetzt ist und in der Regel zum Zerkleinern der Nahrung, gelegentlich aber auch zum Packen, Festhalten und Verschlucken der Beute dient. Dieser Zungenapparat (Fig. 278) ist für alle Mollusken, mit Ausnahme der Lamellibranchier, in hohem Grade charakteristisch, und man stellt diese daher auch als „Aglossa“ den „Glossophoren“ gegenüber.

„Das Vorderende der Zunge (des Zungenwulstes) ragt frei in die Pharyngealhöhle vor, und die Radula biegt um das Vorderende herum, um dasselbe auch von der Unterseite eine Strecke weit zu bedecken. Am hintersten Ende der Zunge senkt sich die Reibplatte in die Tiefe eines engen, verschieden langen Schlauches, welcher eine nach unten und hinten gerichtete Ausbuchtung der Pharyngealhöhle, die Radulascheide, darstellt, in deren Grund der Bildungsherd der Radula liegt. Während der Zungenapparat den Boden des Pharynx bedeckt, liegen in seinem vorderen Teil, an der Grenze zwischen Mund und Pharynxhöhle die Kiefer, die namentlich bei räuberischen Mollusken stark entwickelt sind und zum Ergreifen der Beute dienen. Außerordentlich kräftige Kiefer besitzen die Cephalopoden, wo sie zusammen die Gestalt eines umgekehrten Papageienschnabels besitzen (vgl. Fig. 284).

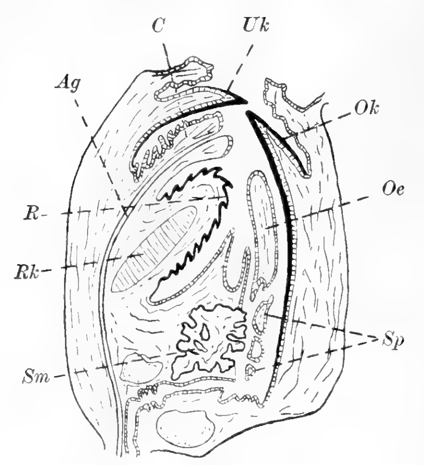


Fig. 279. *Sepia officinalis.* Schematischer Längsschnitt durch die Bucca. *Ag* Ausführungsgang der Giftdrüse, *Sp* Ausführungsgang der Submandibulardrüse, *Sm* Submandibulardrüse, *Oe* Oesophagus, *Ok* Oberkiefer, *Uk* Unterkiefer, *R* Radula, *Rk* Radulaknorpel, *C* Conus (nach Boutan).

Da die wesentlichen und für die Nahrungsaufnahme wichtigsten Bestandteile des ganzen Pharyngealapparates gerade hier am deutlichsten zu übersehen sind, so soll an der Hand der beistehenden schematischen Abbildung (Fig. 279) hierauf noch etwas näher eingegangen werden. Die in der Mitte der Fangarme gelegene Mundöffnung ist von einer kreisförmigen Lippe umgeben, welche in der Ruhe die beiden Kiefer verbirgt, bei der Nahrungsaufnahme sich jedoch erweitert und die Kiefer hervortreten läßt. Diese werden von sehr starken Muskeln bewegt, welche den größten Teil der ganzen Buccalmasse bilden. Sie umschließen einen Hohlraum, in dem sich die Zunge mit der Radula, sowie ein vorstülpbarer Conus mit der Mündung des Ausführganges der Giftdrüsen (sogenannte „hintere Speicheldrüsen“) befinden. Die Zunge wird durch zwei paarige und einen unpaaren Retractor und ebensoviele Protractoren bewegt. Es liegt ferner noch im ventralen Teil der Buccalmasse die Submandibulardrüse, die mit mehreren kurzen Ausführgängen in den Anfangsteil des Oesophagus mündet. (V. Bauer, 9.)

Einen Oberkiefer und zwei Seitenkiefer besitzen die Süßwasserpulmonaten. Die Landpulmonaten haben einen Oberkiefer, zu dem auch gelegentlich noch ein schwacher Unterkiefer hinzutreten kann. Zwei Seitenkiefer besitzen die meisten Prosobranchier und Opisthobranchier. Sie können sich an der Wand der Pharyngealhöhle bis zur Berührung nähern (*Haliotis*, *Fissurella*). Bei den Ianthinen bildet der Kiefer eine derbe Platte, die den Pharynx seitlich so weit auskleidet, als die Radula reicht, wie Simroth (157) meint, zum Schutze gegen das Nesselgift der häufig erbeuteten Quallen. Bei den Pteropoda gymnosomata finden sich vor der Radula noch zwei paarige längere oder kürzere Ausbuchtungen der dorsalen Pharyngealhöhle, deren Wand nach innen vorragende Haken

trägt (Hakensäcke). Wird der Rüssel dieser räuberischen Tiere vorgestreckt, so werden diese Säcke wie Handschuhfinger ausgestülpt, wobei die Haken an die Außenseite zu liegen kommen. (A. LANG.)

Die Reibmembran (Radula) ist eine mehr oder weniger verlängerte, durchsichtige, biegsame Chitinmembran, auf deren Oberfläche sich in regelmäßiger Anordnung Platten oder Zähne erheben, deren Form außerordentlich wechselnd ist, die aber mit der Beschaffenheit der Nahrung eng zusammenhängt. Die Zähne sind immer in regelmäßigen Längs- und Querreihen geordnet in sehr verschiedener Zahl.

Alle Querreihen bestehen aus derselben Zahl von Zähnen. Derjenige Teil der Radula, welcher in der Zungenscheide steckt, tut beim Ergreifen und Verkleinern der Nahrung keinen Dienst. Er bildet gleichsam die Reserve, um die im Dienste untauglich gewordenen Vormänner zu ersetzen. Nur der Teil, der frei aus der Zungenscheide hervorragt, ist beim Kauen (Raspeln) tätig. In demselben Maße, wie sich vorn die Zähne abnützen, schiebt sich die Membran von hinten nach vorn vor, und bilden sich am Hinterende neue Glieder nach. Es wurde des öfteren behauptet, daß während der Tätigkeit der Zunge die Nahrung über die Zähne der Radula sich bis zum Hinterende bewege und dadurch zerkleinert werde. TROSCHEL (165) hat diese Ansicht als unzutreffend erwiesen. „Die Speise geht über die Reibmembran immer nur bis dahin, wo die eigentliche Zungenscheide beginnt, in die Zungenscheide selbst dringen niemals Nahrungsstoffe ein. Unmittelbar vor der Scheidenöffnung entspringt stets der Oesophagus und übernimmt die Nahrung unmittelbar von dem vorderen ausgebreiteten Teil der Radula. Oft wird auch die Nahrung nur wenig zerkleinert. TROSCHEL fand im Schlunde von *Dolium galea* große Fetzen oder ganze Streifen von Tang, die völlig unversehrt waren und mehrere Zoll maßen. Hier haben also die Zahnplatten nicht sowohl zum Zerkleinern, als vielmehr zum Ergreifen und Einschieben der Nahrung gedient. (TROSCHEL.) „Die Zunge samt der ihr aufliegenden Radula kann in einer Weise bewegt werden, die in den meisten Fällen am besten der Bewegung der Zunge einer leckenden Katze verglichen werden kann, nur daß die Bewegung gewöhnlich eine langsamere ist. Bei dieser Bewegung, durch welche eine Zerreibung der von den Kiefern gepackten, oft auch zerstückelten Nahrung geschieht, wird die Zunge entweder nur innerhalb der Pharyngeal- und Mundhöhle bewegt oder sie tritt in die Mundöffnung vor oder sie wird sogar mehr oder weniger weit aus derselben vorgestreckt.“ (A. LANG.) (Fig. 280.)

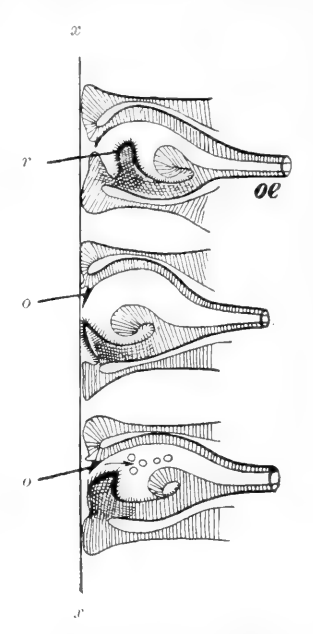


Fig. 280. Schematische Darstellung der Mundbewegung einer Schnecke (*Helix*). *xx* Fläche, an die der Mund angelegt wird, *o* Oberkiefer, *r* Radula, *oe* Oesophagus (nach V. GRABER).

Die einzelnen Zähne der Radula bewegen sich nicht selbständig, sie können nicht beliebig einzeln aufgerichtet oder niedergelegt werden, sondern ihre Bewegungen hängen nur von den allgemeinen Bewegungen und Beugungen der Grundmembran ab. Man hat diesen Vorgang sehr passend mit der Bewegung einer Kettensäge verglichen, bei der ja auch die einzelnen Zähne durch die Biegungen ihrer Unterlage aufgerichtet und niedergelegt werden. Wenn die Radula nach vorn gezogen wird, wozu die oft recht komplizierte Muskulatur des Pharynx dient, und ihr vorderes Ende sich nach unten senkt, so muß notwendig ein Aufrichten der

Zahnplatten erfolgen, die in einer und derselben Querreihe keineswegs gleichgestaltet sind. Man kann in der Regel eine mediane Längsreihe von Zähnen unterscheiden (zentrale oder rachiale Zähne). Zu beiden Seiten dieser medianen Reihe zeichnen sich eine oder mehrere Längsreihen durch annähernd übereinstimmende Gestalt der Zähnchen aus: die Reihen der lateralen Zähnchen (Pleurae). Schließlich finden sich gegen die Seitenränder der Radula eine bis sehr zahlreiche Längsreihen von marginalen Zähnchen (Uncini). (A. Lang.) [Fig. 281.]

Beim Vorschieben der Radula richten sich nach Troschel die Zähnchen der Mittelreihe auf, während sich die seitlichen zugleich nach außen umklappen, indem die Zungenknorpel einen Druck gegen die Mitte ausüben und der Radula eine Wölbung in seitlicher Richtung verleihen. Wird dagegen die Radula wieder zurückgezogen, dann werden die Zahnplatten, sobald ihre Membran wieder horizontal liegt, sich wieder senken, und weiterhin, wenn die Mitte derselben sich vertieft und die Membran rinnenförmig gebogen wird, werden sich die seitlichen Zahnplatten sogar so über die mittleren hinüberlegen, daß die letzteren ganz von jenen verdeckt werden, wenn sie lang genug sind. (Troschel.)

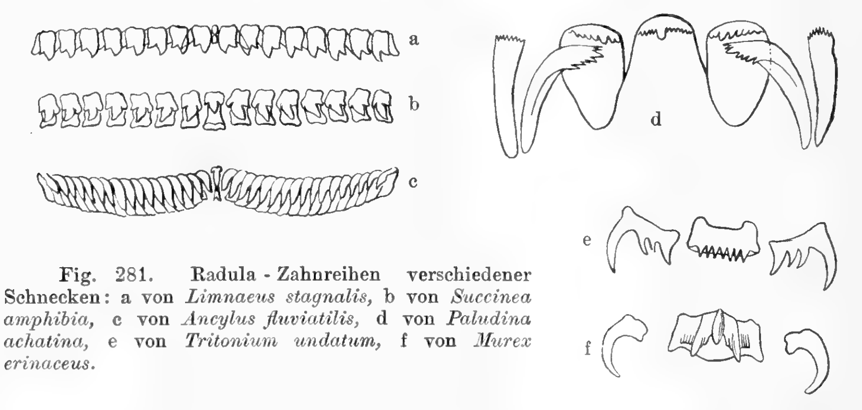


Fig. 281. Radula - Zahnreihen verschiedener Schnecken: a von *Limnaeus stagnalis*, b von *Succinea amphibia*, c von *Ancylus fluviatilis*, d von *Paludina achatina*, e von *Tritonium undatum*, f von *Murex erinaceus*.

Es ist zu bedauern, daß Troschel in seiner großen Monographie der Schneckenzunge (165) gar nicht auf die Beziehungen der erstaunlich mannigfaltigen Form der Zähne zu der Beschaffenheit der Nahrung eingegangen ist. Ohne allen Zweifel handelt es sich hier um die feinsten Anpassungen, doch steht eine genauere Untersuchung hierüber noch aus. Die so sehr wechselnde Länge der ganzen Radula resp. ihrer Scheide dürfte ebenso wie die Form, Zahl und Größe der Zähne von der Art der Ernährung abhängig sein. Die extremen Verhältnisse der Länge bei *Chiton*, *Patella* u. a. bringt Simroth damit in Zusammenhang, daß die Tiere den Ueberzug mikroskopischer Pflanzen von den Felsen abweiden. Dadurch werden die Zähne rasch abgenutzt und erfordern starken Nachschub. (Simroth.) Nach A. Lang finden sich die zahlreichsten und feinsten Zähne bei Pflanzenfressern. Was die räuberischen Mollusken anbetrifft, so lassen sich zwei Extreme unterscheiden: 1) starke Ausbildung eines Rüssels mit schwacher Entwicklung des Pharynx und der Radula (räuberische Prosobranchier). Bisweilen trägt hier die lange, schmale Zunge nur 3 Reihen von Zähnen (Schmalzüngler, Fig. 281 e u. f.), um schließlich bei *Chaetoderma* auf eine einzige Reihe reduziert zu werden. 2) Andererseits verknüpft sich das Fehlen eines ausstülpbaren Rüssels mit einer starken Entwicklung des Pharyngealapparates und der Radula, die dann zahlreiche und oft große Zähne trägt (Heteropoden und räuberische Pulmonaten).

„Am stärksten ist die muskulöse Pharynx bei den räuberischen Pulmonaten entwickelt, wo er fast halb so lang (*Daudebardia*) oder mehr als halb so

lang wie der Körper werden und einen sehr großen Teil der Leibeshöhle ausfüllen kann. Er wird derart vorgestülpt, daß die Zunge mit der Radula das Vorderende des ausgestülpten Pharynx bildet." (Fig. 282.) In sehr seltenen Fällen (abgesehen von den Muscheln) ist die Radula ganz verkümmert, so bei parasitischen Schnecken (*Stilifer*, *Eulima*, *Thyca*, *Entoconcha*) bei den Corallophiliden, unter den

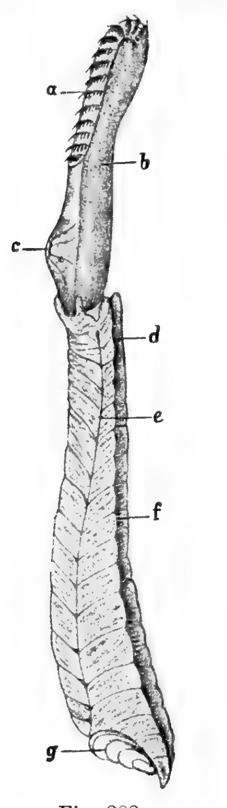


Fig. 282.

Fig. 282. *Testacella haliotidea* (nach LACAZE-DUTHIERS). Von der rechten Seite. *b* durch die Mundhöhle ausgestülpter riesiger Pharynx, auf welchem die Radula (*a*) zutage tritt, *c* Mündung des Pharynx in den Oesophagus, *d* Lage der Geschlechtsöffnung, *e* latero-dorsale Körperfurche, *f* latero-ventrale Körperfurche, *g* Mantel, Rudiment des Eingeweidesackes (aus LANG).

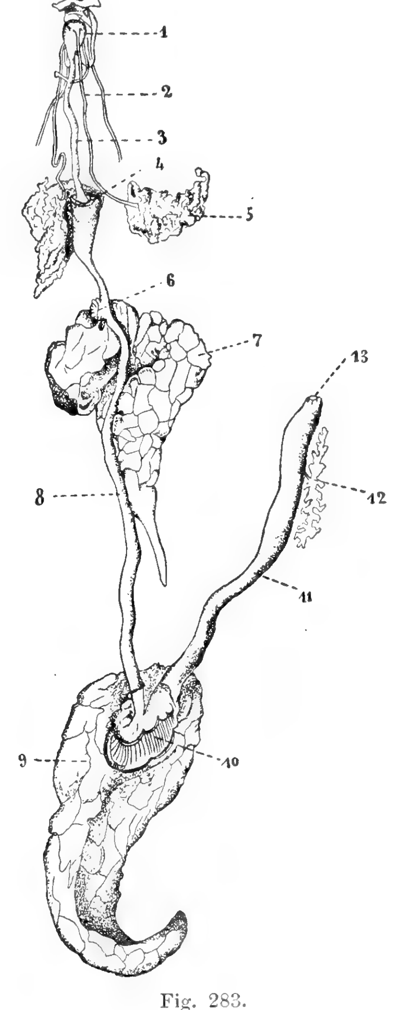


Fig. 283.

Fig. 283. Darmsystem von *Murex trunculus* (nach BÉLA HALLER). *1* Pharynx, *2* Ausführungsgänge der Speicheldrüse *5*, *3* Oesophagus, *4*, *6* und *7* Drüsen des Vorderdarmes *8*, *9* Verdauungsdrüse (Leber), *10* Magen, *11* Enddarm, *12* Enddarmdrüse, *13* After (aus LANG).

Nudibranchiern bei *Thetys* und *Melibe* u. a. m. (LANG.) Mit der abyssischen Lebensweise hängt es wohl zusammen, daß auch bei Tiefseeschnecken die Radula oft zurückgebildet gefunden wird.

Als Oesophagus ist derjenige Teil des Darmes zu bezeichnen, welcher sich zwischen dem Pharynx (resp. Mund bei Muscheln) und dem Magen erstreckt,

wobei unter Magen diejenige Darmerweiterung zu verstehen ist, in welche die Mitteldarmdrüse („Leber") mündet. Während der Oesophagus bei den Lamellibranchiern (Muscheln), den Landpulmonaten, den meisten Opisthobranchiern und den zehnarmigen Cephalopoden als einfaches, innen oft mit Längsfalten versehenes und dann erweiterungsfähiges, bewimpertes Rohr zum Magen verläuft, zeigt er bei den anderen Abteilungen Komplikationen, die durch das Auftreten drüsiger Ausstülpungen oder muskulöser Erweiterungen bedingt werden (Fig. 283). (A. Lang.) Bei den achtarmigen Cephalopoden (Octopoden) ist der Oesophagus mit einer ihm seitlich ansitzenden Tasche (Kropf) ausgestattet, welche bei schon gefülltem Magen als Nahrungsreservoir dienen kann (Fig. 284). Der Magen vieler Opisthobranchier trägt an

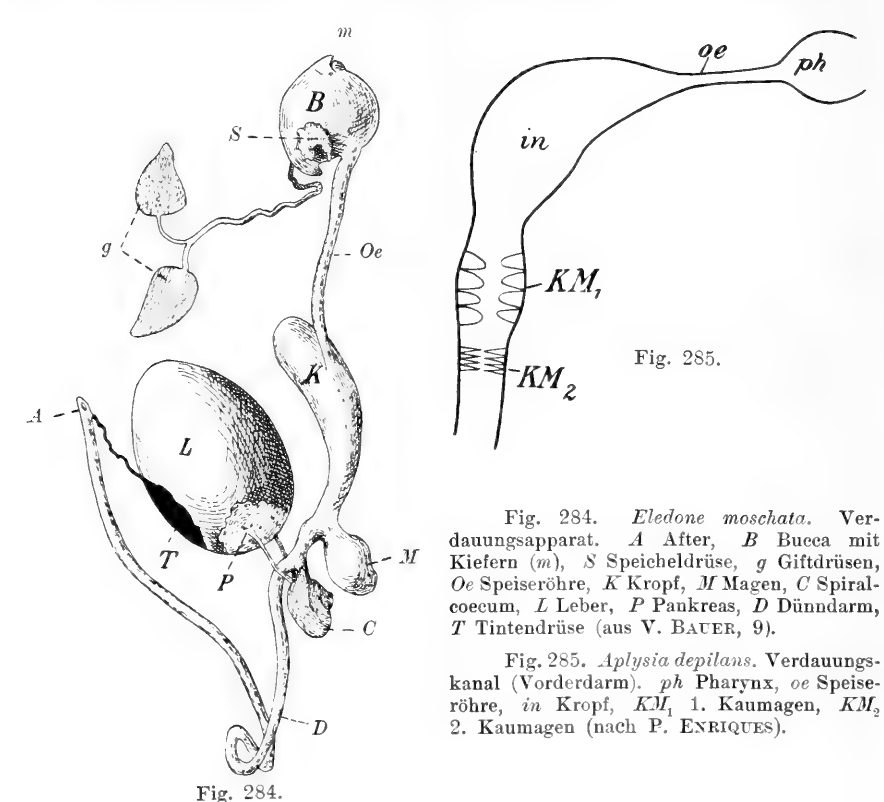


Fig. 284. *Eledone moschata.* Verdauungsapparat. *A* After, *B* Bucca mit Kiefern (*m*), *S* Speicheldrüse, *g* Giftdrüsen, *Oe* Speiseröhre, *K* Kropf, *M* Magen, *C* Spiralcoecum, *L* Leber, *P* Pankreas, *D* Dünndarm, *T* Tintendrüse (aus V. Bauer, 9).

Fig. 285. *Aplysia depilans.* Verdauungskanal (Vorderdarm). *ph* Pharynx, *oe* Speiseröhre, *in* Kropf, KM_1 1. Kaumagen, KM_2 2. Kaumagen (nach P. Enriques).

seiner Innenwand in verschiedener Weise cuticulare Zähne, Zahnplatten, Kieferplatten etc., die zur weiteren Zerkleinerung der Nahrung dienen. Es ist dann die Muskelwand besonders stark entwickelt. Bei *Aplysia* folgen auf den voluminösen „Kropf" zwei Kaumagen, ein vorderer mit großen stumpfen, ineinander greifenden Zähnen, und ein hinterer mit dünneren spitzen Zahnbildungen (Fig. 285). Der unter dem vorderen Schalenmuskel der Lamellibranchier liegende Oesophagus erweitert sich in der vorderen Basis des Fußes zu dem Magen, der sich in den meist sehr langen Dünndarm (Fig. 286) fortsetzt, der im Innern der Fußbasis in einer geringeren oder größeren Zahl von Windungen verläuft. In den Magen mündet mit mehreren Oeffnungen die große, reich verästelte acinöse Verdauungsdrüse (Leber). Der Magen der Cephalopoden liegt im dorsalen Teil des Eingeweidesackes als ein Sack mit starker Muskelwand, die namentlich bei den Octo-

poden sehr kräftig entwickelt ist. Da außerdem die seitlichen Wände dünne Sehnenspiegel darstellen, so gewinnt hier der Magen große Aehnlichkeit mit dem Kaumagen körnerfressender Vögel. Cardia und Pylorusöffnung liegen nahe beieinander. Gleich hinter der letzteren mündet in den Darmkanal ein Blindsack (vergl. Fig. 284), (Magenblindsack, Spiralcoecum) von verschiedener Gestalt und Größe, in welchen die Verdauungsdrüse (Leber) mündet, und der als Reservoir für deren Sekret dient. Die Nahrung tritt nie in ihn hinein, und es finden sich sogar an der Mündungsstelle in den Magen Klappenvorrichtungen, welche wohl eine Entleerung des im Blindsack angesammelten Sekretes in den Magen gestatten, aber einen Eintritt des Mageninhaltes in den Blindsack verhindern.

„Auf den Magen folgt als engerer, röhrenförmiger Abschnitt des Mitteldarmes der Dünndarm, der gewöhnlich in Schlingen verläuft, die bei den herbivoren und detritivoren Mollusken zahlreicher sind als bei den räuberischen Weichtieren. Als Beispiele für extreme Länge des Darmes seien *Chiton* und *Patella*, sowie die meisten Lamellibranchier genannt, während andererseits *Atopos* und die räuberischen

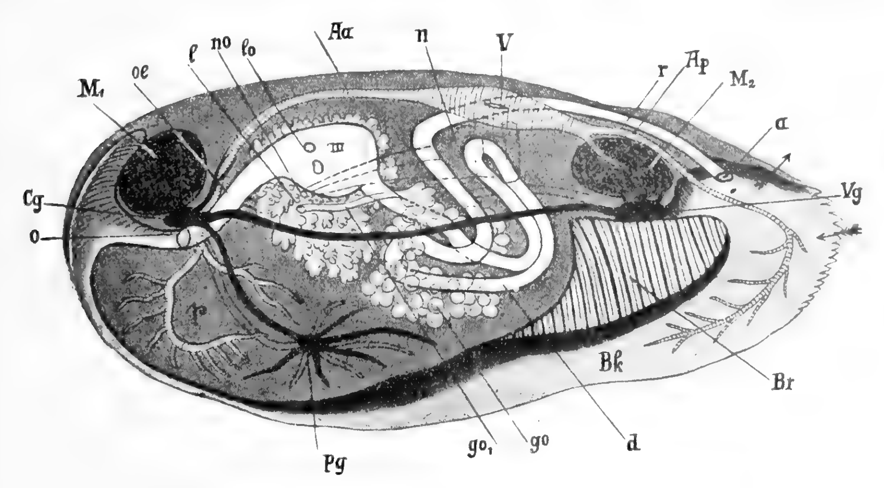


Fig. 286. Anatomie von *Unio (Margaritana) margaritiferus*, von der linken Seite (nach LEUCKART und NITSCHE). *o* Mund, *Cg* Cerebralganglion, M_1 vorderer Schließmuskel, *oe* Oesophagus, *l* Verdauungsdrüse (Leber), *no* Nephridialöffnung, *lo* Oeffnungen der Verdauungsdrüse in den Magen *m*, *Aa* Aorta anterior, *n* Nephridium, Konturen durch punktierte Linien angegeben, *V* Herz, *r* Enddarm, *Ap* Aorta posterior, M_2 hinterer Schließmuskel, *a* Afrer, *Vg* Visceralganglion, *Br* Kieme, *Bk* Mantelhöhle, *go* Gonade mit Ausführungsgang go_1, *Pg* Pedalganglion, *p* Fuß. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher das Wasser in die Mantelhöhle ein- und aus ihr austritt (aus LANG).

Daudebardien einen ganz kurzen Darm besitzen. Daß es sich hier um Anpassungen an die verschiedene Ernährungsweise handelt, leuchtet unmittelbar ein. Einen verhältnismäßig kurzen Darm trotz der Pflanzennahrung haben die herbivoren Pulmonaten. Er ist kaum erheblich länger als bei den karnivoren Vorderkiemern. Magen, Dünndarm und Verdauungs- (Mitteldarm-)Drüse bilden zusammen mit einem Teil der Geschlechtsorgane den ganzen oder doch den weitaus größten Teil des Eingeweidesackes, da, wo ein solcher entwickelt ist.“ (A. LANG.) Der Enddarm (Mastdarm, Rectum) ist bei den Mollusken meist kurz. Wo er sich schärfer von dem Dünndarm absetzt, erscheint er diesem gegenüber gewöhnlich dadurch ausgezeichnet, daß er dicker und stärker muskulös ist. Bei der großen Mehrzahl der Lamellibranchier und bei fast allen Diotocardiern durchbohrt der Enddarm die Herzkammer. (A. LANG.) Nirgends erscheint der Verdauungskanal

bei wirbellosen Tieren so reich mit drüsigen Anhangsgebilden ausgestattet, wie bei den Mollusken, und es lassen sich dieselben naturgemäß in Drüsen des Vorder-, Mittel- und Hinterdarmes einteilen.

Die ersteren werden gewöhnlich als „Speicheldrüsen“ zusammengefaßt, obschon ihre Funktion in den einzelnen Fällen eine sehr verschiedene ist. Mit Pharynx, Kiefer und Zunge fehlen den Lamellibranchiern auch die Speicheldrüsen, während sie bei den Glossophoren, d. h. den mit einem Pharynx und einem Zungenapparat ausgestatteten Mollusken, allgemein verbreitet sind. „Sie können in einem oder in zwei Paaren auftreten. Das hintere oder einzige Paar liegt häufig den Wandungen des Oesophagus auf, und es entsendet nach vorn zwei Ausführungsgänge, die seitlich in den Pharynx einmünden, gewöhnlich etwas hinter der Stelle, wo sich die Radulascheide in die Pharyngealhöhle öffnet.“ (A. Lang.) Ihr feinerer Bau wird im folgenden noch zu besprechen sein. Wie bei den Crustaceen und Arachniden spielt auch bei fast allen Mollusken die in den Magen mündende „Leber“ als Verdauungsdrüse und vielfach auch als Resorptionsorgan die allerwichtigste Rolle; im übrigen ist ihre morphologische Ausbildung in den einzelnen Fällen eine sehr verschiedene. Als einfaches Mitteldarmdivertikel tritt sie bei *Chaetoderma* (Solenogastres) auf, während bei *Proneomenia, Neomenia* etc. der gestreckte, gerade Mitteldarm in seinem ganzen Verlauf mit drüsigen, dicht hintereinander liegenden, senkrecht stehenden, schmalen Seitentaschen ausgestattet ist, die als „Leberdivertikel“ aufgefaßt werden. Die Verdauungsdrüse der Gasteropoden zerfällt in zwei oder mehrere Lappen, zwischen denen der Magen und die Windungen des Dünndarmes eingebettet sind. Für die richtige Auffassung der Molluskenleber und das Verständnis ihrer Funktion sind jene Fälle von besonderem Interesse, wo, wie bei den Nudibranchiern, die ganze Drüse in ein System von Schläuchen aufgelöst erscheint (sogenannte „diffuse Leber“), welche zum Darm, aus dem sie entspringen, in einem ähnlichen Verhältnisse stehen, wie die Darmdivertikel bei *Aphrodite*. „So sehen wir bei den Aeolidiern (*Tergipes*) drei Darmäste aus dem Magen entspringen, zwei vordere seitliche und einen hinteren unpaaren. Diese verästeln sich in der Leibeshöhle, und schließlich steigen ihre letzten Aeste oder Läppchen in die Rückenanhänge empor. Der Darminhalt kann bis in die letzten Verzweigungen dieser „diffusen Leber“ vordringen. (Fig. 287.) Es läßt sich, wie Lang bemerkt, innerhalb der Gruppe der Nudibranchier die Auflösung der kompakten Verdauungsdrüse in eine „diffuse Leber“, d. h. die Lockerung, das Freiwerden und die Ausbreitung der in der kompakten Drüse dicht aneinander liegenden Drüsenschläuche fast Schritt für Schritt verfolgen (vergl. Lang, p. 772). Einen ganz erstaunlichen Grad erreicht die Verzweigung der Mitteldarmdrüse bei *Caliphylla*, wo es zur Bildung eines förmlichen Gastrovaskularsystemes kommt, das in reichen Geflechten den ganzen Körper durchzieht. Im wesentlichen lassen sich zwei Gebiete unterscheiden. Eines entspricht in bezug auf die Lage dem der Aeolidier. Es liegen die betreffenden Leberäste in den zum Herzen resp. den atmenden Flächen hinführenden Blutsinus. Das zweite Verzweigungsgebiet wird von sehr feinen Geflechten repräsentiert, die in die Muskellager des Rückens, Kopfes und Fußes ein-

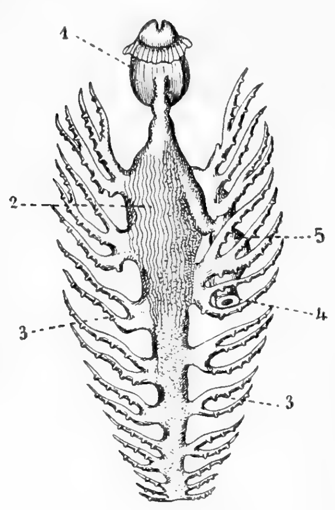


Fig. 287. Darmsystem von *Aeolis* (nach Souleyet). *1* Pharynx, *2* Magen, *3* verästelte Verdauungsdrüse (Leber), *4* After, *5* Enddarm (aus Lang).

gegraben liegen und auch die Kopfnerven begleiten. (BRÜEL, 31.) Bei *Phyllirhoë*, einer pelagischen Form, die der Rückenanhänge entbehrt, vereinfacht sich die „diffuse Leber" auf vier unverästelte Blindschläuche, von denen die beiden vorderen getrennt, die beiden hinteren vereinigt in den Magen einmünden. (Fig. 288.)

Auch der Enddarm ist bei manchen Mollusken (Scaphopoden, einige Prosobranchier [*Muricidae, Purpuridae*], Cephalopoden) mit einer Anhangsdrüse (Analdrüse) ausgestattet, die besonders bei den Cephalopoden als Tintenbeutel allgemein bekannt ist. Das von ihr abgesonderte Sekret (Tinte, Sepiafarbstoff) besteht aus kleinsten Pigmentkörnchen und wird mit Vehemenz aus dem Tintenbeutel durch den sogenannten „Trichter" entleert, verteilt sich dann rasch im Wasser und bildet um das Tier herum eine Pigmentwolke, die dasselbe den Augen des Feindes entzieht.

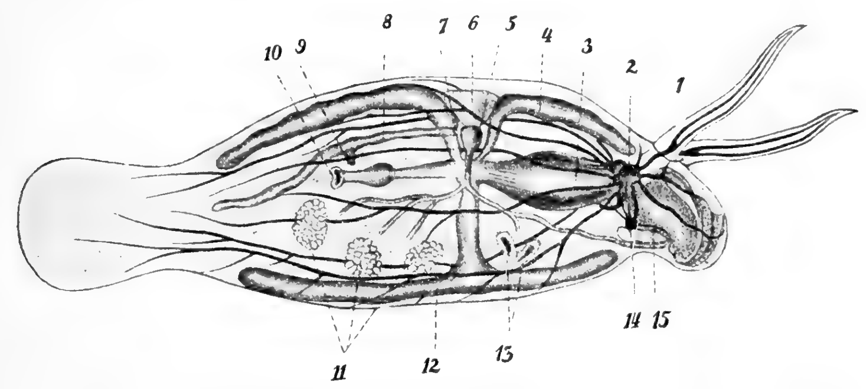


Fig. 288. *Phyllirhoë bucephalum*, von der Seite (nach SOULEYET, modifiziert). *1* Tentakel, *2* Cerebralganglion, *3* Magen, *4* und *12* Darmcoeca (die Verdauungsdrüse bildend), *5* Herzkammer, *6* Vorhof, *7* Pericardialöffnung der Niere, *8* Niere, *9* äußere Oeffnung der Niere auf der rechten Seite, *10* After auf der rechten Seite, *11* Zwitterdrüsen, der ausleitende Apparat ist nicht dargestellt, *12* Coecum der Verdauungsdrüse, *13* Geschlechtsöffnungen, *14* Buccalganglion, *15* Speicheldrüse (aus LANG).

Im Anschlusse an die vorstehende allgemeine Uebersicht der Morphologie des Verdauungsapparates der Mollusken, bei der ich mich im wesentlichen an die vortreffliche Darstellung von A. LANG gehalten habe, soll nun, abweichend von der bisherigen Behandlung des Stoffes, die Physiologie der Ernährung (resp. die damit untrennbar verbundene Histologie der Verdauungsorgane) für die 3 Hauptklassen des ganzen Stammes (Cephalopoden, Gasteropoden und Lamellibranchier) gesondert behandelt werden, und zwar stelle ich die höchststehenden Cephalopoden an die Spitze.

B. Die Ernährung der Cephalopoden.

1. Nahrungsaufnahme.

Wie der anatomische Bau des Pharynx mit seinen kräftigen, schnabelförmigen Kiefern, der zahnbewehrten Radula, den stark entwickelten Speichel- (und Gift-)Drüsen ohne weiteres lehrt, handelt es sich bei den zum Teil riesige Dimensionen erreichenden Cephalopoden durchwegs um räuberische Tiere, welche Fische, Krebse, Schnecken und Muscheln in Menge vernichten.

Sie sind, nach O. Schmidt, sogar so gefräßig, daß sie sich auf die an der Angel gefangenen Tiere ihres eigenen Geschlechtes stürzen und sich mit ihnen an die Oberfläche ziehen und ergreifeu lassen. Die Beutetiere werden von den mit Saugnäpfchen bewehrten Fangarmen ergriffen und festgehalten, und dann durch das ausgespritzte Sekret der Giftdrüsen („hintere Speicheldrüse") gelähmt. v. Uexküll sah eine *Eledone* alle Arme nach rückwärts schlagen, ihre Lippen rüsselartig verlängern und einen Flüssigkeitsstrahl etwa 20 cm hoch in die Luft spritzen. Kollmann beobachtete, wie ein *Octopus* einen großen Hummer überwältigte, indem er ihn nach kurzem Kampf in der Mitte auseinanderriß. Auch nach Bourquelot (26) werden kleinere Krabben in der Regel in zwei Hälften zerrissen, deren eine aus dem Kopf mit seinen Anhängen, die andere aus dem Abdomen und dem Thorax mit den Beinen und Kiemen besteht. Später wird die Krabbe dann in eine große Zahl von einzelnen Stücken zerteilt und die Beine abgerissen. Alle Reste findet man nach Beendigung der Mahlzeit der Weichteile völlig beraubt. Power erzählt, wie ein *Octopus* einen vorher ergriffenen Stein zwischen die Schalen einer Steckmuschel schob, sie so verhinderte, sich zu schließen und dann verzehrte. Nach O. Schmidt (Brehms Tierleben) bemächtigen sich die Octopoden in der Gefangenschaft der ihnen vorgelegten Herzmuscheln (*Cardium edule*), indem sie sie mit den Armen und der zwischen ihnen ausgespannten Haut umfassen. Nach unbestimmter Zeit, längstens nach einer Stunde werfen sie die geöffneten und entleerten Muschelschalen wieder von sich. Da die Herzmuscheln nicht vollkommen schließen, so war die Möglichkeit gegeben, daß sie nach und nach ausgesogen werden konnten. Um sich hierüber Gewißheit zu verschaffen, reichte Fischer (64), der über das Verhalten der Octopoden im Aquarium von Arcachon Beobachtungen veröffentlicht hat, den Tieren eine andere Muschel, einen großen *Pectunculus*, welcher äußerst fest schließt. Die Octopoden benahmen sich damit, wie mit den Herzmuscheln, und nach $^{3}/_{4}$ Stunde waren auch die Pectunkeln entleert und die Schalen unbeschädigt. Ihre Lieblingsnahrung besteht jedoch in Krabben. „Sobald der *Octopus* den Krebs (*Carcinus maenas*) sich seiner Höhle nähern sieht, stürzt er sich über ihn, und bedeckt ihn völlig mit den ausgebreiteten Armen und der Armhaut. Die Arme strecken sich um das Opfer, so daß es sich nicht verteidigen kann. Etwa eine Minute lang sucht der Krebs seine eingebogenen Beine zu bewegen, dann wird er ganz ruhig, und der *Octopus* schleppt ihn in sein Versteck. Man sieht dann durch die Armhaut hindurch, daß die Krabbe in verschiedene Lagen gebracht wird, und nach 1 Stunde ist die Mahlzeit beendet. Der Rückenpanzer ist leer und von den an dem Bruststück haftenden Eingeweiden getrennt. Die Beine sind fast alle am Grunde abgebrochen; die Beinmuskeln und ein Teil der Eingeweide sind verzehrt, aber kein Teil des Hautskelettes verletzt." (Brehms Tierleben.) Krause (100) schildert die Art, wie sich ein *Octopus* der Krebse bemächtigt, wie folgt: „Setzt man zu einem *Octopus*, der 2—3 Tage gehungert hat, einen Krebs ins Bassin, so sieht man, wie sich der Pulp sofort darauf stürzt, ihn mit seinen Armen umfaßt und gegen die Mundöffnung preßt, worauf 3—4 lebhafte Kontraktionen des ganzen Körpers erfolgen. Entfernt man jetzt rasch den Krebs aus der Umarmung des Pulpen, so macht er noch einige zuckende Bewegungen mit den Extremitäten und fällt

dann leblos auf den Rücken. Selbst bei genauester Besichtigung mit der Lupe läßt sich nirgends am Körper des Krusters eine Verletzung erkennen.“ Nach Baglioni (2) spielt der Geruchssinn bei dem Nahrungserwerb nächst dem Gesichtssinn die wichtigste Rolle. Versuche an geblendeten Octopoden zeigten dies in ganz unverkennbarer Weise. Auch die Sepien (*S. officinalis*) sind äußerst gefräßig. Fischer (l. c.) berichtet, wie eine solche einen Fisch von bedeutender Größe ergriff, indem sie die langen Greifarme mit erstaunlicher Schnelligkeit entfaltete, sie dann aber rasch wieder zurückzog. Die übrigen Arme jedoch legten sich fest um den Kopf und das Vorderende der Beute. Die beiden oberen Paare lagen auf dem Rücken, die beiden anderen unter dem Bauch des Opfers, an welchem die Saugnäpfe sich anhefteten. Der umschlungene Fisch konnte sich nicht bewegen. Die *Sepia* aber ließ nicht wieder los und schleppte ihn trotz des verhältnismäßig bedeutenden Gewichtes nach allen Richtungen, ohne sich auf dem Grunde oder auf den Felsblöcken des Aquariums auszuruhen. Der Fisch wurde horizontal gehalten, und nach einer Stunde ließ ihn die *Sepia* fallen. Der Schädel war geöffnet, und das Gehirn sowie ein Teil der Rückenmuskeln gefressen.“ (Brehms Tierleben.) Eine Lieblingsnahrung der Sepien sind nach Bourquelot (26) kleine Kruster und insbesondere Crevetten (*Craugon vulgaris*): „A peine a-t-on jeté la crevette dans l'aquarium, que la seiche par un changement presque insensible du mouvement de ses nageoires se tourne vers le petit crustacée. Les huit bras sessiles, qui étaient auparavant un peu abaissés à leur pointe se relèvent légèrement pour livrer passage aux deux bras tentaculaires. Ceux-ci sortent d'abord lentement de leur cavité accolés l'un à l'autre, mais quand ils dépassent d'une demi-centimètre environ l'extrémité des autres bras, ils sont tout à coup projetés au dehors. Ils traversent l'espace comme une flèche, pour revenir aussitôt, mais cette fois sans précipitation avec la proie qui se trouve immédiatement enveloppée par les bras egaux.“ Ich weiß nicht, ob der Aufforderung Bourquelots, dieses blitzschnelle Vorstoßen der langen Fangarme der Sepien näher zu untersuchen, bereits nachgekommen wurde. Jedenfalls wäre es aber von Interesse, den Mechanismus näher zu ergründen. „Die Funktion der Lippen, Kiefer und der Zunge ist am lebenden Tier schwer zu beobachten. Die Zunge mit den nach hinten gerichteten Zähnchen der Radula ist offenbar sehr geeignet, die abgebissenen kleinen Nahrungsteile in den Oesophagus zu befördern, vorausgesetzt, daß ihre Bewegung ähnlich der bei anderen Mollusken beobachteten ist. Die Kiefer dienen nach Heinrich (84) eher zum Festhalten als zum Zerkleinern. Große Bissen werden nicht aufgenommen.“ (V. Bauer.)

2. Die Speicheldrüsen.

Ueber die sogenannten Speicheldrüsen der Cephalopoden besitzen wir eine ganze Anzahl von Untersuchungen, welche sich teils auf den feineren Bau derselben, teils auf die physiologische Bedeutung ihres Sekretes und die Art seiner Bildung beziehen. Was zunächst die Submandibulardrüse betrifft, so ist sie weder in bezug auf ihren Bau, noch auf ihre Funktion bisher untersucht, und auch die vorderen Speicheldrüsen, welche zu beiden Seiten der Buccalmasse unter dem Anfangsteil der Speiseröhre liegen (vergl. Fig. 284), sind

noch kaum bekannt. Um so genauer sind wir über die „hinteren Speicheldrüsen“ (Giftdrüsen) unterrichtet. Es handelt sich hier um verhältnismäßig große (bei *Octopus* bis zu 16,6 g schwere) Drüsen, welche jederseits hinter dem Kopfknorpel gelegen sind (vergl. Fig. 284). Der Ausführungsgang jeder Drüse tritt aus dem Hilus hervor, und beide vereinigen sich bald zu einem gemeinsamen Gang, welcher ventral vom Kopfknorpel auf einem vorstülpbaren Conus mündet.

Die Drüsen bestehen aus einem dichten Gewirr von Schläuchen, welche blind endigen. Die auskleidenden Zellen sind nach Krause (100, 101) bald zylindrisch, bald mehr kegelförmig, deutlich gegeneinander abgegrenzt und nach dem Lumen des Tubulus hin offen. Jede Zelle enthält einen Kern, der immer im peripheren Teil der Zelle gelegen ist. Dieser besteht aus einem ziemlich dichten, fädigen Plasma und erscheint immer viel schmaler, als die außerordentlich mächtige zentrale (innere) Zone, die ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten kann. Krause unterscheidet vier Arten von Zellen. Bei den einen scheint dieser Abschnitt des Zellkörpers ganz leer zu sein, läßt jedoch bei Anwendung geeigneter Färbemittel ein sehr feinfädiges und weitmaschiges Plasmanetzwerk erkennen, in dessen Maschen bei anderen Zellen sehr feine Körnchen eingebettet liegen, die sich mit Rubin S lebhaft rot färben. Wieder in anderen Zellen gewahrt man sehr große Granulationen, die das Innere vollständig erfüllen und das Netzwerk nicht mehr erkennen lassen. Bisweilen fließen diese Körner zu großen Ballen zusammen, die sich in Biondi-Lösung orange färben. Endlich finden sich noch sehr schmale Elemente, deren Inhalt sich mit jener Farblösung schwach grün färbt, so daß der Gedanke an Schleimzellen naheliegt. Schon Rawitz (143) hatte, offenbar in dem Bestreben, die in Rede stehenden Drüsen mit den Speicheldrüsen der Säugetiere zu vergleichen, das Vorkommen von „Schleim“- und „Eiweißzellen“ in denselben behauptet. Krause bestreitet dies aber auf das entschiedenste, zumal sich im Sekret niemals Mucin nachweisen läßt. Dies gilt aber nach Bottazzi und Enriques (24) zwar für *Octopus macropus*, nicht jedoch auch für *O. vulgaris* und *Eledone moschata*.

Es gelingt leicht, am lebenden Tier den Drüsennerven, der innigst mit dem Ausführungsgang verbunden ist, künstlich zu reizen, und man ist so in den Stand gesetzt, die morphologischen Veränderungen, welche die Drüsenzellen bei der Sekretion erleiden, zu untersuchen, ja es gelingt sogar, den Sekretionsvorgang direkt unter dem Mikroskope zu verfolgen. „Bei ganz kleinen Exemplaren von *Octopus Defilippii* sind die Drüsen so dünn, daß man sie selbst noch mit starken Systemen untersuchen kann. Auch kann man nach Krause durch die Drüsen von *O. macropus* mäßig dünne Schnitte, genau an der Eintrittsstelle des Ausführungsganges legen; der Schnitt hängt dann an dem letzteren, und die Reizung läßt sich bequem ausführen.

Auch an den frisch untersuchten Drüsenschläuchen erscheinen die auskleidenden Zellen vollgepfropft mit Sekretkörnern, welche ganz den an frischen Präparaten beobachteten gleichen. Bei der Reizung sieht man das im Lumen der Schläuche enthaltene Sekret sich ruckweise (etwa alle 20—60 Sekunden) vorwärts bewegen, wobei die in den Zellen enthaltenen Sekretkörnern von dem Sekretstrom gleichsam mitgerissen werden. Die Ursache dieser Vorwärtsbewegung ist in einer Kontraktion der die Drüsenschläuche umgebenden Muskelfasern zu suchen, die langsam und träge verläuft. Beim Vergleich von fixierten und gefärbten Schnitten aus gereizten und ungereizten Drüsen fällt sofort auf, daß ersterenfalls die Tubuli an den verschiedenen Stellen ein ungleiches Kaliber aufweisen und häufig stark eingeschnürt erscheinen. Die wesentlich niedriger gewordenen Zellen lassen eine deutliche Zunahme der peripheren plasmatischen Außenschicht erkennen. Die Granulationen, welche den zentralen, an das Lumen grenzenden Raum erfüllten, sind zum aller-

größten Teil verschwunden. Ihre Neubildung erfolgt von der peripheren Schicht her. Die Körner haben durchwegs an Volumen zugenommen und liegen mehr zentral.

Nach KRAUSE würde daher das verschiedene Aussehen der Zellen lediglich auf verschiedene Phasen der Tätigkeit einer Zellenart zu beziehen sein. Zu einer wesentlich anderen Auffassung gelangte RAWITZ. Ihm zufolge erscheinen bei Doppelfärbung mit Orange-Hämatoxylin alle ruhenden Zellen dunkelorange gefärbt und sehr dicht und zart granuliert. „Beim Uebergang zur Tätigkeit wird das Plasma der (von ihm als „Eiweißzellen“ gedeuteten) Gebilde zunächst grober granuliert, dann konfluieren die Granula an der dem Lumen zugewendeten Partie der Zellen zuerst, zu mehr oder weniger großen Tropfen; die Tropfenbildung schreitet basalwärts vor, und schließlich ist die Zelle, bis auf einen minimen Rest des Plasmas, mit dunkelgelben Tropfen dicht erfüllt. Diese Tropfen, die in den Zellen dicht aneinander liegen und durch gegenseitigen Druck eine polyedrische Gestalt angenommen haben, trifft man dann auch im Lumen des Drüsenschlauches, zunächst noch den Zellen aufsitzend, bis sie schließlich in das Lumen eintreten und dabei zu einheitlichen, strukturlosen Massen zusammenfließen.“ „In den Mucinzellen wird dagegen das zart granulierte Plasma der sekretleeren Zelle zunächst homogen und damit zugleich heller gelb. Dieser gelbe Farbenton verwandelt sich nach und nach in einen grauen, der einen Stich ins Bläuliche zeigt, dann erscheint ein leichtes Veilchenblau, das allmählich intensiv wird, ein Zeichen, daß die Mucinumwandlung beendet ist.“ Das Mucin tritt nach RAWITZ niemals in Tropfengestalt in das Lumen des Schlauches, sondern zieht sich als ein langgestreckter Faden in dasselbe hinein. In den ausführenden Schläuchen findet sich nur eine Art von Epithelien, die sich unter den erwähnten Umständen immer hellorange färben und eine höchst eigenartige Struktur besitzen. Es lassen sich an ihnen stets zwei Regionen unterscheiden, eine äußere plasmatische und eine innere nach Art der Becherzellen bauchig aufgetriebene Partie, in deren homogenem ungefärbten Inhalt Büschel gelb gefärbter Fäden sichtbar werden. RAWITZ hält es für wahrscheinlich, „daß in den Zellen des ausführenden Schlauches eine salzhaltige Flüssigkeit gebildet wird, die sich dem eigentlichen Drüsensekrete beimischt“.

Nach KRAUSE schieben sich in den Ausführungskanälen mittlerer Größe zwischen die zylindrischen Epithelzellen, welche peripher eine deutliche radiäre Streifung erkennen lassen, knospenartige Gebilde ein, deren Hohlraum mit einem Porus nach außen mündet. Die ganze Knospe ist ausgefüllt mit feinsten Fäserchen, die strahlenförmig vom Porus nach der Peripherie ziehen.

In bezug auf den Absonderungsvorgang bleibt noch zu bemerken, daß, wie KRAUSE und IDA HYDE (94) fanden, auch aus den ausgeschnittenen Drüsen auf Reizung reichlich Sekret abfließt. Man bemerkt dabei, daß die anfangs feuchte und glänzende Oberfläche der Drüsen sehr bald völlig trocken und körnig ist. Die benetzende Flüssigkeit verschwindet in kurzer, nach Sekunden zu bemessender Zeit, und es bleibt die Oberfläche der Drüse dann trocken, wenn weiter gereizt wird. Viel auffallender noch ist diese Flüssigkeitsabsorption, die ohne Zweifel zu dem Sekretionsvorgang in Beziehung steht, wenn man die Drüsen in einem Schälchen im Blute des Tieres reizt. (KRAUSE.) Die Schale wurde so weit mit Blut gefüllt, daß die Drüsen völlig damit bedeckt waren. „Sobald nun die Elektroden an den Ausführungsgang angelegt werden, saugt die Drüse den größten Teil des Blutes in sich ein, wie ein trockener Schwamm.“ Dabei scheint es, als ob die Drüse selbst Veränderung ihrer Form zeigte. Ist das Blut eingesaugt, so beginnt das Sekret in die in den Ausführgang gebundene Kanüle einzuströmen, und nun

stößt die Drüse langsam fast sämtliches Blut wieder aus. Bringt man auf die Oberfläche der Drüse einen Farbstoff, in destilliertem Wasser gelöst, der in Seewasser unlöslich ist, so findet man nach der Reizung die Farbstoffpartikel überall im Innern der Drüse zwischen den Tubuli. Bei Verwendung von in Seewasser gelösten Farbstoffen erscheint nach einiger Zeit auch das Sekret gefärbt. Unter normalen Verhältnissen entnimmt die Drüse die Stoffe, welche sie zur Sekretbereitung gebraucht, dem Blute der venösen Sinus, in welchem sie eingebettet liegt. Ernährungsblut erhält sie nur durch eine ganz kleine Arterie, die in gar keinem Verhältnis zu dem von ihr versorgten Organ steht. Wir finden so in der Blutversorgung der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden Trennung zwischen Ernährungsblut und funktionellem Blut, Verhältnisse, welche an die Blutversorgung der Leber bei den Wirbeltieren erinnern (Krause). Die Menge von Sekret, welches eine ausgeschnittene Drüse bei Reizung in Blutflüssigkeit zu liefern vermag, ist immer höher als bei Trockenreizung und beträgt durchschnittlich 23 Proz. des Drüsengewichtes. Der Gehalt an organischen Bestandteilen schwankt zwischen 17,1 und 18,9 Proz. Reizt man in Seewasser, so ist die Sekretmenge viel geringer (13 Proz. des Drüsengewichtes, d. h. etwa 3 Proz. weniger als bei Trockenreizung!), Die Drüse saugt von Anfang an das Seewasser bei weitem nicht so energisch ein wie das Blut, auch rückt das Sekret bei jeder Reizung nur um ein ganz geringes in der Kanüle vor. (Krause.)

Bottazzi und Enriques schließen aus der Wasseraufnahme bei Nervenreizung auf eine durch Reiz bedingte Erhöhung des osmotischen Druckes in den Drüsenzellen und machen die Annahme von Spaltungsprozessen während der Drüsentätigkeit, durch welche die Zahl der osmotisch wirksamen Teilchen zunehme.

Das Sekret selbst zeigt nicht bei allen Cephalopoden die gleiche Beschaffenheit. Bei *Octopus vulgaris* und *Eledone mosch.* mucinhaltig und fadenziehend, erscheint es bei *Octopus macropus* leicht flüssig und nicht im geringsten zähe. Die Reaktion ist in den meisten Fällen schwach sauer; nach längerer Reizung pflegen nach Krause die letzten Tropfen neutrale oder ganz schwach alkalische Reaktion zu geben. Das Sekret ist reich an Eiweißkörpern, bei Erhitzen gerinnt es wie Hühnereiweiß; in verdünnter Essigsäure ist es klar löslich, in konzentrierter Kalilauge bildet sich ein starker Niederschlag; es gibt alle Eiweißreaktionen, mit Natronlauge und $CuSO_4$ gibt es auch in der Kälte lebhafte Rotfärbung. Besonders zu erwähnen ist das Verhalten zu HNO_3. Mit der konzentrierten Säure bildet sich ein gelb gefärbter Niederschlag, der sich beim Kochen zum größten Teil löst, um beim Erkalten wiederzuerscheinen. Der Gehalt an organischen Substanzen schwankt zwischen 8 und 19 Proz. Dagegen beträgt der Aschengehalt ziemlich konstant 2,4—3,4 Proz. Es ist also in letzterer Beziehung etwas ärmer als das Meerwasser.

In bezug auf die physiologischen Wirkungen des Sekretes ist zu bemerken, daß die meisten früheren Untersuchungen ihm jeden Einfluß auf die Verdauung absprechen und in den Drüsen nur Organe sehen, welche der Schleimumhüllung der Nahrung dienen. Nur P. Bert gibt an, daß das sauer reagierende Sekret von *Sepia offic.* verdauende Kraft besitzt. Krukenberg hält die Drüsen für reine Schleimdrüsen. Obgleich nun durch die Untersuchungen Bourque-

LOTS nachgewiesen wurde, daß sich in den Drüsen (von *Octopus macropus*) keine Spur von Schleim findet, so hat doch die Ansicht KRUKENBERGS in VOGT und YUNG, JOUBIN und RAWITZ für *Octopus vulgaris* Bestätigung gefunden, von denen, wie schon erwähnt, der letztgenannte Autor die Drüsen zu den gemischten, Schleim und Eiweiß produzierenden Speicheldrüsen rechnet.

Nach KRAUSE zeigt das Sekret der hinteren Drüsen auf Stärke keine Spur von Wirkung, dagegen werden ziemlich große Fibrinflocken im Verlauf von 4—5 Stunden vollständig verdaut. Diese Wirkung ist am intensivsten, wenn man Na_2CO_3 bis zu schwach alkalischer Reaktion zusetzt, geht jedoch auch bei saurer Reaktion, wenn auch bedeutend langsamer, vor sich. Die Versuche wurden so angestellt, daß 1 Teil Speichel gemischt wurde etwa mit 4 Teilen destillierten Wassers oder mit Seewasser oder 0,5 Proz. Na_2CO_3-Lösung. In allen Fällen wurde die Fibrinflocke gelöst, im ersteren Falle nur viel langsamer als im zweiten oder gar im dritten Falle. Mischt man dagegen 1 Teil Speichel mit 4 Teilen 0,1-proz. HCl, so erscheint die Fibrinflocke selbst nach 24 Stunden noch ungelöst. Das gleiche findet statt, wenn der verdünnte Speichel vor Zusatz der Fibrinflocke erst 10—15 Minuten im Wasserbad auf 80—100° C erhitzt wurde. (KRAUSE.)

LO BIANCO hatte schon vor langer Zeit die Beobachtung gemacht, daß *Octopus* die ihm als Futter gereichten Krebse zunächst auf eigentümliche Weise tötet, bevor er sie auffrißt. Es waren auch schon mit dem Extrakt der vorderen und hinteren Speicheldrüsen Vergiftungsversuche angestellt worden, doch hatten dieselben kein positives Resultat ergeben.

KRAUSE injizierte nun einem Taschenkrebs einige Tropfen rein aufgefangenen Speichels von *Octopus macropus* in das Abdomen und sah das Tier fast augenblicklich sterben, ja es genügt sogar, das Sekret nur gegen die Kiemen des Krebses zu spritzen. Auch für den Frosch ist das Sekret der hinteren Speicheldrüsen ein sehr intensives Gift. 1—2 ccm, in den Rückenlymphsack gespritzt, rufen nach 5—10 Minuten die heftigsten Vergiftungserscheinungen hervor, die sich zunächst durch das Auftreten von Tetanus manifestieren, dem bald völlige Lähmung folgt. „Die Sektion ergibt folgendes: Das Herz schlägt noch einige Minuten anscheinend normal, jedoch erscheinen die venösen Stämme stark mit Blut gefüllt, die Schleimhäute lebhaft injiziert. Vom N. ischiadicus aus lassen sich selbst mit den stärksten Strömen keine Muskelzuckungen mehr auslösen; bei schwächeren Dosen fehlen die tetanischen Erscheinungen, doch kommt es immer zur Lähmung der Extremitätenmuskulatur, die erst nach Verlauf von Stunden wieder schwindet. Später (101) hat KRAUSE angegeben, daß das Gift hauptsächlich auf die nervösen Zentralorgane einwirkt.

Ueber die chemische Natur des Giftes hat besonders HENZE (88) Untersuchungen angestellt. (Vergl. das Kapitel „Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen", Bd. II, 2, p. 85—87.)

3. Die Mitteldarmdrüse (Leber).

Wie bei allen Mollusken ist auch bei den Cephalopoden die „Leber" ein sehr voluminöses Organ, dessen Größe schon auf die Wichtigkeit seiner Funktion schließen läßt. Sie bildet bei den Octo-

poden eine länglich-runde (Fig. 284), bei den Decapoden eine zweilappige braune, von einer dünnen irisierenden Hülle umschlossene Masse. „An jeder Seite nahe der Mittellinie entspringt ein Ausführungsgang, bei den Octopoden am Hinterende, bei den Decapoden etwa in der Mitte des Organes. Beide Gänge vereinigen sich, den Darm umfassend, zu einem kurzen Endstamm, welcher als Achse zwischen den Windungen des Blindsackes verläuft, wo derselbe spiralig gewunden ist und am Ende in diesen eintritt.“ (V. Bauer, 9.)

a) Histologie.

Ueber den histologischen Bau der Cephalopodenleber sind wir leider nicht so genau unterrichtet, wie es mit Rücksicht auf die Bedeutung der Drüse wohl wünschenswert wäre, und insbesondere sind es wieder die mannigfachen geformten Einschlüsse der Zellen, die ihrer Natur nach noch wenig bekannt sind. Nach Joh. Frenzel (71) hätte man in dem Epithel der fest zusammengepreßten acinösen

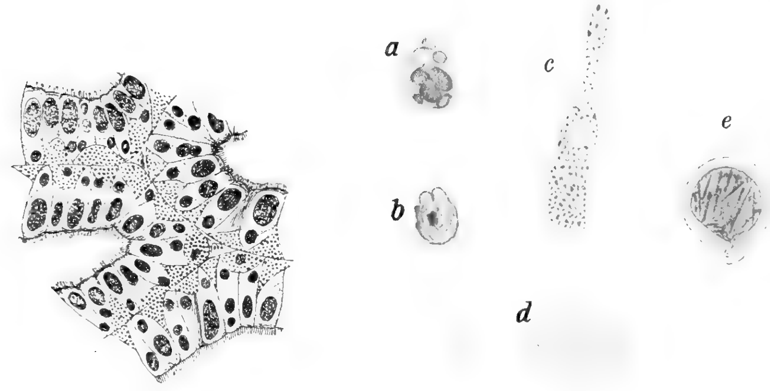


Fig. 289. Fig. 290.

Fig. 289. *Octopus vulgaris.* Schnitt durch die „Leber“. Die Acini sind dicht aneinandergedrängt. An der Basis der „Fermentzellen“ (Keulenzellen) schieben sich die „Kalkzellen“ ein (nach J. Frenzel).

Fig. 290. *Octopus macropus.* a, b und c Leberzellen isoliert (mit Sekretklumpen und Körnchen). e Leberzelle von *Sepia officinalis* mit einem Sekretkörper und eingeschlossenen Kristallen. d eine „Kalkzelle“ (nach P. Enriques).

Drüsenläppchen zweierlei Zellen zu unterscheiden: „Fermentzellen“ und „Kalkzellen“. Die ersteren sollen entweder zahlreiche blasenartige Vakuolen zu einem gemeinsamen Ballen vereinigt enthalten, von denen jede in einer blauen Flüssigkeit 1—2 Krümel von brauner Farbe führt, oder aber es findet sich in jeder Zelle nur eine Vakuole, die einen gelbbraunen bis rotbraunen Klumpen enthält, in dessen Innerem sich Konglomerate von farblosen Kristallstäben befinden. Die Zellen enthalten außerdem zahlreiche große Eiweißklümpchen, sowie Fett und besitzen einen hohen Härchensaum (*Octopus, Sepia*). Die Kalkzellen erscheinen angefüllt mit farblosen Kügelchen und schieben sich, wie man an Schnitten erkennt (Fig. 289), von der Basis her zwischen die Fermentzellen ein. Nach Enriques (62) finden sich in der frischen Leber (*Octopus, Eledone, Sepia*) vorwiegend Zellen, welche in ihrem freien Ende eine gelbliche Masse einschließen (Fig. 290) und sich im isolierten Zustande abrunden. Im Inneren des pigmentierten (im Sommer mehr rötlichen) Körpers finden sich längliche kristallinische Gebilde (Fig. 290 e). Bisweilen liegen

nur vereinzelte kleinere Pigmentkörper im Plasma der Zellen eingebettet. Bei gut genährten Tieren lassen sich derartige Pigmentkörper weder im Darminhalt noch in den Exkrementen nachweisen. Dagegen erscheinen die letzteren bei Hungertieren stark pigmentiert und lassen bei mikroskopischer Untersuchung massenhaft Pigmentkörper erkennen, wie sie sich sonst in den „Leberzellen" finden. Ob diese in toto abgestoßen werden, bleibt zweifelhaft. ENRIQUES betrachtet die Pigmentkörper, deren Farbstoff alkohol- und wasserlöslich ist, als Fermentträger. Außer diesen „Fermentzellen" finden sich noch andere, deren Plasma ganz durchsetzt ist mit roten kleinen Körnchen, die vielleicht auch als Enzyme oder Vorstufen von solchen zu betrachten sind. Endlich kommen noch basal gelegene Zellen vor, die farblose, stark lichtbrechende Kügelchen enthalten (Fig. 290 d) und wohl den „Kalkzellen" FRENZELs entsprechen, aber nach ENRIQUES nicht Kalk führen, sondern wahrscheinlich Reserve-Kohlehydrat enthalten.

CUÉNOT (50, 51) unterscheidet, abgesehen von diesen letzteren, zwei verschiedene Zellenarten, die er als „cellules vacuolaires" und „cellules à boules" bezeichnet (Fig. 291). Die ersteren stehen an Zahl sehr zurück und enthalten bei *Sepia offic.* im freien Ende eine sehr große Vakuole, die, in einer gelben oder rötlichen Flüssigkeit suspendiert, lebhaft rot oder braun gefärbte feste Granula einschließt. Diese letzteren fehlen in den viel kleineren Vakuolen von *Loligo vulgaris.* Bei *Octopus* und *Eledone Aldrovandi* finden sich an Stelle einer Vakuole eine ganze Anzahl kleinere, deren jede einen festen braunen Körper enthält. Von wesentlich anderer Beschaffenheit ist der Inhalt der „cellules à boules". Stets findet sich in denselben (bei *Sepia*) Fett in Form von Tröpfchen, sowie größere und kleinere safranophile Blasen. Im freien Ende dieser Zellen findet sich sehr häufig (aber nicht immer) eine große Vakuole, gefüllt mit gelblichen oder rötlichen Körnern und großen Kristallnadeln, deren Form sehr an Tyrosin erinnert. Die freie Oberfläche dieser Zellen zeigt einen gestreiften Cuticularsaum, der in gewissen Phasen der Tätigkeit schwindet.

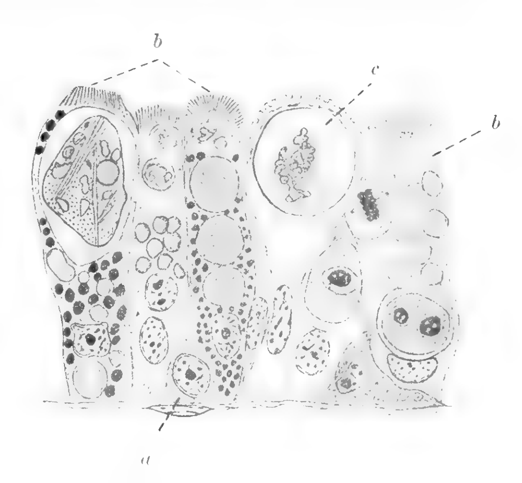


Fig. 291. *Sepia officinalis.* Epithel der „Leber". *a* Ersatzzellen, *b* „cellules à boules" (vgl. Text), *c* „cellules vacuolaires" (nach CUÉNOT).

Zwischen den beiderlei erwähnten, funktionell zweifellos verschiedenen Zellarten finden sich außer den „Kalkzellen" FRENZELs noch andere kleinere Elemente, die CUÉNOT als Ersatzzellen anspricht und die frei von Einschlüssen sind.

Der Magen erscheint ausgekleidet mit einem flimmernden Zylinderepithel und überlagert von einer dicken, manchmal deutlich geschichteten Lage einer nach ENRIQUES wahrscheinlich chitinartigen Substanz. Demungeachtet findet sich an verdauenden Tieren in den Zellen oft massenhaft Fett in Form kleiner, mit Osmium sich schwärzender Tröpfchen (Fig. 292). Auch das Epithel des Blindsackes (Spiralcoecum) flimmert, entbehrt aber der Chitindecke, unterhalb der Cilien befindet sich ein gestreifter Saum, ähnlich dem Cuticularsaum der Darmepithelzellen der Wirbeltiere. An der Fettresorption scheinen diese Zellen sicher beteiligt zu sein, denn man findet sie namentlich im Vorderteil unterhalb des gestreiften Saumes an verdauenden Tieren mit verschieden großen Fetttröpfchen reichlich beladen. Dieser

Auffassung stimmt auch Cuénot (l. c.) bei, während er sich wohl mit Recht dagegen wendet, daß auch die mit einer dicken Cuticula bedeckten Magenepithelien der Resorption dienen. Das Fett, welches sie führen, dürfte eher aus der Cölomhöhle stammen, wie es auch für das Fett in den ebenfalls stark cuticularisierten Epithelzellen des Kropfes von *Blatta* und anderen Orthopteren wahrscheinlich gemacht worden ist. (de Sinety.)

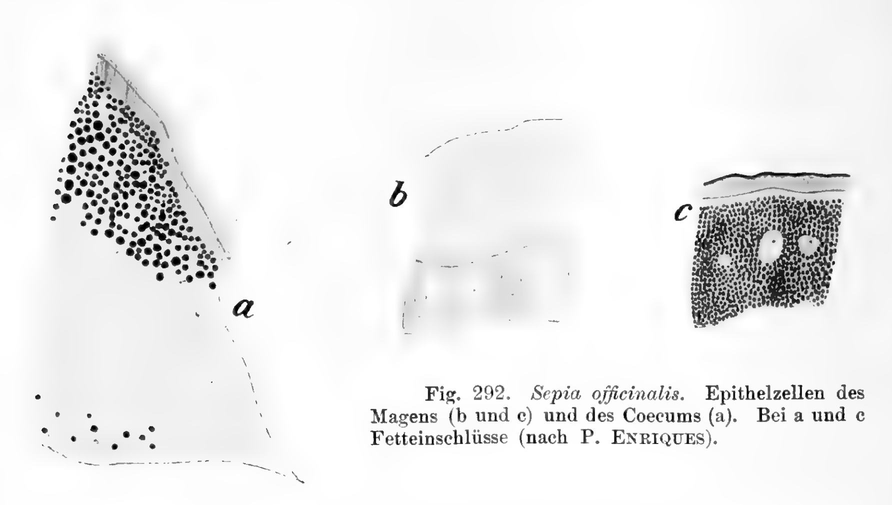


Fig. 292. *Sepia officinalis*. Epithelzellen des Magens (b und c) und des Coecums (a). Bei a und c Fetteinschlüsse (nach P. Enriques).

b) Die Funktionen der Mitteldarmdrüse.

So wenig darüber ein Zweifel bestehen kann, daß die „Leber" der Cephalopoden, wie die aller Mollusken die wichtigste Verdauungsdrüse ist, so sehr ist zu bedauern, daß ihre anderen Funktionen (namentlich die resorptive) noch keineswegs hinreichend klargestellt sind, obschon die Größe der Tiere derartige Untersuchungen besonders erleichtert.

Schon den älteren Beobachtern ist es aufgefallen, daß das Sekret keineswegs immer die gleichen Eigenschaften zeigt. Nach Cuvier bildet die „Galle" von *Octopus* eine orangegelbe Flüssigkeit, während Paul Bert (17) umgekehrt die Farblosigkeit des Sekretes hervorhebt. Auch Bourquelot (26—28) gewann bei einem *Octopus* aus den erst ligierten und nach 10 Minuten angeschnittenen Ausführungsgängen der „Leber" eine geringe Menge Flüssigkeit (etwa 10 Tropfen), welche, ganz farblos, etwas trübe und ein wenig fadenziehend, dem gemischten Mundspeichel der Wirbeltiere glich. In einem anderen Falle, wo die ausgeschnittene Drüse mit den unterbundenen Ausführgängen nach abwärts aufgehängt worden war, füllten sich jedoch die letzteren mit einer braunen Flüssigkeit, welche kleine braune Körperchen enthielt. Nach Krukenberg enthält der von Nahrungsstoffen freie Digestionstraktus bei *Sepiola Rondeletii*, *Sepia offic.* und *elegans*, *Eledone moschata* einen braungelben Verdauungssaft von mehr oder weniger alkalischer Beschaffenheit. Dieses Sekret, welches sich so reichlich in dem Darmrohre angesammelt hatte, daß die Wände desselben prall gespannt waren, verhielt sich, was Farbe und Wirkung anbelangt, in allen Bezirken von Anfang des Magens bis zum Enddarm hin gleichartig. Es enthielt ein kräftig wirkendes, diastatisches Enzym und verdaute

während einer Stunde eine hinzugefügte Flocke rohen Fibrins in alkalischer Lösung (1-proz. Na_2CO_3). Auch LÉON FREDERICQ (65, 67) gibt an, daß bei *Octopus* der Kropf, sowie der Magen und das Spiralcoecum eine große Menge einer braunen Flüssigkeit enthalten, deren Reaktion er jedoch stets deutlich sauer fand; auch CL. BERNARD fand den Verdauungssaft der Cephalopoden sauer, und dasselbe beobachtete P. BERT am Gewebe der Drüse selbst. Extrakte der Leber, welche mit H_2O oder Kochsalzlösungen (0,5—10,0 Proz.) angefertigt worden waren, sollen nach KRUKENBERG stets ohne nennenswerte enzymatische Wirkung sein, während dagegen ältere Glyzerinextrakte (nach etwa 6 Wochen) nicht nur eine starke diastatische Wirkung besaßen, sondern auch im Laufe kaum einer Stunde in neutraler, wie in 1-proz. Sodalösung rohes Fibrin fast vollständig verdauten. „Bei Zusatz von HCl entstand zwar ein Niederschlag, der aber eine Verdauung in 0,1-proz. HCl nicht immer verhinderte und sich, wenn von den Glyzerinextrakten nur geringe, aber wirksame Mengen zugesetzt wurden, auch wieder vollständig löste.“ Stets verlief die Wirkung bei 40° C am energischsten. Unter den organischen Säuren erwies sich besonders die Oxalsäure sehr wirksam (in 0,5—2-proz. Lösung), nicht minder Milch- und Weinsäure; schwächer war die enzymatische Wirkung des Lebersekretes in essigsaurer und am schwächsten in salzsaurer Lösung. Mit dem Leberglyzerinextrakte von *Eledone moschata* erhält man nach KRUKENBERG entschieden eine stärkere fibrinverdauende Wirkung in saurer als in alkalischer Lösung.

Der neutrale Verdauungssaft aus dem Darme von *Loligo vulgaris* verdaute rohes Fibrin sowohl in thymolisierter 1-proz. Sodalösung, als in 0,1-proz. HCl und 2-proz. Essigsäure während weniger Stunden. „Wurde derselbe auf einen Gehalt von 0,2 Proz. HCl gebracht, 4 bis 6 Stunden bei 40° C digeriert und dann durch Soda alkalisiert, so hatte er seine Fähigkeit, rohes Fibrin bei alkalischer Reaktion zu verdauen, eingebüßt. Andererseits gelang es meist in viel kürzerer Zeit, das peptische Enzym in dem auf einen Gehalt an 2-proz. Soda gebrachten Verdauungssafte durch Digestion bei gleicher Temperatur zu zerstören.“ KRUKENBERG vertritt demnach auch in diesem Falle die Ansicht, daß in dem Sekrete der Mitteldarmdrüsen der Cephalopoden zwei verschiedene proteolytische Enzyme, ein tryptisches und ein peptisches, enthalten sind, eine Meinung, der sich in der Folge auch BOURQUELOT anschloß.

L. FREDERICQ (l. c.) behandelte die fein zerkleinerte Mitteldarmdrüse von *Octopus* mit viel Alkohol und extrahierte dann das getrocknete, pulverisierte Gewebe entweder mit Wasser oder mit verdünnter HCl (4—12 ccm rauchende Säure auf 1 Liter Wasser) oder mit Sodalösung (25 ccm gesättigte Lösung von Na_2CO_3 auf 1 Liter Wasser). Die Auszüge verdauten Eiweiß in saurer und auch in alkalischer Lösung, desgleichen vermochten sie Stärke zu saccharifizieren.

Auch BOURQUELOT bereitete sich aus der zuvor mit starkem Alkohol behandelten und getrockneten Drüse ein wässeriges Extrakt, fällte mit Alkohol und sammelte den Niederschlag, welcher, im trockenen Zustand aufbewahrt, seine verdauenden Wirkungen lange unverändert bewahrt. In reinem Wasser gelöst (20 cg auf 20 ccm H_2O) verdaut die Flüssigkeit rohes Fibrin in 7—8 Stunden bei gewöhnlicher

Temperatur; die filtrierte Lösung trübt sich nicht beim Kochen und gibt die Biuretprobe mit der charakteristischen Rotfärbung. Aehnlich verläuft der Vorgang auch, wenn statt Wasser eine schwache Sodalösung benutzt wird. Es dürfte in beiden Fällen wohl auch zur Bildung von Leucin und Tyrosin kommen, denn Bourquelot konnte diese Amidosäuren auch in dem Lebersekret sowie in der Drüse selbst (bei *Octopus* und *Sepia*) nachweisen. Bourquelot steht daher auf Grund seiner Versuche nicht an, in dem Sekret der Mitteldarmdrüse der Cephalopoden ein tryptisches Enzym anzunehmen, welches er für identisch mit dem Trypsin der Wirbeltiere hält. Gleichzeitig soll auch Pepsin vorhanden sein, denn ein Leberextrakt von *Octopus* verdaut Eiweißkörper nicht nur in neutraler und alkalischer Lösung, sowie bei schwach saurer Reaktion, sondern auch bei Vorhandensein freier HCl in dem Verhältnis, wie im sauren Magensaft des Menschen, wobei Syntonin entsteht und mittels der Biuretprobe Albumosen (Peptone?) nachweisbar sind.

Nach Krukenberg soll es sich hier um ein besonderes peptisches Enzym handeln, welches er auch bei *Helix*-Arten fand und deshalb als „Helicopepsin“ zu bezeichnen vorschlug.

Da sich, wie im folgenden noch zu zeigen sein wird, auch dieses angebliche „Helicopepsin“ als einer der vielen Irrtümer Krukenbergs herausgestellt hat, so spare ich die kritische Besprechung seiner „Zweienzym-Theorie“, die sich schon für die Crustaceen als falsch erwiesen hat, für den nächsten Abschnitt (Gastropoden) auf und wende mich noch zu einigen neueren Arbeiten über Cephalopoden-Verdauung.

Nach Cohnheim (42) findet man bei *Eledone* nach mehrtägigem Hungern den Kropf und Magen fast leer, der Darm ist auch leer oder enthält etwas fadenziehende, alkalische Flüssigkeit. „Tötet man das Tier jedoch in voller Verdauung, etwa einige Stunden, nachdem es mehrere *Carcinus* gefangen hat, so ist der Kropf und ebenso der Magen und Darm prall gefüllt mit einer bräunlichen Flüssigkeit, in der noch ungelöste Stückchen von Krebsmuskeln etc. schwimmen. Einen Unterschied zwischen Kropf- und Darminhalt konnte Cohnheim nicht bemerken, auch sieht man, wie ein Druck auf einen Teil des Verdauungsrohres die Flüssigkeit in dem ganzen System gleichmäßig trifft. Der Inhalt reagierte stets alkalisch und gab eine starke rote Biuretreaktion. Der Kropfinhalt löste eine Fibrinflocke in einigen Stunden. Die Extrakte von Kropf, Magen und Darm enthalten weder im hungernden noch im verdauenden Zustande ein fibrinlösendes Ferment. Dies stammt vielmehr aus der ‚Leber‘.“ Das Sekret derselben ließ sich nur bei Tieren im ersten Beginn der Verdauung gewinnen. Cohnheim warf denselben einige Krabben (*Carcinus maenas*) vor und tötete sie dann, wenn sie noch mit dem Ausweiden des ersten Exemplares beschäftigt waren. Dann war der Darm noch leer, und nur im Kropf fanden sich schon Krebsstückchen. In solchen Fällen gelang es, aus der *Eledone*-Leber, in deren beide Ausführgänge Glasröhrchen gebunden waren, mehrere Kubikzentimeter Sekret zu erhalten, welches eine braune, eiweißhaltige, stark alkalisch reagierende Flüssigkeit darstellt, die eine Fibrinflocke bei Zimmertemperatur in wenigen Stundem löst.

Mit diesen Angaben von Cohnheim, die sich auf *Eledone* be-

ziehen, stehen die von FALLOISE (63) und ENRIQUES (62) in auffallendem Widerspruch. Der letztere findet das Sekret während der Verdauung stark sauer („intensamente acido"). Auch der Darminhalt soll in der Mehrzahl der Fälle sauer reagieren, nach einer reichlichen Mahlzeit aber wohl auch alkalisch. Auch nach FALLOISE ist das Sekret sauer, reich an Eiweißkörpern, im nüchternen Zustande braun gefärbt, während der Verdauung farblos. Die Braunfärbung wird bedingt durch Massen von Zelldetritus, welche in den Pausen der Nahrungsaufnahme an den Darm abgegeben werden. Diese bestehen 1) aus Zelltrümmern mit (bei *Sepia* großen, bei *Octopus* kleineren) Vakuolen, welche eine bräunliche oder rötliche Flüssigkeit und meist lebhaft braun oder rot gefärbte Konkretionen enthalten; 2) aus ovoiden Massen, die in einer farblosen Hülle alle Arten von farblosen, gelben oder roten Körnchen und Kugeln und nadelförmige Kristalle enthalten. Die Vakuolen entstammen den Vakuolenzellen der Leber, die braunen kristallinischen Massen den Körnerzellen. FRENZEL und ENRIQUES halten diese Substanzen für noch ungebrauchte Fermente, während CUÉNOT aus dem Umstande, daß sie zwischen den Perioden der Nahrungsaufnahme im nüchternen Zustande abgesondert werden, während zur Zeit der Verdauung sich nur dünnflüssiger, farbloser Saft in den Darm ergießt, auf eine exkretive Tätigkeit der Leber schließt.

Wird die von einer derben Kapsel umgebene, ungemein weiche und fast zerfließliche Leber mit Wasser extrahiert, so erhält man nach COHNHEIM einen heller oder dunkler braun gefärbten, eiweißreichen Auszug von schwach alkalischer Reaktion, der mit Essigsäure einen reichlichen Niederschlag gibt. Nach Entfernung des Eiweißes durch Erhitzen zeigt das Filtrat eine starke Biuretreaktion und gibt einen sehr reichlichen Phosphorwolframsäureniederschlag. Sättigung mit Ammonsulfat erzeugt eine spärliche, vielleicht aus Albumosen bestehende Fällung; das ammonsulfatgesättigte Filtrat gibt auch noch starke Biuretreaktion, enthält also echtes Pepton. Dieses wird durch Phosphorwolframsäure vollständig gefällt; doch ist im Filtrat dieser Fällung noch eine beträchtliche Menge N enthalten. Es gab stets die MILLONsche Reaktion, auch ließ sich daraus Leucin gewinnen. (COHNHEIM.)

Werden solche wässerige Extrakte der Autodigestion bei schwach alkalischer Reaktion unter Chloroformzusatz unterworfen, so verschwindet die Biuretreaktion nach 2—3 Tagen, ohne daß jedoch eine merkliche Verminderung des Eiweißgehaltes selbst nach Wochen zu konstatieren war. COHNHEIM schließt daher auf die Anwesenheit von einem (oder mehreren) Fermenten, welche Peptone mäßig schnell, Eiweiß aber sehr langsam spalten (Erepsin). Immer war die Wirkung der Extrakte der Drüse viel schwächer, als die des Sekretes selbst, und eine Fibrinflocke wurde erst in etwa 24 Stunden gelöst. In einer angesäuerten Probe fand COHNHEIM die Biuretreaktion noch nach 31 Tagen erhalten, während sie in einer ebensolchen, aber nach einer Stunde wieder alkalisch gemachten Probe verschwand.

Von Eiweißspaltungsprodukten fand sich in solchen Wasserextrakten nach 17—32 Tagen außer Leucin und Tyrosin auch Lysin, Arginin und Histidin. Ein Teil derselben ist schon in der frischen Leber enthalten, ein anderer entsteht erst beim Stehen des Extraktes aus Pepton resp. Eiweiß. Daß die Octopoden-

leber auch ein fettspaltendes Enzym, sowie eine Amylase (Diastase) enthält, war schon den älteren Autoren bekannt. Cohnheim machte auch auf die energisch labende Wirkung aufmerksam. „Frische Milch wird durch den auf Lackmus deutlich alkalisch reagierenden Leberextrakt fast momentan zur Gerinnung gebracht, ebenso schnell wie durch wirksamen Magensaft.“ Die Bedeutung dieser auffallenden Erscheinung bleibt hier, wie in vielen anderen Fällen, vorläufig ganz unklar.

Ein Wort muß noch über die Bedeutung des sogenannten „Pankreas“ der Cephalopoden gesagt werden, einer kleinen, weißlichen Drüsenmasse, die bei den Octopoden an der Austrittsstelle der Ausführgänge in das Leberparenchym eingebettet ist, bei *Sepia* die Gänge selbst in Form traubiger Anhänge besetzt und bei *Loligo* der Lebergangwand ein stark verdicktes drüsiges Aussehen gibt. Das Sekret der die einzelnen Läppchen auskleidenden Drüsenzellen, welche periodisch abgestoßen werden, wirkt angeblich schwach proteolytisch, ohne übrigens die Wirksamkeit der Fermente des Lebersekretes irgend zu beeinflussen. (Falloise.)

Besitzt die Cephalopodenleber auch eine resorptive Funktion? Diese Frage wird zurzeit noch verschieden beantwortet. Während die einen ihr diese Bedeutung zuerkennen (besonders Cuénot), wird sie von anderen (Enriques, Cohnheim, Falloise) durchaus in Abrede gestellt.

Von rein anatomischen Gesichtspunkten aus scheint es allerdings wenig wahrscheinlich, daß durch die engen Kanäle, welche die „Leber“ mit dem Magen verbinden, Verdauungsprodukte in dieselbe sollten eindringen können. Falloise (l. c.) drückt sich in dieser Beziehung sehr bestimmt aus: „Le contenu de l’estomac et du coecum ne pénètre pas dans les canaux hépatiques. Les liquides colorés injectés à l’animal, le chyme chargé de grains de carmin après repas fréquents composés de Crabes colorés, ne se retrouvent ni dans les canaux, ni dans le foie, quelque soit le moment, où l’on sacrifie l’animal. L’excitation des nerfs viscéraux en dépit des contractions énergiques, qu’elle provoque, ne fait pas non plus pénétrer ces substances colorés dans l’hépatopancréas.“ Mit diesen Angaben stehen die von Cuénot (47, 50, 51) in direktem Widerspruch. Er injizierte in die Leibeshöhle von Krabben leicht lösliche und intensiv färbende Substanzen (Indigkarmin, Säurefuchsin, Jodgrün) und bot sie dann sofort Octopoden als Futter an. 24 Stunden später wurden die Cephalopoden getötet und die Lokalisation der Farbstoffe im Verdauungstrakte festgestellt. Hat man Jodgrün verwendet, so erscheint nach Cuénot die ganze Leber — und nur diese — braungrün gefärbt, wobei nach Ausweis der mikroskopischen Untersuchung der Farbstoff in den Vakuolen der Zellen (cellules vacuolaires) eingeschlossen ist. Indigkarmin findet man in denselben oft in Form von Nadelbüscheln auskristallisiert. Alle anderen Leberzellen (cellules à boules) bleiben frei, doch schien es Cuénot, als ob bei Fütterung mit Krabben, welche mit ammoniakalischer Karminlösung injiziert worden waren, jene Zellen den Farbstoff teilweise gespeichert hätten. Feste Partikel, auch wenn sie noch so fein waren, ließen sich in der Leber niemals nachweisen. Cuénot injizierte eine Krabbe mit einer Aufschwemmung von Karmin und Indigo und verfütterte sie einem *Octopus*. Nach 24 Stunden fanden sich Karminkörnchen mit anderen

tierischen Resten im Kropf, im Magen, im Spiralcoecum und im Darm, dagegen keine Spur davon in der Leber. Umgekehrt waren Indigokristalle in den Leberzellen reichlich vorhanden, während der ganze Darmtrakt frei von diesem Farbstoff war. CUÉNOT schließt aus seinen Versuchen, daß die Leber der Cephalopoden gerade so wie die der Gastropoden auch der Resorption, allerdings nur gelöster Substanzen, dient. Dem Einwand, daß die injizierten Farbstoffe vielleicht im Darm resorbiert wurden und dann erst aus dem Blute von den Leberzellen aufgenommen (ausgeschieden) wurden, sucht CUÉNOT durch den Hinweis auf die Tatsache zu begegnen, daß direkt ins Blut gebrachtes Indigkarmin ausschließlich durch die Nieren ausgeschieden wird. Diese wurden aber in den angeführten Versuchen stets frei von Farbstoff gefunden, der demnach von den Leberzellen zurückgehalten und erst mit den abgestorbenen Vakuolenzellen durch den Darm entfernt wird.

COHNHEIM (l. c.), der auch die Aufnahme gelöster Substanzen seitens der Cephalopodenleber bestreitet, stützt sich dabei hauptsächlich auf Versuche, bei welchen der ausgeschnittene, mit der Leber noch im Zuammenhang stehende Magendarmkanal von *Octopus* mit einer verdünnten Lösung von Jodnatrium in Seewasser gefüllt und in reines Seewasser versenkt wurde. Nach mehreren Stunden ließ sich dann in der Außenflüssigkeit reichlich (NaJ) nachweisen, dagegen fehlte es im Innern des Darmes sowie auch in der Leber. So sicher hieraus auf eine Resorption im (überlebenden) Darm zu schließen ist, so wenig beweisend scheint mir der Versuch gegen die Annahme einer solchen in der Leber, denn es wäre wohl denkbar, daß die mechanischen (übrigens unbekannten) Bedingungen für das Eintreten von Flüssigkeit aus dem Magen (Blindsack) in die Drüse wohl im lebenden Tier, nicht aber im ausgeschnittenen Verdauungskanal gegeben sein könnten.

Berücksichtigt man die sicher nachgewiesene Resorption in der sonst so ähnlich gebauten „Leber“ der Schnecken und Muscheln, sowie auch anderer mit drüsigen Anhängen (Leberschläuchen) des Mitteldarmes ausgestatteten wirbellosen Tiere (Crustaceen, Arachniden, gewisse Anneliden u. a.), so erscheint von vornherein sehr wahrscheinlich, daß trotz der anscheinend wenig günstigen anatomischen Verbindungen auch die „Leber“ der Cephalopoden in dieser Beziehung keine Ausnahme bilden dürfte; wenn sie gleich nicht, wie in manchen anderen Fällen (Dekapoden, Aphrodite, Spinnen) die einzige Stätte der Resorption der Verdauungsprodukte darstellt.

Auch CUÉNOT behauptet dies keineswegs, betrachtet vielmehr in Uebereinstimmung mit ENRIQUES das Spiralcoecum mit seiner reich gefalteten Schleimhaut als das die Fettresorption vermittelnde Organ. In den Zellen finden sich während der Verdauung stets mehr oder weniger reichlich Fetttröpfchen. Nach FALLOISE dringt, wie sich durch Fütterung mit gefärbter Nahrung nachweisen läßt, ein Teil des Magenchymus in den Blinddarm ein. (CUÉNOT bestreitet dies ausdrücklich.) Schon die beträchtliche Länge des eigentlichen, mit einem flimmernden Epithel ausgekleideten Darmes (Dünndarmes) läßt schließen, daß derselbe wohl kaum nur der Ausscheidung unverdaulicher Nahrungsreste dienen dürfte, sondern auch für die Resorption von Belang ist.

In dieser Beziehung lassen die Versuche Cohnheims (42) keinen Zweifel übrig. Er experimentierte, wie schon erwähnt, mit dem herausgeschnittenen überlebenden Darm, und brachte denselben in das durch einen Sauerstoffstrom arterialisierte Blut des Tieres (*Octopus*), wo er bis zu 20 Stunden lebendig und resorptionsfähig bleibt. Als Resorptionsmaterial verwendete Cohnheim Pepsin-Pepton aus Kasein (Plasmon) in Seewasser gelöst, so daß der Salzgehalt bis auf den etwas höheren Kalkgehalt dem des Seewassers, also auch dem des Octopodenblutes entsprach. Nach Beendigung eines Versuches wurde der mit der Lösung gefüllte Darm entleert. Er enthielt dann eine schleimige Flüssigkeit, der Menge nach etwa ebenso viel, wie eingeführt war. Neben Schleim fand sich darin koagulierbares Eiweiß und noch reichlich Pepton. Leucin und Tyrosin konnte nicht nachgewiesen werden. In der Außenflüssigkeit (Blut), welche klar, tiefblau (Hämocyanin) und geruchlos war und keine Biuretreaktion gab, fanden sich nach Entfernung des Eiweißes (Hämocyanin) durch Kochen mit Essigsäure beträchtliche Mengen von N, der zum Teil durch Phosphorwolframsäure fällbar war. Es ließ sich Leucin und Tyrosin sowie Lysin und Arginin nachweisen, so daß demnach unter den gegebenen Bedingungen der Darm der Octopoden eingeführtes Pepton nicht als solches, sondern in Form seiner kristallinischen Spaltungsprodukte resorbiert. Da auch im lebenden Tier die Bedingungen ganz ähnliche sind, indem das venöse Blutsystem um den Verdauungskanal herum einen weiten Blutsinus bildet und der Darm so gewissermaßen in seinem Blute schwimmt, so dürfte eine Uebertragung der am überlebenden Darm gefundenen Resultate auf die normalen Verhältnisse im lebenden Tier wohl gestattet sein. Dafür sprechen auch Versuche Cohnheims, bei welchen Jodnatrium zur Resorption gelangte. Wurde der ausgeschnittene Darm mit einer verdünnten Lösung von NaJ in Seewasser gefüllt und in Blut versenkt, so ließ sich am nächsten Morgen das JNa reichlich in der Außenflüssigkeit, aber gar nicht mehr in der im Darmlumen befindlichen Flüssigkeit nachweisen. Es war durch die lebenden Zellen restlos nach außen geschafft worden. Dabei ist noch bemerkenswert, daß am Ende des Versuches die Menge des Darminhaltes gegen den Anfang nicht oder nur unerheblich vermindert war, so daß hier also ein Stofftransport ohne gleichzeitigen Wasserstrom vorzuliegen scheint. (Cohnheim.)

Sehr häufig werden bei wirbellosen Tieren in gelöster Form aufgenommene Nährstoffe in den betreffenden Zellen zunächst in feste Form übergeführt und als Reservematerial gespeichert. Dies gilt vor allem von Kohlehydraten und Eiweißkörpern, während das Fett in der Regel in Gestalt kleinerer oder größerer Tröpfchen im Zellplasma abgelagert wird. Fett und Eiweißkügelchen (seltener Eiweißkristalle) gehören in den die Resorption vermittelnden Zellen zu den häufigsten Einschlüssen. Nächst diesen ist es das Glykogen, welches, und zwar gerade bei den Mollusken, als Reservestoff vielfach eine sehr große Rolle spielt und sich, abgesehen von anderen Zellen, auch in der „Leber" findet. Als um so auffallender muß es daher gelten, daß bei den Cephalopoden nicht nur die Muskeln, sondern auch die Mitteldarmdrüse (Leber) anscheinend immer glykogenfrei ist. Zwar hat Bourquelot das Vorkommen dieses Kohlehydrates hier mit

Bestimmtheit behauptet, doch konnte HENZE (88) dies nicht bestätigen. Er erhielt aus wässerigen Leberauszügen von Octopoden nach Ausfällung mit Jodquecksilber-Jodkalium und HCl durch Alkohol sehr geringe Mengen einer Substanz, die zwar noch immer Biuretreaktion erkennen ließ, ohne jemals Braunfärbung mit Jodlösung zu zeigen. Nach kurzem Erwärmen mit verdünnten Säuren erhält man jedoch eine Flüssigkeit, die stark FEHLINGsche Lösung reduziert und auch mit Phenylhydrazin zu reagieren scheint. Es wurde früher schon erwähnt, daß nach ENRIQUES die sogenannten „Kalkzellen" der Leber nicht Kalk, sondern wahrscheinlich ein Reserve-Kohlehydrat enthalten, welches dann aber sicher nicht Glykogen ist.

Es war schon früher davon die Rede, daß CUÉNOT auf Grund der Tatsache, daß im nüchternen Zustande aus der Leber der Cephalopoden ein durch massenhafte braune Vakuolen und Körner dunkel gefärbter Saft entleert wird, während das zurzeit der Verdauung gelieferte Sekret farblos ist, der Leber eine exkretorische Funktion zuschreibt und jene braunen Zelleinschlüsse als „Exkrete" betrachtet. „Il y a une alternance régulière entre la secretion du liquide digestif incolore, au moment de repas, et le rejet des debris hépatiques colorés, dans les intervalles de ceux-ci, qui montre bien que foie à une double fonction, diastasique et excretrice." Tatsächlich findet man die gleichen gefärbten Körper resp. Zelltrümmer in lange Schleimfäden eingeschlossen, auch im Rektum oder im Wasser des Aquariums. CUÉNOT injiziert einer *Sepia* eine verdünnte Lösung von Jodgrün oder Echtrot E in Seewasser und fand nach 24 Stunden sowohl die Nieren wie insbesondere die Leber, und zwar hier die Vakuolen in den „cellules vacuolaires" lebhaft grün gefärbt. Sie wurden schließlich in den Darm ausgeschieden.

C. Die Gastropoden (Schnecken).

1. Nahrungsaufnahme.

Während die Cephalopoden durchwegs räuberische Fleischfresser sind, finden wir bei den Schnecken eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Ernährung wie bei den Arthropoden. Neben ausschließlich phytophagen Gattungen und Arten finden sich ebenso ausschließliche Karnivoren und endlich solche, welche, wenn auch vorwiegend auf Pflanzennahrung angewiesen, doch auch tierische Kost nicht verschmähen. Zu den reinen Pflanzenfressern gehören fast durchwegs die Landpulmonaten, doch finden sich unter ihnen auch Omnivoren sowie andererseits „Spezialisten", die sich ähnlich wie viele Raupen auf ganz bestimmte Pflanzen beschränken. Es sind in dieser Beziehung in neuerer Zeit namentlich von STAHL (159) sehr eingehende Untersuchungen angestellt worden. „Die omnivoren Schnecken fressen mit Vorliebe süße Pflanzenteile, Früchte, Wurzeln, z. B. besonders gern die der Möhre (*Daucus carota*); auch Fleischkost wird von *Limax agrestis* und *Arion empiricorum* gern genossen, wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen, was bei *Helix*-Arten niemals vorkommt. Da sämtliche omnivore Arten in der Natur nur selten die ihnen zusagende Nahrung finden, so machen sie sich, durch die Not gedrungen, an die verschiedensten Pflanzen heran,

die ihnen aus diesen oder jenen Gründen nicht sympathisch sind. Von solchen Pflanzen oder Pflanzenteilen werden dann immer nur geringe Mengen aufgenommen, kleine Bruchteile der Massen, die sie von zusagenden Speisen vertilgen." (Stahl.) Ganz anders als die omnivoren Schnecken, welche alle Pflanzenteile verzehren, die weder zu hart noch durch besondere Geschmackseigenschaften ausgezeichnet sind, verhalten sich die Spezialisten, von denen Stahl *Limax maximus* (*cinereo-niger*) *L. cereus* und *Arion subfuscus* nennt, die sich, wenigstens im Freien, fast nur von Pilzen ernähren.

Interessant sind die Angaben Stahls über die im übrigen ja sattsam bekannte Gefräßigkeit der Schnecken. Er betont, daß die omnivoren Landschnecken im Freien fast immer in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustand gefunden werden, selbst wenn sie hier unter den günstigsten Bedingungen leben, indem die ihnen am meisten zusagende Nahrung sich in ihrem Bereiche nur selten in genügender Menge finden dürfte. „Bekommen solche Tiere dann eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Freßtätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort, und man hört vom Abend bis zum Morgen das Geräusch, welches die mit spitzen Zähnchen besetzte Radula beim Abraspeln der Pflanzenteile verursacht."

Bei hochgradiger Aushungerung nach 3-wöchentlichem Fasten sah Yung (174) Weinbergschnecken schon in 3 Stunden den achten Teil ihres Körpergewichtes an Kohlblättern aufnehmen. In einem Versuche von Stahl fraßen 4 frisch eingesammelte Weinbergsschnecken während der ersten 24 Stunden von Kartoffelscheiben 1,6 g pro Stück (ca. den 13. Teil des Gewichtes des Tieres inklusive Schale). Exemplare von *Helix hortensis* verzehrten am ersten Tage etwa 1 dzg (Möhrenwurzel, Salat) pro Kopf, ca. den 17. Teil ihres Körpergewichtes. Frisch gefangene *Arion empiricorum* verschlangen am ersten Tage je $4^1/_2$ g Kartoffel (beinahe den vierten Teil ihres Körpergewichtes), am folgenden Tage nur noch 2,6 g. Zehn kleine Ackerschnecken (*Limax agrestis*) vertilgten am ersten Tage von einem jungen Kürbis, welcher in Scheiben geschnitten ihnen dargeboten wurde, 0,15 g pro Stück (beinahe den dritten Teil ihres Gewichtes), am folgenden Tage nur noch 0,5 g und tags darauf noch weniger. Viel weniger wird geleistet, wenn man den Tieren solche Pflanzenteile bietet, wie sie sich an ihren gewöhnlichen Standorten finden. Die Gartenschnecke (*H. hortensis*) sieht man im Sommer bei Regenwetter in Gärten und Hecken mit Vorliebe die Blätter von *Corylus* benagen. Mit jungen Haselzweigen zusammengebracht, hatten sie aber selbst nach zwei Tagen nur so spärliche Löcher in die Blätter gemacht, daß eine Gewichtsabnahme kaum zu bemerken war (Stahl). Aehnlich verhält sich *H. pomatia* gegenüber jungen Trieben und Blättern des Weinstockes, an denen diese Schnecken im Frühjahr oft dennoch beträchtlichen Schaden anrichtet. Es darf daraus geschlossen werden, daß die genannten Pflanzen über gewisse Schutzmittel verfügen, durch welche sie gegen Schneckenfraß mehr oder weniger gesichert sind, von denen dann noch die Rede sein wird.

Sehr viele *Helix*-Arten nähren sich im Freien ganz vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen, dies gilt nach Stahl z. B. von *Helix hortensis*, *fruticum* und *arbustorum*, während *H. pomatia*, vor allem aber *Limax agrestis* und *Arion empiricorum* frischen, lebenden Pflanzen viel gefährlicher werden. Kleinere *Helix*-Arten, wie *H. lapi-*

cida, ferner Clausilien, *Bulimus detritus* sind nach STAHL ebenso harmlos oder noch harmloser wie *H. hortensis.*

Diese letztere bevorzugt Algen, welche auf Baumrinden wachsen und machte RATHAY auf eigentümliche, wellenförmige Zeichnungen aufmerksam, welche von dieser Schnecke herrühren. Sie weidet an den Stämmen der Salweiden, Eschen, Ahorn, Erlen, Buchen etc. die dünne Algenschicht ab, die hauptsächlich von Pleurococcus gebildet wird, wobei sie, allmählich emporsteigend, den Kopf abwechselnd nach rechts und links bewegt und die Rinde säubert.

Nächst den Algen erfreuen sich bei den Landschnecken die Flechten großer Beliebtheit. Sie dienen vorwiegend den kleinen Arten an Bäumen und Felsen (Clausilien, Pupen), aber auch den größeren (*Limax arborum*) zur Nahrung. Vielfach werden Blätter nur der auf ihnen wuchernden Pilze wegen angegriffen. So zerfrißt nach GEYER (75) *Succinea putris* die großen Blätter der Pestwurz und des Huflattichs, wenn sie von Pilzen infiziert sind, und ebenso Schafgarbe, wenn sie von Mehltau befallen ist. Nur wenige unserer Landschnecken sind als typische Raubtiere zu bezeichnen. Es gehören hierher vor allem die Gattungen *Vitrina*, *Daudebardia* und *Hyalina*. „In lebhafter Bewegung greifen sie Regenwürmer, Insektenlarven, Asseln, Schnecken und selbst ihresgleichen an und bemächtigen sich derselben mit Hilfe des mächtig ausgebildeten Schlundkopfes, der weit herausgestülpt werden kann, und der Radula mit langen spitzen Zähnchen. Zu den Fleischfressern zählen auch die Paludinen des Wassers, die mit weit vorgestreckter Schnauze den Schlamm durchsuchen und Würmern nachjagen. (GEYER, l. c.)

Die meisten unserer Süßwasserschnecken (*Lymnaeus*, *Planorbis*) verhalten sich aber im wesentlichen den zarteren *Helix*-Arten gleich. „Die Schnelligkeit, mit welcher diese Tiere die Glaswände der Aquarien von dem Algenüberzuge reinigen, ist sattsam bekannt, und in ganz derselben Weise säubern sie auch die untergetauchten Teile der Wasserpflanzen. Solange ihnen noch Algen zur Verfügung stehen, lassen sie die lebenden Teile unberührt. Ist aber der Algenüberzug erschöpft und fehlen abgestorbene oder absterbende Blätter, so machen sich die gefräßigen Tiere auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen zerstört werden.“ (STAHL.)

Nach GARTENAUER (73) besteht der Mageninhalt der Süßwasserpulmonaten fast stets aus kleinen Steinchen, Rudimenten von Chitinpanzern, Diatomeenschalen u. dgl., zwischen welchen sich zahlreiche Pflanzenteile befinden, „von welch letzterer Kost *Limnaea* den Blättern von *Lemna minor* einen besonderen Geschmack abzugewinnen scheint und dieselben in erstaunlicher Quantität konsumiert“.

Die Vorliebe der schwächeren *Helix*-Arten für abgestorbene Pflanzenreste beruht nun nicht darauf, daß sie ihnen etwa reichere Nahrung bieten, sondern ist, wie STAHL zeigte, wesentlich darin begründet, daß gewisse Substanzen (Schutzstoffe), welche ihnen die lebenden Teile ungenießbar oder schwer genießbar machen, aus den abgestorbenen Geweben verschwunden sind.

Als solche chemische Schutzstoffe fungiert in vielen Fällen Gerbsäure, seltener Oxalsäure (Kaliumbioxalat), ätherische Oele oder Bitterstoffe. Sehr häufig sind es auch mechanische Einrichtungen (Borstenhaare, Feilhaare, namentlich auch Verkieselung

der Zellmembranen, sowie Schleim und Gallertbildung), durch welche Pflanzen gegen Schneckenfraß geschützt erscheinen. In dieser Hinsicht spielen auch die sogenannten Rhaphiden in zahlreichen Fällen eine höchst wichtige Rolle.

Es ließ sich, wie Semon (153) bemerkte, daran denken, ob nicht auch die Kalkspikula in der Haut vieler Seetiere einen wirksamen Schutz gegen räuberische fleischfressende Meeresschnecken bieten. Doch scheint dies nicht der Fall zu sein, denn Holothurien, ja selbst die starr gepanzerten Seesterne bieten für viele Arten die wesentlichste Nahrung. Semon beobachtete, wie ein *Tritonium nodiferum* von 28 cm Länge ein 21 cm langes Exemplar von *Holothuria Poli* verschlang, wobei der Rüssel der Schnecke eine wichtige Rolle spielt. In einem anderen Falle bewältigte eine gleichartige Schnecke einen *Asterias* von 134 g Gewicht mit einem Scheibendurchmesser von 260 mm. „In 4 Stunden war der Seestern in das Innere der Schnecke aufgenommen, bis auf eine Armspitze, die noch nach 8 Stunden aus dem Rüssel der Schnecke herausragte. Am nächsten Morgen war auch diese Spitze verschwunden. Während der Aufnahme und der Verdauung, die etwa 24 Stunden in Anspruch nimmt, lagen die betreffenden Schnecken regungslos auf demselben Fleck. Die übrigen Schnecken kriechen aber von allen Seiten zu einem solchen Platze herbei, wo ein Echinoderm ergriffen und verzehrt wird. In einem Falle entriß ein größeres *Tritonium*, das später hineingekommen war, einem kleineren eine schon halb verschlungene Holothurie.

Trotz der unglaublichen Gefräßigkeit oder vielleicht gerade infolge derselben vermögen namentlich Landschnecken völlige Nahrungsentziehung erstaunlich lange auszuhalten, und zwar nicht nur während des 4—5 Monate währenden Winterschlafes, sondern auch während der warmen Jahreszeit, wenn etwa infolge andauernder Trockenheit die Bedingungen für die Nahrungsaufnahme fehlen. Yung gibt an, daß eine *Helix pomatia*, die absichtlich kühl und trocken gehalten wurde, in eingedeckeltem Zustande 20 Monate lang anscheinend völlig normal geblieben war.

Zu den typischen Algenfressern gehören unter den Meeresschnecken die Aplysien. „Scharenweise weiden sie auf den Tangwiesen des Meeresbodens. Es ist anziehend, zu sehen, wenn zu den Tieren im Aquarium mit Algen (*Ulva*) bewachsene Steine gebracht werden; von allen Seiten kommen sie angekrochen, um die Steine abzugrasen, und binnen wenigen Stunden sind alle kahlgefressen.“ (Leitfaden für das Aquar. der Zool. Stat. Neapel, 1894.) Aber auch einzellige Algen (Diatomeen) findet man bisweilen in großer Menge im Verdauungskanal manchmal so massenhaft, daß die Exkremente fast nur aus den Schalen derselben bestehen. Mitunter, aber wohl mehr zufällig, werden auch kleine Gastropoden aufgenommen. (Enriques.) Infolge der Langsamkeit des Kauaktes sieht man Aplysien oft tagelang ununterbrochen fressen, indem sie mit ihrer Radula Ulvenblätter in kleine Stücke zerschneiden. Dabei findet man die im Kropf angehäuften und dicht zusammengepreßten Stückchen von etwa 1 bis 4 qcm in der Fläche im wesentlichen ganz unverändert, so daß eine verdauende Wirkung des Sekretes der Speicheldrüsen wohl ausgeschlossen erscheint. Dagegen ist, worauf Enriques ausdrücklich hinweist, die mechanische Bedeutung der beiden hinter dem Kropf

gelegenen Kaumagen für die weitere Zerkleinerung der Pflanzenteile von größter Bedeutung. Hier werden die großen Blattstückchen weiter zerteilt, um dann zum großen Teil wieder in den Kropf zurückzukehren und nun erst während eines mehrtägigen Aufenthaltes der Verdauung zu unterliegen. Für die Phyllobranchen und Hermäen sollen nach TRINCHESE (162, 163) Chlorophyllkörner den wichtigsten Nahrungsbestandteil bilden. Bei *Ercolania* sp. beobachtete er, daß sie Algenzellenwände einschnitten und aussaugten. *Hermaea dendritica* fand er an Ulven fressend. HECHT dagegen gibt an, daß dieses Tier „dévore les conches superficielles des *Codium tomentosum*“. Aber obgleich er weiter die pflanzliche Ernährung für alle Ascoglossen konstatiert, und obschon namentlich auch die meisten älteren Autoren über den herbivoren Charakter derselben einig sind, so hat doch in neuerer Zeit wieder v. JHERING die Meinung aufgestellt, die Angehörigen dieser Gruppe saugten „die weiche Körpersubstanz der Korallen, Schwämme und anderer Tierstöcke“ aus. Ganz in Uebereinstimmung mit TRINCHESE hat neuerdings L. BRÜEL (31) sehr genau an *Hermaea* festgestellt, daß diese Schnecke wirklich Algenzellen eröffnet und aussaugt. „Setzt man ein Exemplar von *Hermaea*, das einige Tage gehungert hat und nun absolut leere Vorder- und Mittel-



Fig. 293. *Idalia elegans*. a im Begriffe, eine Ascidie (*Polycarpa*) anzufressen. b die Schnecke im Innern einer Ascidie; die Vorderwand des Gehäuses der letzteren teilweise entfernt, um die Schnecke in ihrer Lage zu zeigen (nach H. PROUHO).

darmhöhlen aufweist, an *Bryopsis plumosa*, so stellt es seinen Körper bald in die Längsrichtung eines der Stämmchen — namentlich kleinere Tiere auch wohl eines Fiederzweiges — ein, drückt sein Mundfeld, das mit den beiden seitlichen Lippen zusammen die Gestalt einer Rinne hat, jenem runden Stämmchen der Länge nach fest an und ritzt nun sehr rasch durch Längsbewegungen seines Radulazahnes (die Radula ist, wie überall in der Gruppe, einzeilig) die Zellmembran. Dann beginnt das Saugen, welches alsbald den ganzen Inhalt der Alge von beiden Seiten her in langsame Bewegung setzt. Nach einiger Zeit geht die Strömung plötzlich wieder rückwärts aus dem Pharynx in die Pflanze.“

Das Saugen geschieht durch abwechselnde langsame Dilatation und plötzliche Kontraktion des Pharynx, wobei ein Teil der eingesogenen Nahrung, soweit sich diese noch oralwärts von der Strecke stärkster Zusammenziehung befindet, immer wieder ausgetrieben wird.

Ein interessantes Beispiel karnivorer Meeres-Nacktschnecken liefert *Idalia elegans*, welche Ascidien (*Cynthia tuberosa*, *Polycarpa varians*, Fig. 293) eröffnet und deren Hüllen völlig auffrißt. H. PROUHO (141)

hat den Vorgang in allen seinen Einzelheiten beobachtet. Durch eine mit der Radula hergestellte, ziemlich große Oeffnung dringt die Schnecke ins Innere ein, so daß nur die Rückenkiemen herausragen. Sie verweilt dann einige Tage in dem Gehäuse und verzehrt während dieser Zeit den Weichkörper. Sie greift nicht wahllos beliebige Ascidien an, sondern bevorzugt gewisse Arten.

Auch unter den Schnecken gibt es, was man auf den ersten Blick kaum glauben würde, Formen, welche sich von planktonischen Organismen nähren. Dies gilt vor allem von den räuberischen Ianthinen, welche mittels eines selbstverfertigten Flosses an der Wasseroberfläche schweben und außer Mikroplankton auch Velellen, ja selbst *Lepas* verzehren. Nach Simroth (158a) sollen die Zähne der Radula in diesem Falle die Rolle eines Seihapparates für Mikroplankton spielen. Unter den planktonischen Mollusken ernähren sich nach Schiemenz die thecosomen Pteropoden von kleinen Organismen (Lohmann fand viele Coccolithen in Pteropoden) bezw. Detritus, welchen sie sich durch einen Flimmerapparat nach der Mundöffnung zuwirbeln; die Gymnosomen sind arge Räuber, die sich vornehmlich von den Thecosomen ernähren. Dazu sind sie besonders angepaßt. Sie haben die verschiedenartigsten Saugnäpfe genau so wie die Cephalopoden, um sie unter plötzlicher Hervorschleuderung an die Schalen der Thecosomen anzuheften und diese so zu fangen. Schiemenz konnte sogar beobachten, wie kleine Gymnosomenlarven bei Annäherung eines Thecosomen aus den kräftig entwickelten Hautschleimdrüsen plötzlich einen langen Schleimfaden ausstießen und damit ihre Beute fingen.

„Ist nun ein Thecosom gefangen und der Gymnosom macht sich daran, ihn aufzufressen, so zieht ersterer sich in die Schale zurück. Allein das hilft ihm nichts, denn der Gymnosom hat weit ausstülpbare Hakensäcke und einen ebensolchen Rüssel, welche in die Schale gezwängt werden und den Thecosomen aus der Schale herausfressen. Die kleinen Gymnosomenlarven kriechen dabei manchmal halb oder dreiviertel in die Schalen von *Crescis* und *Limacina* hinein."

Die Gymnosomen selbst fallen den größeren Planktonmollusken (*Phyllirhoë* und den großen Heteropoden) zum Opfer. Treffen, sagt Keferstein, in enger Gefangenschaft Pneumodermen mit gefräßigen Firolen und Phyllirhoën zusammen, so werden sie bald Gegenstand ihrer Verfolgung. Auch Krebse, Quallen, selbst kleine Fische werden angegriffen und auch Artgenossen nicht verschmäht. Am gefräßigsten scheinen die mit einer großen Greifzunge ausgestatteten Carinarien zu sein: man kann nicht genug staunen, wenn man sie kleine Fischchen, die an Größe ihnen selbst nur wenig nachstehen, ergreifen und hinunterwürgen sieht (zit. nach Steuer). Nach Brockmeier machen sogar die trägen Süßwasserschnecken unter Umständen Jagd auf Plankton. „Bekanntlich vermögen zahlreiche Wasserschnecken an der Oberschicht, dem sogenannten Flüssigkeitshäutchen, entlang zu gleiten. Die Schnecke (Limnaea) bleibt dann oft einige Zeit an derselben Stelle der Wasseroberfläche und senkt etwas den vorderen Teil der Kriechsohle. Durch die Tätigkeit der Wimpern wird dann der organische Inhalt der obersten Wasserschichten auf der Kriechsohle nach hinten geschoben und sammelt sich dort an. Nach Beendigung des Fanges führt die Schneeke ihren

Kopf nach hinten, leckt die Beute weg und setzt dann die unterbrochene Reise fort, um vielleicht an einer anderen Stelle dasselbe Spiel zu wiederholen.“ (Nach STEUER zit.)

2. Der Verdauungsapparat und die Verdauung der Schnecken.

Als Typus soll hier, weil physiologisch zurzeit am besten bekannt, unsere Weinbergschnecke (*Helix pomatia*), mit der übrigens bezüglich der allgemeinen Bauverhältnisse des Darmkanales auch die Arten der gehäuselosen Gattungen *Arion* und *Limax* im wesentlichen übereinstimmen, zunächst Besprechung finden.

Die als Anfangsteil des Darmes eingezogene Körperhaut am Vorderende begrenzt bei *Helix* die Querspalte des Mundes, der in den sehr muskulösen eiförmigen Schlundkopf führt, auf dessen Rückenseite die Speiseröhre beginnt, in deren Anfangsteil beiderseits die Ausführgänge der Speicheldrüsen münden (Fig. 294 A). Unmittelbar hinter dem oberen Rande der Mundöffnung liegt der Kiefer, eine quere, hornige Lamelle von bräunlicher Farbe (Fig. 294 B, C). Er ist leicht gekrümmt und

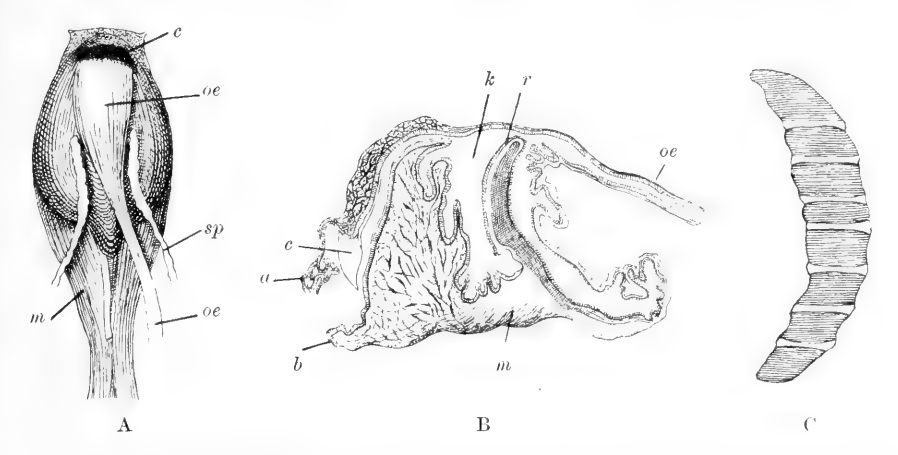


Fig. 294. *Helix pomatia.* A Schlundkopfmasse, vom Rücken her gesehen. *c* Kiefer, *oe* Speiseröhre, *sp* Speicheldrüsen, *m* Rückziehmuskel. B Sagittalschnitt der Pharynxmasse. *a* Oberrand der Mundöffnung, *b* Unterrand, *c* Kiefer, *k* Mundhöhle, *r* Radula, *m* Muskeln der Pharynxwand. C Kiefer (nach VOGT und YUNG).

trägt eine Reihe von 7 Längsrippen. Von der Radula und ihrem Bau war schon früher die Rede. Im Ruhezustande ist die Schlundkopfhöhle durch den Vorsprung der Radula in zwei Kammern geteilt (Fig. 294 B). Werden aber die Radulamuskeln in Bewegung gesetzt, so stoßen sie die Radula nach vorn und drücken zugleich die Decke der Schlundhöhle herab. Wenn sich dann dieselbe wieder erhebt, entfaltet sich die Radula aufs neue, und der Gipfel ihrer Falte legt sich an die Decke des Einganges der Speiseröhre. Die von der Radula zerriebenen Nahrungsstoffe werden so von ihr bis zum Anfang des Darmes geführt. Dieser Mechanismus, welcher die Radula nicht nur als einen Kauapparat, sondern auch gewissermaßen als ein Schluckorgan erscheinen läßt, war bereits CUVIER bekannt. (VOGT und YUNG.) Ueberall, wo die Cuticula der Mundhöhle nicht verhornt ist, werden Wimpern gefunden. Sie sind besonders auf der Medianlinie der Decke am Anfang des Schlundes und in der Nähe der Speicheldrüsenmündungen zahlreich. Ohne Zweifel helfen sie mit bei der Weiterbeförderung der Nahrungsteilchen, da der Flimmerstrom von vorn nach hinten gerichtet ist. Der Oesophagus geht ohne scharfe Grenze in den Magen über, der nur eine einfache Erweiterung des Darmrohres darstellt und keine spezi-

fischen Verdauungsdrüsen enthält (vgl. Fig. 295). Außen liegen ihm die großen Speicheldrüsen in Gestalt zweier weißer, oben miteinander kommunizierender Lappen auf. Der Darm (Mitteldarm) folgt dann im weiteren Verlaufe den Schalenwindungen bis zur vorletzten. Hier (vor der Zwitterdrüse) bildet der Darm einen kurzen Blindsack, auf dessen konkaver Seite der Ausführungsgang der Verdauungsdrüse einmündet. Von da an biegt sich der Darm auf sich selbst zurück und dringt in die Leber ein, aus welcher er nach einer Windung austritt, um längs des Lungensackes bis zum After zu verlaufen.

In bemerkenswerter Weise abweichend gebaut erscheint der Magen bei *Planorbis* und *Limnaeus*. In beiden Fällen läßt er drei Abteilungen erkennen, von denen die mittlere als stark muskulöser „Kaumagen“ entwickelt ist (Gartenauer, 73). Die ziemlich komplizierte Anordnung der Muskulatur hat Gartenauer sehr

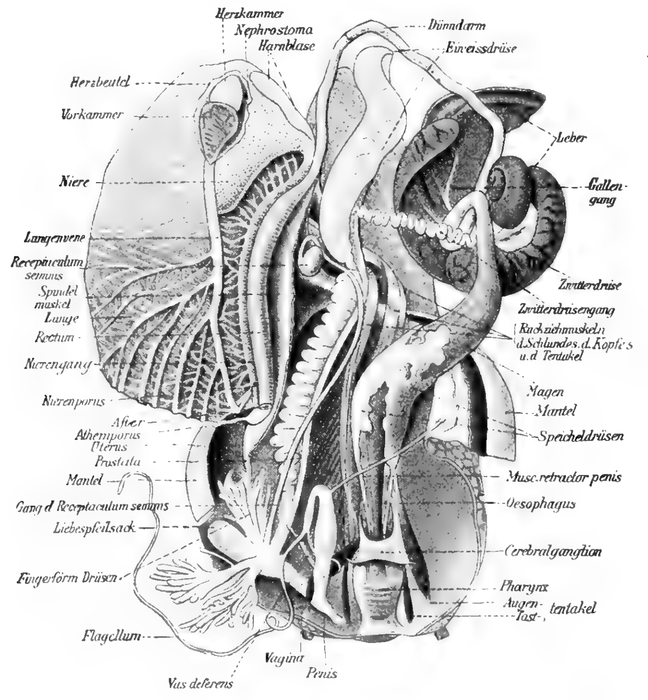


Fig. 295. Weinbergschnecke. Innere Anatomie (nach Hatschek und Cori).

eingehend geschildert und beschreibt 7 abwechselnde Ring- und Längsmuskelschichten. Schon Cuvier (Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, T. 1—4, Paris 1817) hat die Wirkung des Organes der des Muskelmagens der Vögel verglichen („C'est un véritable gésier ressemblant pour la forme et pour la composition de ses parois à celui d'un oiseau granivore. Lister l'à comparé un peu moins heureusement à celui d'un poisson muge“), und Gartenauer hält den Vergleich in Anbetracht der „Leistungsfähigkeit in der Zermalmung relativ harter Gebilde, die die Tiere mit ihrer Nahrung aufnehmen“, für durchaus gerechtfertigt. Wie schon früher erwähnt wurde, besitzt auch der Magen vieler Opisthobranchier den Charakter eines Kaumagens.

Von den drüsigen Anhangsgebilden des Darmkanales nehmen zunächst die Speicheldrüsen die Aufmerksamkeit in Anspruch, die in vielen Fällen eine sehr

mächtige Entwicklung erreichen und Sekrete produzieren, deren Beschaffenheit oft weit abweicht von der der Absonderungen, welche man bei Wirbeltieren als „Speichel“ zu bezeichnen gewöhnt ist. Am ehesten lassen sich nach Bau und Funktion die Speicheldrüsen der Landpulmonaten mit typischen Wirbeltierspeicheldrüsen vergleichen, während bei vielen Meeresschnecken die gleiche Bezeichnung nur insofern gerechtfertigt erscheint, als das Sekret in die Mundhöhle bezw. nach außen entleert wird.

a) Speicheldrüsen (Helix).

Die Speicheldrüsen von *Helix pomatia* hat bereits SWAMMERDAM sehr genau beschrieben und in der Folge ist namentlich der feinere Bau wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (LEYDIG, BARFURTH, SEMPER, R. MONTI und A. LANGE). Jede der beiden Drüsen, deren Farbe bei Heliciden weiß, bei *Arion* und *Limax* gelb und bei Süßwasserpulmonaten dunkelgelb ist, besteht aus einer großen Zahl kleiner Läppchen, von denen jedes seinen eigenen Ausführgang besitzt und die großen Sekretionszellen enthält. Jede derselben ist nach LEYDIG „in ein zartes, bindegewebiges Beutelchen gebettet; letzteres verlängert sich in einen dünnen Stiel und verbindet sich dadurch mit dem gemeinsamen Ausführungs- oder Sammelgang, dessen Innenfläche bei *Limax* ein Flimmerepithel zu haben scheint“. Das Vorkommen eines solchen ist dann für *Limax* und *Limnaeus* auch von SEMPER und

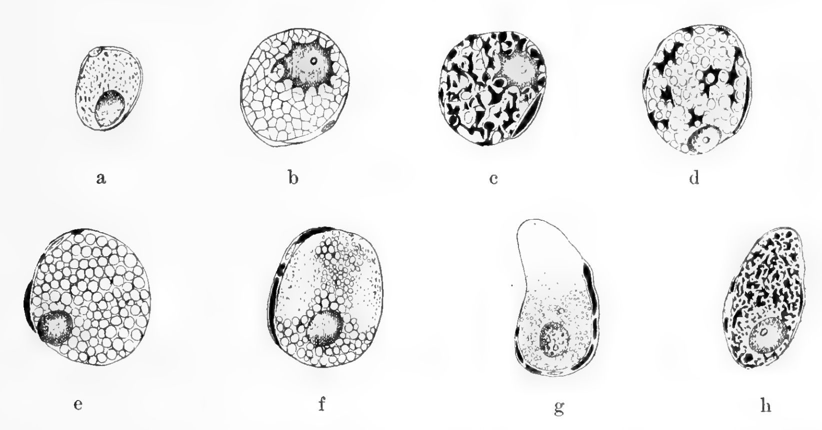


Fig. 296. *Helix pomatia.* Speicheldrüsenzellen. a Ruhestadium, b beginnende Sekretion, c Bildung von Speichelkugeln mit zwischengelagertem Glykogen (schwarz), d und e Zunahme der Speichelkugeln, Abnahme des Glykogens, f und g die Sekretgranula (Speichelkugeln) beginnen zu zerfallen, h Regeneration der Zelle unter reichlicher Ablagerung von Glykogen (nach BARFURTH).

BARFURTH selbst in den kleinsten Sammelröhren bestätigt worden, und A. LANGE konnte bei *Limnaeus* an einem Zupfpräparat bei starker Vergrößerung sogar in der Nähe einer Sekretionszelle beobachten, wie unter Wimperung das Sekret fortgeschafft wurde. Dagegen fehlt Flimmerepithel bei *Helix* und *Arion.*

Bei Untersuchung von Schnitten durch die in geeigneter Weise gehärteten und gefärbten Drüsen (von *Helix*) fällt sofort auf, daß niemals alle Zellen gleichmäßig oder (bei Doppelfärbungen) gleichartig gefärbt erscheinen. „Die verschieden gefärbten Zellen stehen so bunt nebeneinander, daß jeder Gedanke an gleichmäßige Sekretionsvorgänge ausgeschlossen sein muß“ (LANGE, 110). Es wird dies im allgemeinen begreiflich, wenn man berücksichtigt, daß die in Rede stehenden Drüsen eigentlich als Gruppen einzelliger Drüsen aufgefaßt werden müssen, worauf schon LEYDIG hinwies. An Präparaten, die mit Sublimatkochsalzlösung fixiert

und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurden, fallen neben zahlreichen intensiv blauen Zellen auch viele andere auf, die durch Eosin rot tingiert erscheinen. Die ersteren enthalten Mucin, während die letzteren davon frei sind.

Um das Bild einer völlig ruhenden Speicheldrüse zu gewinnen, untersuchte Barfurth (3) eine *H. pomatia*, die 5 Monate in Winterruhe eingedeckelt verbracht hatte. Die Zellen der in Alkohol gehärteten Drüse waren klein, färbten sich nicht mit Hämatoxylin und zeigten ein dichtes, leicht granuliertes Plasma. Füttert man eine aus dem Winterschlaf erweckte *Helix* mit feuchtem Brot, so lassen sich mit der fortschreitenden Verdauung an den Speichelzellen charakteristische Veränderungen feststellen, die offenbar mit ihrer Tätigkeit in Zusammenhang stehen. Leider weichen die Angaben der einzelnen Autoren in wesentlichen Punkten voneinander ab, so daß eine Neuuntersuchung sehr erwünscht wäre. Nach Barfurth werden die Speichelzellen „einige Stunden nach der Fütterung größer und entwickeln in ihrem Leibe ein großmaschiges Plasmanetz, in dessen Lücken eine helle, leicht glänzende Substanz eingelagert ist. Der Kern hat ein zackiges Aussehen, da er Fortsätze ausschickt, die mit dem Plasmanetz zusammenhängen (Fig. 296). Hämatoxylin färbt nur den Kern blau, alles andere bleibt farblos.“ „In einem folgenden Stadium kommt es nun innerhalb der Maschen des Protoplasmanetzes zur Bildung von eigentümlich glänzenden Kugeln (‚Speichelkugeln‘), deren Menge allmählich zunimmt.“ Sie werden durch Hämatoxylin nicht, durch Jod glänzend gelb gefärbt und stellen eine Vorstufe des eigentlichen Sekretes (Mucigen) dar. Barfurth beobachtete das erste Auftreten dieser Speichelkugeln bei einem *Limax cinereoniger*, der 38 Tage gehungert hatte und dann Brot bekam, 7 Stunden nach der Fütterung. Gleichzeitig mit der Entstehung der Kugeln läßt sich in den Zellen das Auftreten von Glykogen konstatieren. „Nach Alkoholeinwirkung bildet es Klümpchen und Streifen zwischen dem Protoplasmanetz. Es nimmt an Menge zu, bis die Bildung der Speichelkugeln einen gewissen Grad erreicht hat; nachher nimmt es ab, während sich die Zahl der Speichelkugeln vermehrt, und eine Zelle, die ganz vollgepfropft ist mit diesen Kugeln, enthält kein Glykogen mehr.“ In der Folge zerfallen dann die Kugeln zu einer feinkörnigen Masse, die sich mit Hämatoxylin blau färbt (Mucin) und ausgestoßen wird, worauf sich die Zelle unter Vermehrung des Plasmas wieder regeneriert.

Was nun die Beschaffenheit des Sekretes und seine physiologischen Wirkungen betrifft, so liegen darüber ebenfalls ziemlich ausführliche Mitteilungen vor.

Yung (174) gibt an, daß die in die Mundhöhle ergossene, etwas zähe Flüssigkeit zahlreiche durchsichtige, rundliche Bläschen und körnige Trümmer von Speichelzellen enthält und ohne irgendeine verdauende Wirkung lediglich mechanisch das Kauen der Nahrung erleichtert. Auch Semper (154) schreibt den Speicheldrüsen (von *Helix*) nur eine mechanische Wirkung zu, indem ihr Sekret „das zerkleinerte Futter in einen leichtflüssigen Schleim einhüllt und so das Fortführen durch die Wimpern des Schlundes ermöglicht“. Ob es außerdem auch noch eine digestive Wirkung auszuüben imstande ist, läßt er dahingestellt. Krukenberg (103, 104) hat dann das Sekret auf eine etwaige diastatische Wirkung geprüft, aber stets erfolglos. Nach A. Lange (110) ist das Sekret „feinkörnig, klar, durchsichtig und schleimig-wässerig“. Beim Stehen an der Luft wird es fadenziehend, worauf später eine Art von Gerinnung eintritt. „Setzt man einem frischen Sekrettropfen stärkeren Alkohol zu, so tritt sofort Gerinnung ein, Wasserzusatz dagegen verzögert die Gerinnung. Auffallend ist die starke Alkaleszenz.“ Ein Versuch, Mucin nach den von Hammarsten angegebenen Methoden nachzuweisen, mißglückte. Glykogen, welches, wie schon erwähnt, in einem ge-

wissen Stadium der Tätigkeit in den Drüsenzellen mikrochemisch nachweisbar ist, fehlt im Sekret vollkommen. Um auf ein etwaiges amylolytisches Enzym zu prüfen, wurden die Speicheldrüsen von mehreren, 8 Tage lang mit feuchtem Schwarzbrot gefütterten *Helix pomatia* zerkleinert und mit einer Stärkelösung (1 : 1000) 24 Stunden bei 38 ° C digeriert. Im Filtrat ließ sich nach Entfernung des Eiweißes durch Kochen mit Essigsäure weder Stärke noch Zucker nachweisen, während eine Kontrollprobe (ohne Drüsensubstanz) eine positive Stärkereaktion gab. Es erinnert dieses Resultat an ähnliche, früher mitgeteilte Erfahrungen mit der „Leber" von Spinnen. Eine Nachprüfung dieser Angaben LANGEs erscheint dringend wünschenswert. Da sich auch keine proteolytische Wirkung des Speichels nachweisen ließ, so erscheint der Schluß wohl gerechtfertigt, daß der Speichel der Heliciden (und wohl auch der nackten Pulmonaten) „nur deshalb in die Mundhöhle sezerniert wird, um eine mechanische Wirkung auszuüben, d. h. er soll die in den Mund geführten Bissen anfeuchten und mit seinem Schleim überziehen, damit sie um so schneller in den Darmkanal gelangen, um dort verdaut zu werden".

Die Erörterung der Säuredrüsen einiger Meeresschnecken erfolgt an anderer Stelle (vgl. Bd. II, 2, p. 65—76).

b) Die Mitteldarmdrüse (Leber) der Schnecken.

1. Allgemeines.

Diese bei allen Mollusken so mächtig entwickelte Drüse spielt auch bei den Schnecken die bei weitem wichtigste Rolle für die Verdauung und Resorption. Ueber die allgemeine Morphologie der Gastropodenleber besitzen wir eine zusammenfassende Arbeit von H. FISCHER (64), auf welche hier verwiesen werden kann.

Speziell bei *Helix* füllt die „Leber" den geräumigen Eingeweidesack fast allein aus und umschließt den größten Teil des Darmes jenseits des Magens. Sie zerfällt in zwei große, wieder in kleinere Unterabteilungen getrennte Lappen, deren jeder mit einem besonderen Ausführgang in den bekannten Blindsack des Darmes mündet. Der obere kleinere, spiralige Lappen füllt im wesentlichen die zwei letzten Windungen des Gehäuses aus, während der große, mehr flache Unterlappen die nächsten Windungen zum großen Teile erfüllt (Fig. 295).

Die Beschreibung, welche E. YUNG gegeben hat, entspricht nicht ganz dem wirklichen Sachverhalt (oder richtiger, sie bezieht sich nur auf den größeren Unterlappen der Leber): „Elle est composée de quatre lobes, divisés eux-mêmes en lobules . . . Sa structure est celle d'une glande folliculaire, dont les follicules sont extrèmement ramifiés. Chaque follicule possède un petit canal excréteur et tous les canaux excréteurs des différents lobules aboutissent dans un grand canal collecteur commun." (YUNG meint hiermit offenbar den sehr weiten Ausführungsgang des großen Unterlappens, der aus zwei mächtigen Hauptästen zusammenfließt und an der konkaven Unterfläche des umgeschlagenen Leberlappens stets sehr deutlich hervortritt.) Es ist aber nicht schwer, sich von der Existenz eines anderen kaum minder großen Ausführungsganges zu überzeugen, dessen Verlauf und Mündung allerdings etwas versteckter liegt, und welcher das Sekret des kleineren, spiraligen Oberlappens in den Blindsack ergießt.

Mit Rücksicht auf später mitzuteilende Tatsachen ist es wichtig, gerade diese Verhältnisse genau zu berücksichtigen.

Ihrem feineren Bau nach, über welchen wir zuerst Barfurth (4) Angaben verdanken, ist die Leber der Gastropoden überhaupt, also auch die von *Helix*, als eine zusammengesetzte acinöse Drüse zu bezeichnen, „deren Hauptstämme sich vielfach verästeln und deren Drüsenelemente wieder außerordentlich mannigfach verzweigte Follikel bilden“ (Barfurth). Die Oberfläche der Leber, namentlich auch die konvexe Außenseite des Unterlappens, wird von der Körperwand (d. h. der Wand des Eingeweidesackes) direkt bedeckt. Versucht man, dieselbe an dem in Alkohol gehärteten Organe abzuziehen, so überzeugt man sich leicht, daß diese derbe Hülle vielfach Fortsätze in die Lebersubstanz hineinerstreckt, welche sich oft tief zwischen die Follikel einsenken. Die untere konkave Fläche des großen Leberlappens ist, wie zuerst Barfurth feststellte, von einer besonderen Membran überzogen, „die nach außen zu von bindegewebigen Elementen und nach der Leber zu hauptsächlich aus Muskelfasern gebildet wird“, deren besondere Funktion uns später noch zu beschäftigen haben wird. Schon Leydig hatte bei *Paludina* das Vorkommen von Muskeln „sowohl im Bauchfellüberzug der Leber als auch zwischen den Follikeln“ konstatiert, und Barfurth fand auch bei *Arion* unregelmäßig zerstreute Bündel von glatten Muskelfasern, welche sich zwischen und um die Follikel hinziehen. Diese selbst sind im übrigen durch lockeres Bindegewebe miteinander verbunden, welches, bei *Arion* am reichsten entwickelt, auch in der Leber von *Helix* in mächtigen Zügen auftritt und sofort durch seinen eigentümlichen Bau auffällt, der von dem, was man bei Wirbeltieren als Bindegewebe zu bezeichnen pflegt, weit abweicht. Die große Bedeutung, welche, wie zuerst Barfurth gezeigt hat, den wesentlichsten Elementen desselben für die Glykogenspeicherung zukommt, macht es erforderlich, mit ein paar Worten auf den feineren Bau dieses wichtigen Gewebes einzugehen. Schon Leukart (Frey und L., Lehrb. der Anat. der wirbellosen Tiere, 1847, p. 438) hatte an den Gefäßen von Gastropoden eine äußere „Lage von großen, glashellen Zellen“ wahrgenommen, „die auch in anderen Fällen bei den Gastropoden statt einer äußeren Zellgewebeschicht vorkommt“. Leydig sprach dann zuerst bestimmt aus, daß diese Zellen „im ganzen Körper überall da vorkommen, wo bei höheren Tieren das Bindegewebe sich findet“, und gab ihnen deshalb den Namen „Bindesubstanzzellen“. Barfurth bezeichnet sie daher als „Leydigsche Bindesubstanzzellen“. Gerade die Armut an eigentlichem Plasma charakterisiert diese Elemente am meisten, welche einen wandständigen Kern besitzen und sich frisch durch einen eigentümlichen Glanz auszeichnen.

Untersucht man dieselben an Alkoholpräparaten oder nach Behandlung mit Osmiumsäure, so wird man oft von der Aehnlichkeit mit gewissen Pflanzenparenchymen überrascht, indem jede Zelle von einer ziemlich dicken und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichneten Membran umhüllt ist, während der Inhalt meist homogen und völlig durchsichtig erscheint. Behandelt man einen Schnitt aus einer mit absolutem Alkohol gehärteten Leber mit Jodjodkaliumlösung oder besser noch mit Jodglyzerin, so färben sich, falls die Schnecke vorher gut gefüttert war, fast alle Bindesubstanz-

zellen braungelb, manche heller, manche dagegen tief mahagonibraun infolge ihres Glykogengehaltes. Bei Osmiumfärbung erkennt man, wie später noch zu erwähnen sein wird, daß dieselben Elemente in der Regel auch Fett in Form kleiner Tröpfchen oder Körnchen enthalten. Die Größe und damit natürlich auch die Deutlichkeit der besonders um die kleineren „Gallengänge" herum reichlich entwickelten Bindesubstanzzellen hängt sehr wesentlich von ihrem Füllungszustande, also vor allem der Menge des in ihnen enthaltenen Glykogens ab. Daher kommt es, daß das Bindegewebe allerorts viel deutlicher und anscheinend massiger entwickelt ist, wenn die Schnecken einige Zeit vorher reichlich gefressen haben, während bei Hungertieren die einzelnen Acini dichter beisammen liegen und durch schmalere Bindegewebsschichten getrennt werden.

Was nun das eigentliche Follikelepithel anlangt, so hatte bereits früher mehrfach der durch Farbe und Form auffallende Inhalt mancher Zellen der Molluskenleber Beachtung gefunden. Aber erst Barfurth lieferte eine eingehendere Beschreibung derselben bei *Arion* und *Helix*, die in allen wesentlichen Punkten als durchaus zutreffend bezeichnet werden muß, und auf die daher auch bezüglich aller Details hier verwiesen werden kann.

Man gelangt am raschesten zu einer vorläufigen Uebersicht der komplizierten Verhältnisse, wenn man einfach einen dünnen Schnitt einer in Alkohol gehärteten Leber in Glyzerin oder in Nelkenöl untersucht. An jedem derartigen Präparat erkennt man sofort die in den verschiedenen Richtungen durchschnittenen Follikel, getrennt durch Züge des schon erwähnten großzelligen (parenchymatischen) Bindegewebes und ausgekleidet mit einer einfachen Schicht von Zellen, unter welchen sich immer leicht drei nach Form und Inhalt gänzlich verschiedene Arten unterscheiden lassen.

„Die Follikel selber zeigen sich von sehr unregelmäßiger Form, oft als einfache Schläuche, oft vielfach ausgebuchtet und verzweigt . . . zuweilen ist der Follikel nur ein knopfförmiger Buckel, der einem kleinen Ausführgang direkt aufsitzt, häufiger aber verzweigt er sich mehrmals. Hat man dementsprechend Schnitte aus der Mitte eines Leberlappens vor sich, so sieht man oft von dem ursprünglich follikulären Bau des Organs wenig oder gar nichts mehr. Hier gleicht der Follikel einem großen Sack, dessen Wände unregelmäßig ein- oder vorgetrieben sind, der mit Epithelzellen und Sekrettropfen vollgepfropft erscheint." (Barfurth.)

2. Die „Sekretzellen" der Leber bei Helix

(„Keulenzellen" J. Frenzel, „Fermentzellen" nach Barfurth).

Im Follikelepithel fallen an Alkoholpräparaten vor allem bauchige, länglich-ovale, helle Gebilde auf, in deren Innerem runde oder unregelmäßig gestaltete, in den verschiedensten Nuancen gelb oder braun gefärbte Kugeln oder Klumpen liegen (Fig. 297), welche man auch massenhaft frei in jedem frischen Zupfpräparat der Leber findet. „Diese Kugeln liegen immer in einem Bläschen, welches seinerseits direkt vom Protoplasma der Zelle umschlossen wird. Die Farbe der Kugeln variiert vom Gelben bis Tiefbraunen; ihre Zahl ist schwankend: meist zwar findet man nur eine in einem Bläschen, oft aber auch 2, 4 oder mehr . . . Zuweilen liegen mehrere Kugeln ineinander ge-

schachtelt oder mehrere kleine in einer großen oder um eine große." (Barfurth.) Der Name „Fermentzellen", welchen Barfurth diesen für die Schneckenleber so überaus charakteristischen Elementen gegeben hat, ist zugleich der Ausdruck einer ganz bestimmten Ansicht über die physiologische Bedeutung derselben, welche darin bestehen soll, „Ferment" zu produzieren. Dieser Ansicht schloß sich in der Folge auch J. Frenzel an, welcher dieselben Gebilde als „Keulenzellen" oder „keulenförmige Fermentzellen" zu bezeichnen vorschlug.

Die Gründe, welche zugunsten einer solchen Auffassung geltend gemacht wurden, können freilich kaum als überzeugend gelten. Denn daß die angebliche Löslichkeit der braunen Kugeln in Wasser, Glyzerin, sowie in verdünnten Säuren oder Alkalien an sich nichts für den Charakter derselben als einer Fermentsubstanz beweisen könnte, leuchtet ohne weiteres ein. Ebensowenig läßt sich dies auch von der weiteren Beobachtung Barfurths sagen, wonach die „Fermentkugeln" durch Osmiumsäure schon nach kurzer Einwirkung (5 bis 10 Minuten) „tiefbraun bis schwarz" gefärbt werden. Die Untersuchungen Nussbaums, auf welche er sich hierbei beruft, können hierfür in keiner Weise verwertet werden, da es sich herausgestellt hat, daß die Schwärzung durch Osmiumsäure durchaus nicht als charakteristisch für enzymbereitende Zellen gelten kann.

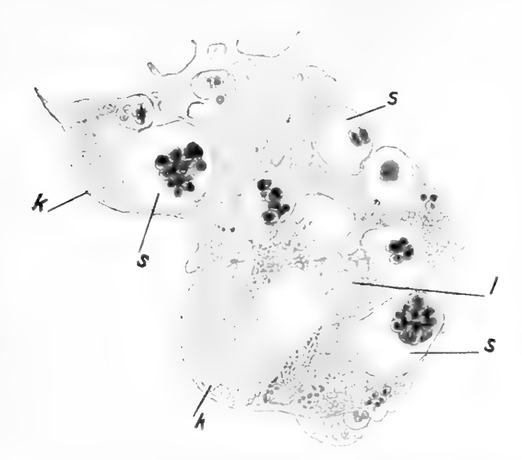


Fig. 297. *Helix hortensis* (Hungertier). Schnitt durch die Leber. Die großen, mit farblosem Saft gefüllten Sekretblasen (*s*) enthalten klumpige, dunkelbraune Massen (Sekretballen). Neben diesen bemerkt man vakuolisierte Resorptionszellen (*l*) und Kalkzellen (*k*) (nach Biedermann und Moritz).

Dazu kommt noch, daß weder die Wasserlöslichkeit noch Schwärzung durch Osmiumsäure überhaupt als charakteristisch für die gelben oder braunen Einschlüsse der „Fermentzellen" gelten können. Nach eigenenen, sehr zahlreichen Beobachtungen an *H. pomatia* und vor allem an *H. hortensis*, welche letztere Art sich zu histologischen Untersuchungen besonders gut eignet, lösen sich die dunkelbraunen Inhaltskörper der betreffenden Zellen weder frisch noch auch nach Alkoholhärtung in Wasser oder Glyzerin. Barfurth gibt an, daß in Leberstückchen, welche frisch auf einige Zeit (6—24 Stunden) in destilliertes Wasser gelegt werden, der Inhalt der Fermentzellen nachher extrahiert sei. „Dementsprechend sind die braunen Kugeln weder in den Fermentzellen, noch auch in der Flüssigkeit zu finden, die ganze Flüssigkeit aber hat einen brauen Farbenton angenommen, weil sich die Fermentkugeln in ihr gelöst haben; steht das Gefäß ganz ruhig, so bildet sich besonders auf dem Boden eine braune Schicht." (Barfurth.) Dasselbe soll noch rascher bei Behandlung der Leberstückchen

mit Glyzerin geschehen. Es ist nun allerdings richtig, daß in beiden Fällen der entsprechend zerkleinerten Lebersubstanz gelöster, braungelber Farbstoff entzogen wird, man kann sich jedoch mit Bestimmtheit davon überzeugen, daß es sich hier nur um den Uebergang einer in der Leber selbst bereits während des Lebens vorhandenen Farbstofflösung handelt. Dagegen kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß die braunen Kugeln während des Lebens innerhalb der sie umschließenden Bläschen in Lösung gehen. Wählt man Exemplare von *H. hortensis* einige Zeit (2—8 Tage), nachdem sie reichlich gefressen haben, so findet man in jedem kleinen Stückchen Leber, welches frisch, ohne Zusatz, mit einem Deckglas bedeckt, nach leichtem Drucke auf dasselbe untersucht wird, massenhaft „Fermentzellen“, welche fast alle dasselbe typische Aussehen zeigen: Jede umschließt eine große, mit einer klaren, gelben Flüssigkeit gefüllte ovale oder mehr rundliche Blase, in deren Innerem ein oder zwei runde, ziemlich stark lichtbrechende Tropfen oder Kugeln von gleicher Farbe wie die umgebende Flüssigkeit liegen. Bei Zusatz von destilliertem Wasser vergrößern sich diese Blasen merklich (durch Osmose) und werden immer blasser gefärbt, während gleichzeitig, wenn das Wasser recht langsam einwirkt, körnige Gerinnungen im Blaseninhalt entstehen, die, anfangs sehr klein und punktförmig, ziemlich rasch wachsen und schließlich kleine Bröckel bilden, die in deutlicher, zitternder Molekularbewegung begriffen sind. Schließlich platzt das Bläschen, während gleichzeitig der tropfenförmige Inhaltskörper sich plötzlich trübt und entfärbt, ohne sich jedoch zu lösen. Offenbar handelt es sich um eine Art von Gerinnung unter dem Einfluß des zutretenden Wassers. Die dunkel granulierten runden Gebilde entziehen sich dann leicht dem Blick des Beobachters unter der Menge von Zellen und Zelltrümmern, die in ähnlicher Weise durch Wasserwirkung verändert erscheinen, so daß man an eine Lösung denken könnte, die aber sicher nicht erfolgt.

Viel spärlicher als diese mit gelbem flüssigen Inhalt gefüllten „Sekretblasen“ finden sich in solchen Fällen andere farblose oder leicht gelbliche Blasen mit dunkelbraunroten kugeligen oder unregelmäßig geformten Einschlüssen, welche offenbar Barfurth vorwiegend beobachtet hat. In enormer Menge finden sich diese gleich auf den ersten Blick sehr auffallenden Gebilde während der Winterruhe in der Leber eingedeckelter Schnecken (*H. pomatia*) und verursachen hier die tief dunkelbraune Färbung des ganzen Organes. Man überzeugt sich auch an frischen Zupfpräparaten leicht, daß die braunen Kugeln und Klumpen von einer zartwandigen Blase umschlossen werden, die, wie auch Barfurth von *Arion* angibt, „mit einer in der Regel wasserklaren, selten leicht gelblich gefärbten Flüssigkeit gefüllt“ ist. In Uebereinstimmung mit J. Frenzel (l. c., p. 227) läßt sich aber in keinem Falle nachweisen, daß die braunen Einschlüsse durch Wasser oder Glyzerin gelöst werden. Ebensowenig war dies bei Einwirkung von verschiedenen organischen und anorganischen Säuren der Fall, gegen welche sich die braunen Körper überhaupt äußerst widerstandsfähig erwiesen. Selbst konzentrierte H_2SO_4 greift dieselben kaum an und bewirkt nur eine leichte Trübung ohne jede Farbenänderung.

Handelt es sich um Sekretblasen mit dunkelgelber Flüssigkeit

und ebenso gefärbten Inhaltskörpern, so tritt bei Einwirkung verdünnter Essigsäure ähnlich wie mit Wasser langsame Entfärbung ein, während die ursprünglich homogenen kugeligen Einschlüsse sich körnig trüben, schärfer begrenzt und dunkler erscheinen. Aehnlich wirkt auch HCl, welche langsame Entfärbung der Blasenflüssigkeit, sowie das Hervortreten krümliger Gerinnungen in derselben bewirkt, welche schließlich den Inhaltskörper fast ganz verdecken. Solche Gerinnsel treten unter gleichen Umständen in den hellen farblosen Sekretblasen mit dunkelbraunen Inhaltskörpern nur spärlich auf oder fehlen wohl auch ganz.

Osmiumsäure, welche als das bei weitem beste Konservierungsmittel für die „Fermentzellen" und deren Einschlüsse bezeichnet werden muß, verändert die gelben oder braunen Kugeln weder in bezug auf ihre Form, noch auch hinsichtlich ihrer Färbung. Nur ausnahmsweise und unter besonderen Umständen schwärzten sich auch die Einschlüsse der „Fermentzellen", niemals aber nach so kurzer Einwirkung der Säure, wie es von Barfurth angegeben wurde. Die in den Sekretblasen außerdem vorhandene Flüssigkeit wird, falls sie ursprünglich gelb gefärbt erschien, durch Osmiumsäure stets entfärbt, während zugleich dieselben bröckligen Gerinnsel in denselben entstehen, wie sie auch durch andere Säuren hervorgerufen werden.

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten der braunen Kugeln und Klumpen gegen Alkalien (KOH, NaOH, NH_3). Läßt man zu einem frischen Präparat mit vielen derartigen dunkelfarbigen Zelleinschlüssen vom Rande des Deckglases her Kalilauge zufließen, so lösen sich jene rasch auf und zerfließen innerhalb des umschließenden Bläschens, wobei der ursprünglich farblose oder blaßgelbliche flüssige Inhalt desselben den gleichen dunkelgelben Farbenton annimmt, wie man dies namentlich bei gefütterten Tieren auch an den Sekretblasen der frisch ohne Zusatz untersuchten Leber beobachtet. Es legt dies schon die Vermutung nahe, daß es sich auch in diesem Falle um eine intra vitam erfolgte Lösung der braunen „Fermentkugeln" handelt, wofür sich in der Tat direkte Beweise erbringen lassen.

Jeder, der unbefangen ein frisches Präparat der Leber einer gefütterten *H. hortensis* mit ihren zahlreichen tiefgelben „Sekretblasen" betrachtet, wird ohne weiteres die in dieser Bezeichnung ausgedrückte Beziehung derselben zu dem in den Magen und Darm reichlich ergossenen braunen Sekret für wahrscheinlich halten müssen, um so mehr als irgendeine andere Möglichkeit der Erklärung der Färbung der „Galle" nicht vorliegt.

Durch die Arbeiten von Heidenhain, Langley u. a. ist es bekannt, daß Drüsenzellen, insbesondere solche, welche Verdauungssäfte bereiten, bei Wirbeltieren in den meisten Fällen sehr auffallende morphologische Veränderungen erkennen lassen, je nachdem sie im Zustande der „Ruhe" oder nach anhaltender Tätigkeit untersucht werden. Insbesondere gilt dies hinsichtlich des Gehaltes an jenen stark lichtbrechenden farblosen Körnchen, welche sich während der Ruhezeit in den Zellen anhäufen, um bei der Sekretion allmählich zu verschwinden, und daher wohl sicher als die eigentlichen Enzymbildner angesehen werden müssen. Dieser Wechsel im Aussehen einer Drüsenzelle, verursacht durch eine mit der Se-

kretion Hand in Hand gehende quantitative Aenderung eines sichtbaren und auffallenden Sekretbestandteiles, ist bisher das einzige einigermaßen sichere Kriterium für die Beurteilung und Deutung derartiger geformter Inhaltsmassen.

Von Verdauungsenzymen (resp. Zymogenen), welche irgendwie geformt in einer Zelle abgelagert sind, würde man daher in erster Linie erwarten müssen, daß in quantitativer Hinsicht eine auffällige und leicht erkennbare Beziehung zur Nahrungsaufnahme und Verdauung hervorträte. Dies scheint nun aber auf den ersten Blick gerade bezüglich der hier in Rede stehenden braunen Zelleinschlüsse der Schneckenleber nicht zu gelten. Wenigstens läßt sich bei Vergleichung von frischen, besonders aber gehärteten Präparaten verdauender und nicht gefütterter Schnecken (*H. pomatia*) ein irgendwie sicherer Unterschied in bezug auf Menge und Aussehen der braunen Zelleinschlüsse nicht feststellen. Erst eine durch mehrere Wochen fortgesetzte eingehende Untersuchung frischer Zupfpräparate der Leber von *H. hortensis* in verschiedenen Stadien des Hungers und der Verdauung hat zu einer, wie ich glaube, richtigen Auffassung der hier obwaltenden Verhältnisse geführt.

Vor allem ist zu berücksichtigen, daß bei der Schneckenleber wohl kaum jemals eine völlige Unterbrechung der Sekretion eintritt. Schon Max Weber war es bekannt, daß auch während des Winters die Fermentzellen dieselben charakteristischen Einschlüsse enthalten, desgleichen bei Individuen, die er „systematisch“ hungern ließ. Wie schon früher erwähnt wurde, erscheint der Magen erst längere Zeit nach der Verdauung und seiner völligen Entleerung am reichlichsten mit braunem Safte gefüllt, während er, wie später noch genauer zu erörtern sein wird, zurzeit der vollsten Verdauung und unmittelbar nachher eine farblose Flüssigkeit in reichlichster Menge enthält. Es weist das unmittelbar darauf hin, daß die Bildung von braunem Lebersekret ersteren Falles voraussichtlich am lebhaftesten erfolgen dürfte, während im Verlaufe einer längeren Nahrungsentziehung, wenn auch nicht eine völlige Unterbrechung, so doch mindestens eine erhebliche Verminderung der sekretbildenden Prozesse in der Leber stattfinden dürfte, worauf ja auch die zunehmende Eindickung des Magensaftes bei langem Hungern hinweist. Nach Barfurth soll (4, p. 495) bei *H. pomatia* „nach sehr langem Fasten die Bildung und Sekretion des Fermentes beschränkt und dementsprechend die Zahl der Fermentzellen erheblich kleiner sein“ als unter normalen Verhältnissen (? B.). Das letztere scheint allerdings nach eigenen Beobachtungen nicht der Fall zu sein, dagegen wird das erstere kaum bezweifelt werden können. Geht man nun von der oben geäußerten Vermutung aus, daß die braunen Kugeln und Klumpen der „Fermentzellen“ das wesentliche Material für die Bildung des gefärbten Sekretes darstellen, so würde demnach zu erwarten sein, daß die Menge jener Einschlüsse nach einer langen Hungerperiode die Zahl der mit gelber Flüssigkeit gefüllten „Sekretblasen“ dagegen einige Tage nach reichlicher Fütterung am größten ist.

Dies ist nun tatsächlich der Fall und läßt sich gerade bei *Helix hortensis* außerordentlich klar nachweisen.

Die normale braune Färbung der Schneckenleber ist, abgesehen

von gewissen andern noch zu erwähnenden farbigen Zelleinschlüssen, ganz vorwiegend von dem Reichtum an braunen „Fermentkugeln“ abhängig und variiert hinsichtlich des Tones bei verschiedenen Individuen ganz außerordentlich. Man findet ganz hellbraune, mehr gelbliche und andererseits wieder tief dunkelbraune, fast schwarze Lebern. Ersteren Falles sind die Einschlüsse der „Fermentzellen“ gering an Zahl, klein und blaß gefärbt, der flüssige Inhalt des Sekretbläschen deutlich gelb, anderen Falles dagegen sehr zahlreich, groß und dunkel in farbloser oder nur ganz blaß gelblicher Flüssigkeit schwimmend. Man hat mehrfach gewisse Beziehungen der Leberfarbe zur allgemeinen Pigmententwicklung annehmen wollen. Schon Barfurth (l. c. p. 478) bemerkte, daß bei *Arion empiricorum*, dessen Hautfarbe bekanntlich außerordentlich wechselt (es kommen gelbe, braune, rote und schwarze Individuen vor), „die Farbe der Leber mit der Farbe der Haut des betreffenden Tieres in einer gewissen Beziehung steht; die Leber der dunkel pigmentierten Schnecken ist in der Regel ebenfalls dunkel, die der helleren zeigt eine hellere Farbe“. In einzelnen Fällen schien es nun, als ob ähnliche Beziehungen auch bei *Helix pomatia* nachweisbar wären, und soll die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen der Färbung des Gehäuses und jener des Lebersekretes bezw. der Leber selbst keineswegs in Abrede gestellt werden. Unter allen Umständen aber üben die mit der Verdauung verknüpften Veränderungen der sekretorischen Funktion der Leber den bei weitem stärksten Einfluß auf die jeweilige Färbung des Organes aus. Für *H. hortensis* darf es fast als ausnahmslose Regel gelten, daß die Leber länger hungernder Individuen dunkler braun gefärbt erscheint, als einige Zeit nach reichlicher Fütterung, wo der Farbenton sich meist dem Ockergelb nähert. Dem entspricht durchaus der histologische Befund. Es ist unbedingt erforderlich, sich bei dieser Untersuchung zunächst nur an Präparate der ganz frischen Leber, ohne jeden Zusatz, zu halten, da nur dann die betreffenden Strukturverhältnisse in wünschenswerter Deutlichkeit hervortreten. Hat eine Schnecke (*H. hortensis*) reichlich gefressen (mit besonderer Vorliebe nehmen sie in Wasser aufgeweichtes Weißbrot), so findet man nach 1—2 Tagen (16—30 Stunden) in jedem beliebigen Stückchen der frischen Leber die „Sekretzellen“ („Fermentzellen„ Barfurths), sehr reichlich und in typischer Weise entwickelt. Sie treten, wie oben schon erwähnt wurde, in jedem Läppchen ganz deutlich als große, mit einer klaren, gelben Flüssigkeit erfüllte, ovale Blasen (Sekretbläschen) hervor, die nur von einem dünnen Plasmamantel umhüllt sind und im Innern entweder noch Reste der braunen Einschlüsse oder ziemlich stark lichtbrechende Tropfen oder Kugeln von gleichem Farbenton wie die umgebende Flüssigkeit enthalten (Sekretkugeln).

Vergleicht man damit ein ebenso behandeltes Präparat von einer Hungerleber, so fehlen die gelben Sekretblasen entweder vollständig oder sind doch nur sehr spärlich entwickelt; dafür finden sich aber in der Regel als Einschlüsse der Sekretzellen dunkelgelbe und braune Kugeln, welche oft zu großen traubigen Aggregaten oder klumpigen, unregelmäßig geformten Massen verschmolzen sind und innerhalb des Sekretbläschens in einer farblosen oder nur schwach

gelblichen Flüssigkeit schwimmen (Fig. 297). Daß nun wirklich aus diesen Gebilden durch allmähliche Lösung der braunen Inhaltskörper jene gelben Blasen hervorgehen, läßt sich kaum bezweifeln, wenn man gewisse Bilder berücksichtigt, die besonders häufig in Präparaten von Schnecken beobachtet werden, welche mehrere Tage nach reichlicher Fütterung getötet wurden. Man findet dann vielfach Sekretblasen, welche innerhalb einer bereits gelben Flüssigkeit noch braune Einschlüsse enthalten, die aber in einer sehr charakteristischen Weise verändert erscheinen, indem sie nicht mehr homogen und gleichmäßig gefärbt, sondern häufig vakuolisiert und oft schaumig aussehen. Meist zeigten sich helle Segmente, oft halbmondförmige, bisweilen auch über die Oberfläche der Kugel hervorragend. Es scheint, daß es sich hier um in Lösung begriffene braune Sekretkugeln handelt, welche demnach in der Tat das Material für die Bildung des Sekretes darstellen würden und daher wohl auch Enzyme enthalten dürften, sofern diese nicht in der umgebenden Flüssigkeit von Anfang an gelöst sind. Daß übrigens die braunen Einschlüsse während des Lebens unter allen Umständen irgend einmal gelöst werden müssen, ergibt sich mit Notwendigkeit auch aus dem Umstande, daß dieselben als solche niemals in das Sekret übergehen und daher weder im Magensaft noch auch in den Exkrementen gefunden werden.

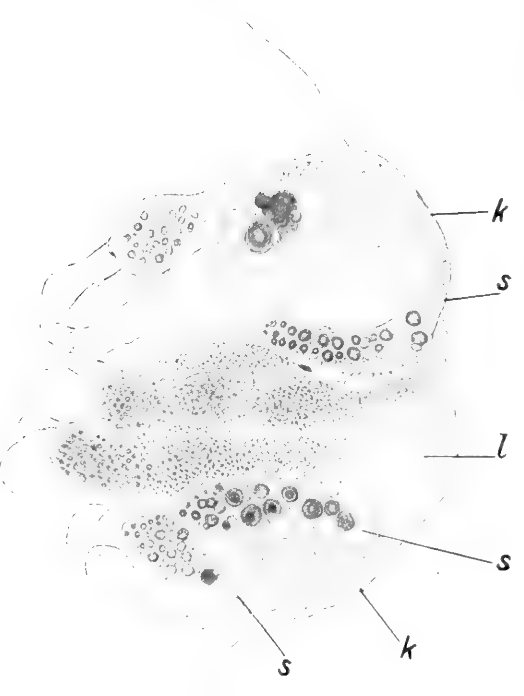


Fig. 298. *Helix hortensis* (Hungertier). Leberschnitt. Neben großen, langgestreckten Resorptionszellen (*l*) mit zahlreichen Körnchen sieht man zwei Kalkzellen (*k*) ohne Kalkkörnchen sowie (junge) Sekretzellen (*s*) mit zahlreichen gelbbraunen Tröpfchen (nach Biedermann und Moritz).

Bezüglich der Entwicklung der Sekretzellen, deren reifes (gelbes) Sekretbläschen sich wahrscheinlich durch Platzen in das Lumen der Leberschläuche (Alveolen) entleert, hat schon Barfurth einige Angaben gemacht, die wir allerdings nicht bestätigen konnten. Ihm zufolge „entsteht im Protoplasma zuerst eine nur mit heller Flüssigkeit erfüllte Höhlung, die sich allmählich vergrößert, während sich gleichzeitig in der Flüssigkeit die Fermentkugel durch Niederschlag bildet. Die reifen Bläschen rücken dann nach dem oberen Ende der Zelle zu, werden dadurch frei, daß sie das Protoplasma zur Seite drängen,

und bilden dann im Lumen der Follikel und in den Ausführungsgängen der Leber einen Teil des Sekretes.“

Untersucht man die Leber von *H. hortensis* nach langer Hungerzeit (3—4 Wochen), so findet man in frischen Zupfpräparaten neben Sekretzellen mit dunkelbraunen teils runden, teils traubigen oder lappigen Inhaltskörpern zahlreiche ovale oder mehr in die Länge gestreckte Zellen, welche sich durch die Art ihrer Einschlüsse unzweifelhaft als junge „Sekretzellen“ charakterisieren, indem sie in der Regel eine größere Anzahl von kleinen und zum Teil sehr kleinen gelben Tropfen, Kügelchen oder mehr länglichen Körpern enthalten (Fig. 298). Die gelben Tröpfchen sind anfangs außerordentlich klein und erscheinen nur wie Pünktchen in der Mitte je einer Wabe. In der Folge wachsen sie nebst den Wabenräumen bis zu einer gewissen Größe heran, wobei sie sich immer dunkler färben, um dann offenbar nach Auflösung der Wabenwände miteinander ganz oder teilweise zu verschmelzen zu jenen größeren, klumpigen, braunen Massen, die als charakteristische Einschlüsse länger ruhender Sekretzellen gelten müssen. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß unter Umständen auch schon die noch völlig isolierten Tropfen solcher junger Zellen innerhalb des umschließenden Sekretbläschens aufgelöst werden können, denn man findet dieselben vielfach schon in einer mehr oder weniger gelb gefärbten Flüssigkeit schwimmend.

Fast regelmäßig finden sich bei *H. hortensis* in der frisch untersuchten Leber neben den so überaus typischen Sekretzellen andere mit eigentümlichen, ziemlich großen, farblosen, stark lichtbrechenden Inhaltskörpern, welche entweder biskuitförmig oder traubig aus mehreren kleinen Kugeln zusammengesetzt oder endlich seltener einfach rund erscheinen. Bisweilen lassen sie eine Art von Schichtung und einen, wie es scheint, dichteren Kern erkennen. Gegen chemische Reagenzien verhalten sie sich äußerst widerstandsfähig, werden weder von Kalilauge noch von starken Mineralsäuren angegriffen und bleiben selbst in konzentrierter H_2SO_4 erhalten. Einmal (bei einem Hungertier) waren diese Körper schön himmelblau gefärbt, welche Färbung sowohl in H_2SO_4 wie in KOH erhalten blieb. Ueber die Bedeutung derselben bin ich nicht in der Lage, irgendeine Vermutung zu äußern.

3. Die „Resorptionszellen“ der Leber bei Helix
(„Leberzellen“ Barfurths, „Körnerzellen“ J. Frenzels).

Ein kaum minder wechselvolles Bild wie die Sekretzellen (Barfurths Fermentzellen, Frenzels Keulenzellen) bieten auch jene der Zahl nach bei weitem vorwaltenden kolben- oder mehr keulenförmigen Elemente in den Läppchen der Schneckenleber, welche Barfurth als „Leberzellen“, J. Frenzel als „Körnerzellen“ beschrieben, denen nach eigenen Untersuchungen eine wesentlich resorptive Funktion zukommt und die ich seiner Zeit als „Resorptionszellen“ zu bezeichnen vorschlug. In Form und Größe sind diese Gebilde auch bei einer und derselben Species sehr verschieden und hängen die betreffenden Veränderungen offenbar mit dem jeweiligen Tätigkeitszustand enge zusammen. Im allgemeinen sind sie, wie schon Barfurth angibt, „viel schmäler als die Fermentzellen, erreichen aber dabei oft eine erstaunliche Höhe. Sehr oft ist ihr Fuß so schmal, daß er kaum bis

zur Membrana propria verfolgt werden kann, dabei ist dann der nach dem Lumen des Follikels zu liegende Teil kolbenförmig verdickt, als „ob er durch den Druck der umliegenden Zellen hinausgepreßt würde“. Auf diese Weise entstehen, namentlich bei in Verdauung begriffenen Exemplaren von *H. pomatia*, weit über das Niveau der Sekretzellen in das erweiterte Lumen der Alveolen hineinragende, fingerförmige Zellbüschel, welche in gewisser Hinsicht den Zotten der Dünndarmschleimhaut gleichen (Fig. 299).

Nach Barfurths Angaben erscheint das Protoplasma der Leberzellen „leicht granuliert und mit einer Anzahl von Bläschen erfüllt, die ihrerseits dann das eigentliche Sekret der Leberzellen in Form von gelblich gefärbten, krümelig aussehenden, unregelmäßig gefärbten

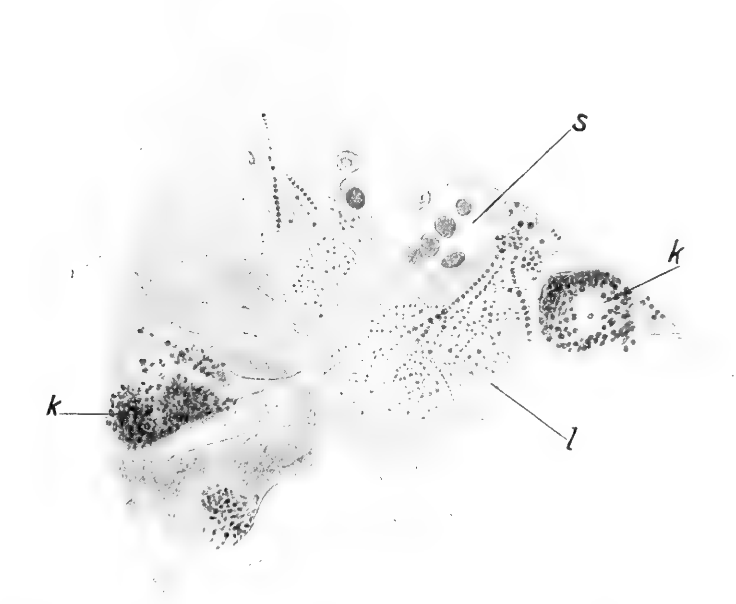


Fig. 299. *Helix hortensis.* Leberschnitt 5 Stunden nach Fütterung mit Mehl und Milch. Man sieht den Hohlraum des Läppchens von den stark hineinragenden Leberzellen (Resorptionszellen, *l*), die zahlreiche Fetttröpfchen enthalten, fast ganz erfüllt. Auch die „Kalkzellen“ (*k*) enthalten reichlich Fett; *s* Sekretzellen (nach Biedermann und Moritz).

Körnchen enthalten. Diese Bläschen sind nie so groß, wie die der Fermentzellen, meist aber so klein, daß sie nur an sehr feinen Schnitten und bei starker Vergrößerung als Bläschen erkannt werden können; ihre Zahl ist gewöhnlich groß (5—20)“. Wenn diese Beschreibung nun auch für einzelne Fälle als völlig zutreffend zu bezeichnen ist, so muß doch andererseits auf die große Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Einschlüsse der betreffenden Zellen hingewiesen werden, was ebenso sehr in qualitativer wie in quantitativer Beziehung gilt. In einfachster Form, d. h. fast oder ganz frei von Ein-

schlüssen, erscheinen diese Zellen nur in der Leber länger hungernder Tiere.

Während für das Studium der „Sekretzellen“ die Untersuchung frischer Zupfpräparate eigentlich den besten Aufschluß gibt, sieht man sich bezüglich der „Resorptionszellen“ (Leberzellen) auf die Untersuchung von möglichst feinen Schnitten des entsprechend gehärteten Organes angewiesen, und liefert die Anwendung von Osmiumsäure unter allen Umständen die besten Resultate.

In fast allen Fällen, ganz besonders deutlich aber an Schnitten von Lebern hungernder Tiere, erscheint die Substanz der Resorptionszellen, welche dann entweder gar keine oder nur spärliche Ein-

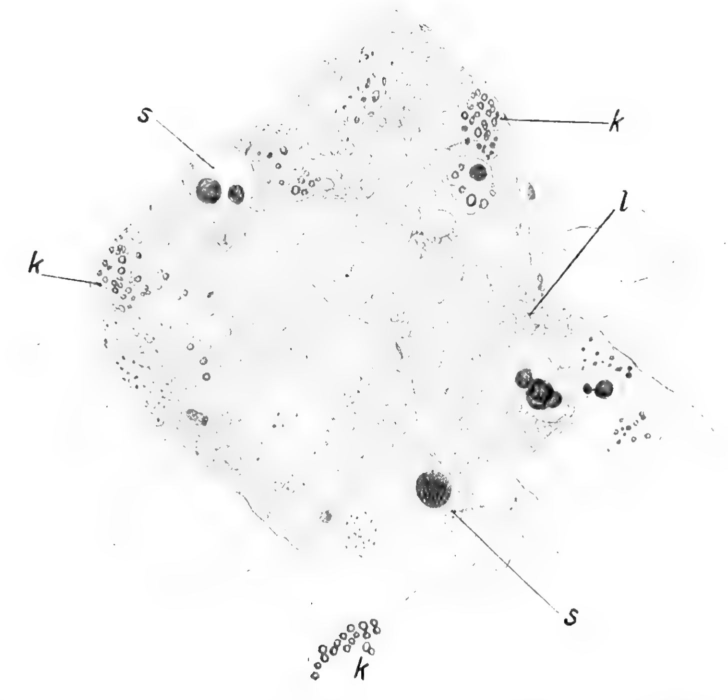


Fig. 300. *Helix hortensis* (Hungertier). Schnitt durch ein Leberläppchen mit stark vakuolisierten Resorptionszellen (*l*); in den peripher gelegenen Kalkzellen (*k*) nur wenige schwarz gefärbte Fettringelchen (nach Biedermann und Moritz).

schlüsse enthalten, in einer sehr auffallenden Weise schaumig (grob wabig) und auch von größeren Vakuolen durchsetzt (Fig. 300). Es sind diese Hohlräume (Wabenräume) nicht mit den „Sekretbläschen“ Barfurths zu verwechseln, obschon sie vielfach wirklich Einschlüsse enthalten, die in der Mehrzahl der Fälle aus eiweißartigen Substanzen zu bestehen scheinen. Oft erscheinen die Zellen ganz dicht erfüllt mit kleinen, untereinander ziemlich gleich großen Kügelchen von geringem Lichtbrechungsvermögen, welche bei der Behandlung mit Osmium einen blaßgrauen Farbenton annehmen. Bei *H. pomatia* (frisch eingefangene Sommerexemplare) sind diese „Granula“ von besonderer Größe und namentlich in dem keulenförmig angeschwollenen Vorder-

teil der Zellen ganz dicht gehäuft (Fig. 301), desgleichen bei *Limax*. Man wird bei der Betrachtung derartiger Präparate sofort an gewisse Bilder von ALTMANN erinnert, für dessen „Granula-Struktur" unsere Zellen geradezu typische Beispiele liefern könnten. Ohne der theoretischen Auffassung des genannten Autors beizupflichten, ist aus den geschilderten Befunden nur das eine zu folgern, daß in den erwähnten Zellen der Schneckenleber unter bestimmten Verhältnissen (eiweißartige?) Substanzen in Form von rundlichen Körnern (Granula) abgelagert werden, denen möglicherweise die Bedeutung von Reservestoffen zukommt. Für diese letztere Deutung scheint insbesondere der Umstand zu sprechen, daß die Granula bei längerer Nahrungsentziehung schließlich ganz verschwinden.

Daß aber die „Leberzellen" BARFURTHS überhaupt, wenigstens vorübergehend, Nährstoffe aufspeichern können, das ergibt sich mit überzeugender Gewißheit aus dem Auftreten von Glykogen und Fett in denselben. Obschon das erstere, wie schon erwähnt wurde, bei *Helix*-Arten sich ganz vorwiegend innerhalb der hier besonders reich entwickelten blasigen Bindegewebszellen anhäuft, so läßt sich doch, namentlich bei *H. hortensis*, leicht zeigen, daß bei reichlicher Fütterung mit Kohlehydraten (Brot) auch im Follikelepithel selbst, und zwar, wie BARFURTH angibt, zuerst in den „Kalkzellen", dann auch in den „Leber-" und „Fermentzellen" Glykogen auftritt. Man kann sich von der Richtigkeit dieser Angaben sowohl bei *Helix*-Arten wie insbesondere auch bei Limaciden, in deren Leber das Bindegewebe sehr zurücktritt und das Glykogen daher schon sehr bald in den Epithelzellen gespeichert wird, mit Hilfe der Jodreaktion überzeugen. Bringt man einen dünnen Schnitt einer in Alkohol gehärteten Leber von *Limax maximus* oder *Helix hortensis* nach reichlicher Brotfütterung in Jodjodkaliumlösung, so färbt sich derselbe sofort tiefbraun, und man erkennt bei mikroskopischer Untersuchung, daß fast alle Elemente Glykogen enthalten, und zwar in einer so augenfälligen Weise, daß es schwer begreiflich erscheint, wie J. FRENZEL weder auf mikro- noch auf makrochemischem Wege zu einem überzeugenden Resultate gelangen konnte.



Fig. 301. *Helix pomatia*. Die Enden von zwei Resorptionszellen, stark vergrößert. Man erkennt die großen Granula in den Wabenräumen, umgeben von (schwarzen) Fetttröpfchen (nach BIEDERMANN und MORITZ).

Fast noch leichter als von der Anwesenheit des Glykogens überzeugt man sich bei Anwendung geeigneter Methoden von dem Vorhandensein von Fett in den Resorptionszellen der Leber unserer Landpulmonaten. Jeder kleinste Schnitt aus einer nach dem erwähnten ALTMANNschen Verfahren mit Osmium behandelten Leber einer gut gefütterten Schnecke läßt ohne weiteres zahlreiche, tief

schwarz gefärbte Fetttröpfchen erkennen, welche teils unregelmäßig zerstreut, teils in Reihen geordnet der Substanz der betreffenden Zellen eingelagert sind. Auch in den blasigen Bindegewebszellen wird man unter diesen Umständen kleine schwarze Fettkügelchen kaum jemals vermissen. Wie das Glykogen, so verschwindet auch das Fett vollkommen aus den „Leberzellen“, wenn man die Tiere länger (2—3 Wochen) hungern läßt.

4. Die „Kalkzellen“ der Leber
(„cellule sferulose“ ENRIQUES).

Die meisten Diskussionen wurden durch eine dritte Art von Zellen innerhalb der Leberschläuche der Landpulmonaten hervorgerufen, welche von BARFURTH als „Kalkzellen“ bezeichnet worden sind. Die betreffenden, meist ziemlich großen Elemente nehmen die Peripherie der Läppchen ein und sind vor allem leicht daran kenntlich, daß sie in der Regel mit farblosen, stark lichtbrechenden Kügelchen dicht erfüllt sind (Fig. 297). Nur selten sind diese letzteren so spärlich vorhanden, daß man einen Einblick in das Innere des Zellkörpers erhält, in welchem Falle ein ziemlich in der Mitte gelegener sehr großer Kern mit deutlichem Kernkörperchen sichtbar wird. Nur ganz ausnahmsweise fehlen die beim ersten Anblick sehr an Fetttropfen erinnernden Kügelchen gänzlich. (Fig. 298.) „Betrachtet man ein frisches Leberpräparat unter dem Mikroskop, so sieht man diese Körnchen, die aus den zerstörten Zellen ausgetreten sind, alle Zwischenräume zwischen den übrigen Gewebselementen ausfüllen.“ (BARFURTH.) Untersucht man ein solches Präparat bei starker Vergrößerung, so überzeugt man sich an geeigneten Stellen leicht davon, daß zwischen den größeren Kügelchen vielfach ganz kleine, ebenfalls stark glänzende Tröpfchen liegen, welche in fast noch höherem Grade an Fett erinnern. Gestützt auf gewisse gleich zu erwähnende Reaktionen hat nun BARFURTH angenommen, daß alle diese Körner und Körnchen aus phosphorsaurem Kalk (Tricalciumphosphat) bestehen, und deshalb auch den in Rede stehenden Zellen den Namen „Kalkzellen“ gegeben. In der Folge ist diese Behauptung jedoch von J. FRENZEL (69) lebhaft bestritten worden, und zwar hauptsächlich auf Grund mikrochemischer Reaktionen. Zwei Punkte sind es, auf welche BARFURTH (6) besonders Gewicht legt: einmal die Löslichkeit der Körnchen in Säuren und ferner der Umstand, daß bei Extraktion kleiner frischer oder gehärteter Leberstückchen mit heißer HNO_3 eine Lösung erhalten wird, welche bei Zusatz von molybdänsaurem Ammoniak sich gelblich färbt und beim Erkalten einen gelben Niederschlag absetzt, „der in Säuren unlöslich, in einem Ueberschuß von NH_3 leicht löslich ist“, woraus auf die Gegenwart von Phosphorsäure zu schließen ist. Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit dieser letzteren Angabe BARFURTHS zu überzeugen, vor allem auch davon, daß nur saure Extrakte eine deutliche Phosphorsäure-Reaktion geben, ein Beweis, daß der phosphorsaure Kalk in der Gastropodenleber nicht, wie FRENZEL annahm, gelöst enthalten ist. BARFURTH behandelte ein Leberstück (von *Arion*) mit Wasser, ein anderes mit NaCl-Lösung (0,5 Proz.). „Eine Probe beider Filtrate gibt keine Phosphorsäure-Reaktion.“ Dann wurde der Leberrest mehrmals mit Wasser gewaschen und hierauf

einige Sekunden mit HNO_3 gekocht. „Wenige Tropfen des filtrierten Extraktes geben eine sehr intensive Phosphorsäure-Reaktion."

Bei Anwendung verdünnter organischer oder anorganischer Säuren fand BARFURTH die Körnchen der „Kalkzellen" unlöslich; sie zeigten dann auch bei stundenlanger Einwirkung keine Veränderung. „Bringt man aber Schnitte von in Alkohol oder Osmiumsäure gehärteten Präparaten in die Säuren, so lösen sie sich sofort ohne Gasentwicklung auf." BARFURTH will dies auf Gerinnungen (Schleim) beziehen, welche sich ersterenfalls um die einzelnen Körner bilden und das Zutreten der Säure verhindern sollen. Unter allen Umständen läßt sich aber zeigen, daß, wie auch J. FRENZEL angibt, bei Anwendung stärkerer Säurelösungen die Körnchen der Kalkzellen auch im frischen Präparat gelöst werden, wenigstens gilt dies ausnahmslos von den größeren, während die kleinsten Tröpfchen in der Regel erhalten bleiben. Diese bestehen aber, wie gezeigt werden wird, aus Fett. Der Vorgang der Lösung vollzieht sich nach FRENZEL an den ersteren in der Weise, „daß sie zuerst aufquellen und ein mattes Aussehen bekommen, also das Licht schwächer brechen als vorher. Dann verschwindet zunächst die Substanz des Zentrums, indem sich ein Hohlraum bildet; dieser wird größer und größer, und schließlich bleibt nur noch der verdickte Rand übrig, welcher aber nach einiger Zeit ebenfalls verschwindet." Bei *Helix* sieht man die Körner nach Zusatz von HCl oft plötzlich wie mit einem Ruck verschwinden, wobei zunächst helle, runde Lücken entstanden, die sich aber meist bald durch Zusammenfließen der weichen Grundmasse schließen. Sehr interessant gestaltet sich die Einwirkung von H_2SO_4 auf ein frisches Leberpräparat. Läßt man die konzentrierte Säure seitlich zu dem eingedeckten Präparat zufließen, so treten an den Kalkzellen sehr auffallende Veränderungen hervor. Die großen glänzenden Kügelchen lösen sich nicht eigentlich, sondern fließen mit den benachbarten zusammen zu farblos durchsichtigen, ganz homogenen, runden oder unregelmäßig begrenzten Schollen und Klumpen von eigentümlich mattem, fettigem Glanz. Innerhalb dieser Massen und in deren nächster Umgebung schießen gleichzeitig in reichlichster Menge Kristalle von Gips an, welche teils einzeln, teils zu Büscheln vereint sind und sich als solche durch ihre Unlöslichkeit in Essigsäure und ihre Löslichkeit in kalter Kalilauge charakterisieren (vgl. ZIMMERMANN, Botanische Mikrotechnik, p. 61).

Das geschilderte Zusammenfließen der „Kalkkörner" bei Zusatz von H_2SO_4 tritt nun aber nicht in allen Fällen auf. Häufig, namentlich wenn die Kügelchen eine gewisse Größe überschritten haben, lösen sie sich in der früher geschilderten Weise einfach auf. Die Bildung von Gipskristallen erfolgt auch in diesem Falle in gleicher Weise. Man darf hieraus vielleicht schließen, daß es sich um Gebilde (Granula) handelt, welche in einem gewissen Entwicklungsstadium vorwiegend aus einer organischen Grundsubstanz bestehen, in welche erst später in zunehmender Menge Kalksalze abgelagert werden, in ähnlicher Weise, wie dies nach den Untersuchungen von ALTMANN und KREHL vielfach auch für das Fett zu gelten scheint.

Berücksichtigt man alle angegebenen makro- und mikrochemischen Reaktionen dieser ganz typischen, zelligen Elemente, so kann man kaum zweifeln, daß die Auffassung BARFURTHs im allgemeinen richtig

ist, und daß die Körnchen der Kalkzellen in der Tat, wenigstens der Hauptsache nach, aus Calciumphosphat bestehen.

Durch vergleichende Untersuchung des Aschegehaltes der Leber (bei *H. pomatia*) in verschiedenen Jahreszeiten hat Barfurth versucht, über die Rolle des Kalkes in diesem Organ näheren Aufschluß zu gewinnen. Er weist zunächst darauf hin, daß der Aschegehalt der Schneckenleber im Winter immer sehr viel geringer ist als im Sommer und, wie es scheint, gerade nach dem Eindeckeln eine ganz plötzliche Abnahme zeigt. Da nun, wie man weiß, gerade die Deckelasche im Gegensatz zur Kalkschale selbst einen sehr beträchtlichen Gehalt an phosphorsaurem Kalk aufweist, so geht die Ansicht Barfurths dahin, „daß der phosphorsaure Kalk im Winterdeckel zum größten Teil aus der Leber stammt. Aber auch bei der Schalenbildung und insbesondere bei der Ausbesserung von Defekten scheint der Leberkalk zum Teil Verwendung zu finden; denn es zeigte sich bei Tieren, deren Schale vorher absichtlich verletzt worden war, der Aschengehalt der Leber geringer als bei normalen Individuen. Daß aber hierin die Bedeutung der auffallenden Kalkspeicherung in der Leber nicht erschöpft sein kann, ergibt sich ohne weiteres bei Berücksichtigung der Nacktschnecken (*Arion*, *Limax*). Hier scheint der Kalk bei der Absonderung des außerordentlich reichlichen und überaus zähen Sekretes, welches den Tieren vor allem als Schutzmittel dient, eine wichtige Rolle zu spielen. Darauf weist auch schon die Verbreitung der Kalkzellen in der Leber verschiedener Pulmonaten hin. Die Leber der Gattungen *Paludina*, *Limnaeus* und *Planorbis* enthält nach Barfurth keine Kalkzellen und gibt dementsprechend keine H_3PO_4-Reaktion, während dagegen die Leber der Gattungen *Helix*, *Arion*, *Limax* und *Cyclostoma* reich an Kalkzellen ist und eine intensive H_3PO_4-Reaktion gibt. Die ersteren Gattungen produzieren aber keinen so zähen Schleim wie die letzteren.

Wenn es nach dem Mitgeteilten außer aller Frage steht, daß die in Rede stehenden Zellen der Schneckenleber wirklich Kalk als Reservestoff aufspeichern, so ist dies doch nicht die einzige Funktion derselben, sondern sie spielen eine nicht minder bedeutsame Rolle auch als Speicherzellen für Fett.

Es ist auffallend, daß diese Tatsache von den bisherigen Beobachtern gänzlich übersehen wurde, indem sowohl Barfurth wie Frenzel übereinstimmend angeben, daß die Kalkzellen sich bei Behandlung mit Osmiumsäure nicht verändert zeigen und die Granula sich niemals schwärzen. Demgegenüber fällt schon bei Zusatz einer 1-proz. Lösung von Osmiumsäure zu einem frischen Zupfpräparat der Leber (besonders von *H. hortensis*) sofort auf, daß sich gerade die Kalkzellen zuerst und am intensivsten bräunen. Könnte man diesfalls noch zweifeln, so erhält man doch ein ganz überzeugendes Resultat bei Untersuchung von Schnitten einer Leber, welche in der schon beschriebenen Weise nach dem Altmann-Krehlschen Verfahren mit einem Gemisch von Kalium bichromicum und Osmiumsäure behandelt und dann in Alkohol nachgehärtet wurde. Hier sind es fast regelmäßig gerade die Kalkzellen, welche durch ihre tiefschwarze Färbung vor allem auffallen (Fig. 299). Sind die Schnitte hinreichend dünn, so überzeugt

man sich leicht, daß jede dieser Zellen dicht erfüllt ist von meist ziemlich großen, schwarzen Kügelchen, welche oft so dicht gedrängt liegen, daß kaum etwas anderes zu sehen ist. Nicht immer ist die Größe aller dieser Tröpfchen in einer und derselben Zelle gleich, vielmehr kommen oft sehr kleine zwischen viel größeren vor, immer jedoch bleiben die letzteren hinter den Dimensionen der größeren Kalkkugeln merklich zurück, während sie im allgemeinen größer sind als die Fetteinschlüsse der Leberzellen. Auch hinsichtlich der Färbungsintensität bestehen häufig auffallende Unterschiede, indem in einer und derselben Zelle blaßgraue und tiefschwarze Granula gemischt auftreten. Sehr eigentümliche Bilder beobachtet man vielfach in Fällen, wo das Fettgehalt der Leber aus irgendwelchem Grunde erheblich abgenommen hat. Es macht sich dann vor allem die Tatsache geltend, daß zu einer Zeit, wo alle anderen Elemente der Leber, insbesondere die Resorptionszellen, schon vollkommen frei von Fett sind, die Kalkzellen noch immer erhebliche Mengen davon gespeichert halten; doch findet man dann nicht sowohl gleichmäßig geschwärzte Körnchen als vielmehr schwarze Ringe, welche ein ganz farbloses, helles Zentrum umschließen (Fig. 300). Es ist nicht ganz leicht zu entscheiden, ob es sich hier um eine Lücke (herausgelöste Kalkkugel) oder um eine ungefärbte Substanz handelt. Aehnliche Bilder sind auch von ALTMANN und KREHL beschrieben und dahin gedeutet worden, daß es sich hier um Fetteinlagerung in der Peripherie einer an sich fettfreien Grundsubstanz (eines „Granulums“) handelt.

Wenn man in einer größeren Zahl von Fällen den Fettgehalt der Leber mikroskopisch mittelst der genannten vortrefflichen Methode prüft, so kommt man sehr bald zu der Ueberzeugung, daß derselbe ganz wesentlich von dem jeweiligen Ernährungszustande des Tieres abhängig ist. Ausnahmslos findet man den Fettreichtum nach reichlicher Fütterung ungleich größer als nach längerer Nahrungsentziehung und insbesondere auch während der Winterruhe. Doch ist sehr langes Fasten erforderlich, wenn auch die letzten Spuren von Reservefett der Leber verschwinden sollen. Bei *H. hortensis* kann man darauf rechnen, daß nach 3—4 Wochen Hungern kein Fett mehr oder doch nur sehr wenig in den Kalkzellen enthalten ist. Enorme Mengen von Fett vermag dagegen die Leber bei reichlicher Fütterung zu speichern, und erscheinen dann die Läppchen nach Osmiumbehandlung an nicht ganz dünnen Schnitten fast gleichmäßig schwarz, da außer den peripher gelegenen Kalkzellen auch die das Innere vorwiegend ausfüllenden Resorptionszellen massenhaft Fetttröpfchen enthalten. Die ganze Art der Verteilung dieser letzteren, vor allem der Umstand, daß sich in den schmal zulaufenden Basalteilen der „Leberzellen“ ganze Züge und Straßen reihenweise geordneter Fettkügelchen bilden (Fig. 299), welche oft nach den Kalkzellen hin konvergieren, die so gewissermaßen zu Zentren der Fettanhäufung werden, scheint darauf hinzudeuten, daß diese nicht sowohl selbsttätig Fett aufnehmen, sondern es vielmehr von den Resorptionszellen fertig zugeführt erhalten.

Wie sich an der Speicherung der Kohlehydrate (Glykogen), wenigstens bei Heliciden, nicht allein, ja nicht einmal in erster Linie die Epithelzellen der Leberschläuche beteiligen, sondern vor allem das eigentümliche, parenchymatöse Bindegewebe, so gilt dasselbe, wenn auch nicht in gleichem Sinne, auch für das Fett. Hier

spielen freilich die Elemente der Bindesubstanz, im Vergleich zu den Kalk- und Resorptionszellen, nur eine untergeordnete Rolle; doch läßt sich das Vorhandensein von Fetttröpfchen in jenen an jedem Osmiumpräparat sofort erkennen.

Ueberblickt man die Gesamtheit der im Vorstehenden mitgeteilten Erfahrungen über den feineren Bau der Schneckenleber, so lassen sich sofort einige wichtige Schlußfolgerungen bezüglich der Funktion des Organes ableiten, die mit der Auffassung, zu welcher auch BARFURTH bei seinen Untersuchungen gelangte, im allgemeinen übereinstimmen. Es kann zunächst keinem Zweifel unterliegen, daß von gewissen Elementen der Leber („Sekretzellen", BARFURTHS „Fermentzellen") ein Sekret bereitet wird, welches, in den Magen ergossen, hier die Verdauung (Lösung) gewisser Nährstoffe (vor allem der Cellulose und der Stärke) vermittelt. Als nicht minder sicher muß es dann ferner auch gelten, daß der Schneckenleber insofern eine der Funktion der Wirbeltierleber entsprechende Bedeutung zukommt, als sie wie diese imstande ist, enorme Quantitäten von Kohlehydraten, und zwar wie dort in Form von Glykogen, aufzuspeichern, welches zunächst in Zellen des interacinösen Bindegewebes, dann aber auch (besonders bei Limaciden) in eigentlichen Leberepithelien (Resorptions- und Kalkzellen) gespeichert wird. Ob unter Umständen auch eine Speicherung von geformten Eiweißsubstanzen (in Form von kleineren und größeren Körnchen und Kugeln) stattfindet, darf in bezug auf die Resorptionszellen wohl als wahrscheinlich gelten, konnte jedoch nicht ganz sicher festgestellt werden. Dagegen steht es über jeden Zweifel fest, daß Fett in fast ebenso reichlichem Maße aufgespeichert wird, wie es bezüglich des Glykogens schon BARFURTH gezeigt hat. Dabei sind in erster Linie die Kalkzellen beteiligt, welchen das Fett wahrscheinlich von den Resorptionszellen (Leberzellen) zugeführt wird. Außer Fett enthalten dieselben noch reichliche Mengen von Calciumphosphat, welches ebenfalls als Reservematerial zu betrachten ist, und, wie es scheint, zur Bildung des Gehäuses sowie des zähen, schützenden Schleimes in Beziehung steht.

Die „Leber" ist demgemäß sicher nicht nur als Verdauungsdrüse zu betrachten, sondern in noch viel höherem Grade als Speicherorgan sowohl für organische Nährstoffe (Kohlehydrate, Fette und möglicherweise auch Eiweißkörper) wie auch für gewisse anorganische Salze (Calciumphosphat), die im Haushalt des Organismus eine besonders wichtige Rolle spielen.

5. Mitteldarmdrüse bei anderen Gastropoden.

In viel höherem Grade, wie bei den Wirbeltieren erscheint es bei den Wirbellosen geboten, Bau und Funktion eines Organes nicht nach den Befunden an einer oder wenigen Arten zu beurteilen, sondern nach Möglichkeit eine breite Basis zu schaffen; denn „ein Organ mag, wie J. FRENZEL bemerkt, mit dem Auge des Morpho-

logen oder des mit Messer und Schere vorwärts dringenden Anatomen angesehen, bei einer Reihe von Tierarten die größten Uebereinstimmungen aufweisen, so wird doch das Mikroskop oder das Reagenzglas zeigen, daß diese Uebereinstimmungen nur einen gewissen Grad erreichen, dessen Höhe durchaus nicht überall mit dem Grade der Verwandtschaft, wie ihn die Morphologie bestimmt, im gleichen Verhältnis steht.“ Es ist daher auch selbstverständlich, daß die Resultate der Untersuchung einer kleinen Gruppe von Gastropoden in keiner Weise zu einer Verallgemeinerung berechtigen, und im besten Falle nur leitende Gesichtspunkte liefern können.

Joh. Frenzel hat den histologischen Bau der Leber bei einer sehr großen Zahl von Mollusken und speziell auch Gastropoden untersucht, und bringt in seiner Monographie eine Unmenge Details, welche hier um so weniger besprochen werden können, als physiologische Beziehungen fast durchwegs noch fehlen. Es ist zu bedauern, daß Frenzel sich nicht mehr von physiologischen als morphologischen Gesichtspunkten leiten ließ. Dies würde ihn nicht nur vor mehrfachen Irrtümern beschützt, sondern seiner Arbeit auch einen ungleich größeren Wert verliehen haben.



Fig. 302. *Aplysia depilans*. Zwei Resorptionszellen (Körnerzellen Frenzels) mit aufgenommenen Chlorophyllkörnern (in a noch grün, in b schon bräunlich verfärbt) (nach P. Enriques).

Er findet die von ihm als „Körnerzellen“ (Resorptionszellen B.) bezeichneten Elemente „ganz allgemein in der Mitteldarmdrüse der Mollusken“. Ihre höchste Entwicklung sollen sie bei den Opisthobranchiern erlangen (*Aplysia*). „Sie enthalten außer dem Protoplasma und dem Kern einen meist gesonderten, kugeligen Ballen von blasenartigem Aussehen, welcher eine Anzahl mehr oder minder stark und verschieden (meist braun) gefärbter Körner, größere und kleinere Fettkügelchen und je nach Umständen mehr oder weniger zahlreiche Eiweißklümpchen einschließt“. . . . „Der Fettgehalt der Körnerzellen scheint von allerhand äußeren Umständen abzuhängen, während das Vorkommen der Eiweißklümpchen ein mehr konstantes ist.“ Auch kristallinische Gebilde fanden sich bisweilen als Zelleinschlüsse. Bezüglich des mikrochemischen Verhaltens ist zu bemerken, daß die braunen Körner durch HCl oder H_2SO_4 grün gefärbt werden und gegen KOH-Lauge sehr widerstandsfähig sind. Alkohol, Aether, Chloroform und Benzin lösten den braunen Farbstoff leicht und vollkommen.

Von größter Wichtigkeit für die physiologische Funktion der in Rede stehenden Zellen und die Bedeutung ihrer gefärbten Einschlüsse sind neuere Beobachtungen von Enriques (62) an *Aplysia*, die in voller Uebereinstimmung mit den Anschauungen stehen, zu welchen mich seinerzeit die gemeinsam mit Moritz unternommenen Studien an *Helix*-Arten geführt haben.

Untersucht man an gut gefütterten Aplysien in einem nicht zu weit vorgeschrittenen Stadium der Verdauung die Leber, so findet man die „Körnerzellen“ fast gänzlich erfüllt mit teils kleineren grünen, teils größeren braunen rundlichen Körpern (Fig. 302), von ganz gleicher Beschaffenheit, wie sie sich auch frei im Verdauungskanal

vorfinden. Unschwer lassen sich die grünen Körner mit den Chloroplasten der verzehrten Ulvenblätter identifizieren, während die braunen, die vielfach noch dunklere Granula einschließen, nur weitere Umwandlungen von solchen darstellen. Bisweilen erscheint auch die plasmatische Zwischenmasse diffus grün gefärbt. Niemals aber ließ sich nachweisen, daß die Körner, wie Frenzel behauptete, als Inhaltskörper eines besonderen „Ballens“ innerhalb der Zellen auftraten. Stets war hinsichtlich der Färbung auf das deutlichste die Uebereinstimmung der Zelleinschlüsse mit den geformten Inhaltskörpern des Darmes zu konstatieren. Mit dem Verschwinden der Chlorophyllkörper aus dem letzteren entleerten sich bei längerem Hungern auch die Körnerzellen und waren dann überhaupt schwer nachzuweisen, füllten sich aber sofort wieder mit farbigen Körnern, sobald die Tiere neuerdings Nahrung aufnahmen. Leider war es nicht möglich, die Art der Aufnahme jener geformten Nahrungsbestandteile direkt unter dem Mikroskop zu beobachten, doch dürfte sich dieselbe kaum wesentlich anders vollziehen, wie auch sonst in ähnlichen Fällen; eine Andeutung von Pseudopodienbildung hat Enriques übrigens in einigen Fällen tatsächlich gesehen und auch abgebildet. Es ließ sich erwarten, daß auch bei anderen phytophagen Schnecken ähnliches vorkommt.

In der Tat sah Enriques auch bei *Limnaeus stagnalis* wiederholt Pflanzenzellen mit zum Teil noch ganz normalen Chlorophyllkörnern im Innern von Leberzellen und Brüel (31) hat später, offenbar ohne Kenntnis der Arbeit von Enriques ganz analoge Beobachtungen an *Hermaea* und *Caliphylla mediterranea* gemacht, Nacktschnecken mit außerordentlich reich verzweigter Leber, die sich, wie schon erwähnt, hauptsächlich von Chlorophyllkörpern ernähren, die sie aus eröffneten Algenzellen aussaugen und die sich dann in solcher Menge in den Leberkanälen vorfinden, daß die Gesamtfärbung des Tieres dadurch eine mehr oder weniger intensiv grüne wird, während sie sich bei Nahrungsentziehung in Gelb und schließlich weißlich ändert.

Schon Trinchese (162, 163) hatte nun gesehen, daß Chlorophyllkörner auch in der Wand der Lebergänge liegen, doch hatte er über die Art des Eindringens und ihre eigentliche Lage keine klaren Vorstellungen. Brüel hat dann sicher nachgewiesen, daß sie von den die Kanälchen allerorts auskleidenden Zellen aufgenommen werden, deren es in der Mitteldarmdrüse der genannten Schnecke anscheinend nur eine Art gibt.

„Untersucht man die Leber eines Exemplares von *Hermaea*, das mindestens 8 Tage nichts gefressen hat, so findet man sämtliche Zellen von Einschlüssen frei, ihren Leib statt deren von einer kleinen Anzahl relativ großer Vakuolen besetzt, die seinen weitaus größten Teil beanspruchen. Läßt man ein solches Individuum Nahrung aufnehmen und konserviert es sofort darnach, so liegen in allen Leberstämmen und -Zweigen stattliche Mengen von den verschiedenen Algenchromatophoren zerstreut, teils frei im Lumen, teils der Wand anhaftend. Um solche aber sieht man die Zellenfläche gewöhnlich wallartig erhoben, und eine kleinere Anzahl von einer dünnen Plasmaschicht ganz umgriffen, und sie gelangen damit ins Innere einer der oberflächlichen Zellvakuolen.“ Man findet schließlich bei gut genährten Tieren „die Leberzellen sämt-

licher Geflechte fast ausnahmslos bis zum Platzen mit Chloroplasten gefüllt, so vollständig, daß es stärkster Vergrößerung und manchmal nicht geringer Mühe bedarf, um dünne plasmatische Scheidewände auch nur zwischen einigen der vielen Chromatophoren in einer gefärbten Zelle nachzuweisen. Aus einer Anzahl solcher Chlorophyllkörner, von einem dünnen Häutchen umschlossen, bestehen die Leberzellen dem Anschein nach geradezu."

Es kann hiernach als festgestellt gelten, „daß eine phagocytäre Tätigkeit der Leberzellen im größten Maßstabe stattfindet".

Diese Befunde gewinnen noch ein erhöhtes Interesse dadurch, daß sie einen außerordentlich klaren Beweis dafür liefern, daß die Schneckenleber nicht nur als Verdauungsdrüse fungiert, indem sie, wie noch zu zeigen sein wird, ein an Enzymen reiches Sekret liefert, welches im „Magen" die eingeführte Nahrung zunächst verdaut, sondern zugleich auch Verdauungsorgan in dem Sinne ist, daß vom Ausführungsgang hereingedrungene geformte Nahrungsbestandteile von gewissen Zellen aufgenommen und intracellular verdaut werden.

Seit lange ist es bekannt, daß sich aus der Leber bei vielen Mollusken mit Alkohol ein Farbstoff extrahieren läßt, dessen optisches Verhalten durchaus für Chlorophyll spricht. MacMunn (125, 127) war seinerzeit der Meinung, daß es sich hier um echtes tierisches Chlorophyll („Enterochlorophyll") handle, welches im Tierkörper selbst gebildet würde und stützte sich dabei hauptsächlich auf die Erfahrung, daß auch mehrmonatliches Hungern das Pigment nicht zum Verschwinden bringt. Auch Max Levy (117) gelangt zu einer ähnlichen Auffassung. Er fand den alkoholischen Auszug bei *Helix pomatia* dunkelgrün gefärbt mit der für Chlorophyll charakteristischen roten Fluoreszenz. Das Absorptionsspektrum „zeigte im Rot ein dickes und ein schmaleres Band, im Grün ein breites, nicht tief dunkles. Indigo und Violett unsichtbar". Bei dem großen Reichtum des Organes an diesem Farbstoff und der Abwesenheit jedes Leberfarbstoffes scheint es ihm „durchaus nicht gewagt, anzunehmen, daß das Chlorophyll diesen letzteren vertritt".

Die späteren, sehr eingehenden Untersuchungen von Dastre und Floresco (52—54) haben jedoch zur Evidenz erwiesen, daß das „Enterochlorophyll" MacMunns der eingeführten pflanzlichen Nahrung entstammt und nur sehr lange von der Leber zurückgehalten wird. Besonders beweisend ist der folgende Versuch, welchen die genannten Autoren an *Helix pomatia* angestellt haben. Eine größere Anzahl derselben wurde nach vollzogener Ueberwinterung mit vollkommen chlorophyllfreier Nahrung gefüttert. Zu diesem Zwecke dienten etiolierte Pflanzen, insbesondere Bohnen, die im Dunkeln gekeimt hatten und durch Begießen mit Zuckerlösung bis zur Blattbildung gediehen waren oder auch Filtrierpapierstückchen, die mit Stärke, Gelatine, Pepton und Eisensalzen imprägniert worden waren. Die Versuche wurden bis zum Herbste fortgesetzt, derart, daß die Schnecken etwa 1 Jahr lang chlorophyllfreie Nahrung erhalten hatten. Die Untersuchung ergab nun, daß bei solchen Tieren das Chlorophyll gänzlich aus der Leber verschwunden war (zitiert nach v. Fürth).

Was speziell *Aplysia* betrifft, so kann es nach dem Mitgeteilten nicht weiter überraschen, daß Enriques das Absorptionsspektrum

eines alkoholischen Leberextraktes mit dem einer angesäuerten alkoholischen Chlorophylllösung völlig übereinstimmend fand.

Sehr charakteristisch ist auch das Verhalten der Leber bei *Pleurobranchaea Meckelii*, einer Schnecke, welche sich fast ausschließlich von kleinen Fischchen und Crustaceen ernährt und nur ausnahmsweise Pflanzenteile (Algen) aufnimmt. Dementsprechend zeigt ein alkoholischer Auszug der Leber nur ganz selten und schwach angedeutet das Absorptionsspectrum des Chlorophylls, welches dann übrigens auch aus der Pflanzennahrung der gefressenen Tiere herstammen könnte.

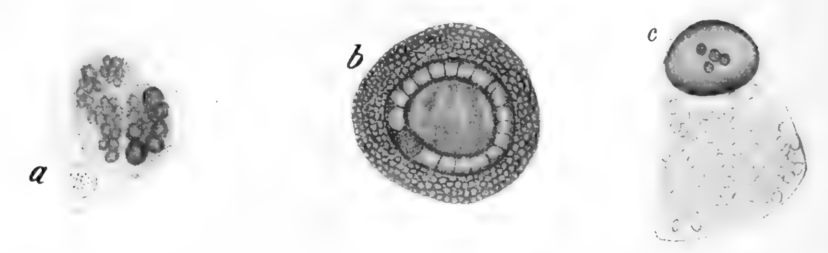


Fig. 303. *Aplysia.* a Eine mit Sekretkugeln gefüllte Leberzelle, b ein Sekretklumpen mit komplizierter Struktur, c eine Leberzelle mit einem (braunen) Sekretklumpen und zahlreichen Körnern (nach P. Enriques).

Den „Sekretzellen" (Barfurths Fermentzellen von *Helix*) entsprechen in der Leber von *Aplysia* besondere Elemente, die ungeachtet vielfacher Differenzen in Form, Größe und Beschaffenheit des Inhaltes doch gewisse übereinstimmende Merkmale erkennen lassen. An Stelle der braun oder gelb gefärbten Klumpen und Kugeln von *Helix* treten hier grünliche oder bräunliche Tropfen von sehr wechselnder Größe, deren Farbe häufig ganz der von normalem oder durch Säuren veränderten Chlorophyll entspricht. Dennoch



Fig. 304. *Pleurobranchaea Meckelii.* a Zellen eines Leberschlauches mit Sekret, b Leberzelle mit Cilien und einigen Sekretkugeln, c Leberzelle mit einem großen Sekretklumpen (nach P. Enriques).

handelt es sich in diesem Falle sicher nicht um pflanzliches Pigment, wie schon aus dem Verhalten gegen Alkohol hervorgeht, sondern um ein spezifisches Sekret dieser Zellen. („Cellule secernenti a grosse gocce" nach Enriques.) Haben die Tiere einige Zeit gehungert, so findet man fast in jeder Zelle einen sehr großen, dunkelgefärbten rundlichen Ballen („Fermentballen" Frenzels), der bisweilen eine ziemlich komplizierte Struktur besitzt und sehr häufig eine ganze Anzahl kleinerer Tropfen umschließt (Fig. 303 u. 304). Noch kleinere,

blasser gefärbte Tropfen findet man dann stets auch in den Zwischenräumen zwischen anderen noch zu erwähnenden Zellen (Analogie der „Kalkzellen" von *Helix*) in die sie offenbar aus den Sekretzellen gelangen. Der Charakter dieser Einschlüsse als eines Verdauungssekretes, oder wenigstens der Vorstufe eines solchen ergibt sich sehr klar aus dem Umstande, daß nach reichlicher Nahrungsaufnahme immer eine rasche Verminderung der Ballen sowohl wie der kleineren Tropfen erfolgt. Die Bildung der großen Ballen geschieht nach ENRIQUES in der Weise, daß im Plasma der betreffenden Zellen diffus verteilt zunächst ganz winzige Tröpfchen auftreten, welche nach und nach zu größeren Tropfen und schließlich zu der großen Zentralmasse sich vereinigen. Umgekehrt zerfällt diese letztere bei dem eigentlichen Sekretionsvorgang wieder in zahlreiche kleine Tropfen, welche, wie schon erwähnt, schließlich austreten und in den Zellinterstitien sich reichlich ansammeln. Die chemische Beschaffenheit derselben unterscheidet sie wesentlich von den ursprünglichen

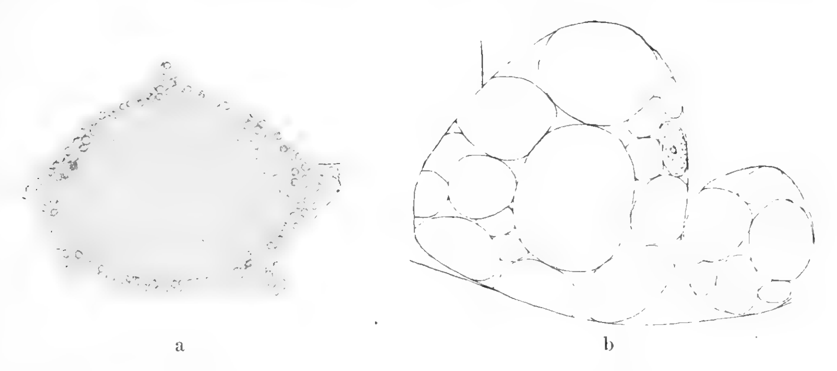


Fig. 305. *Aplysia limacina.* a Eine sogenannte „Kalkzelle" mit umgebenden interstitiellen Körnern (den Sekretzellen entstammend), b zwei Körnerzellen („Kalkzellen") nach 3-tägigem Hunger (nach P. ENRIQUES).

Sekretballen, indem sie im Gegensatz zu diesen in Wasser außerordentlich leicht löslich sind. Sie sollen ja auch als flüssiges Sekret nun rasch in die Ausführungsgänge der Leber gelangen, um als Verdauungssaft Verwendung zu finden, während die schwerlöslichen Ballen, je nach Umständen, oft lange Zeit in den Zellen gespeichert bleiben.

Die „Kalkzellen" von *Helix* werden in der Mitteldarmdrüse von *Aplysia* durch äußerlich ähnliche Elemente vertreten, deren Inhalt aus dicht gedrängten, sehr stark lichtbrechenden Kügelchen besteht, deren Zahl und Größe je nach dem Ernährungszustand der Tiere großen Schwankungen unterworfen ist. Bei gut gefütterten Exemplaren findet man sehr zahlreiche kleine Granula, während nach längerem Hungern vielfach nur wenige große Einschlüsse (Fig. 305) oder wohl auch gar keine vorhanden sind. Wieder in anderen Fällen finden sich in einer und derselben Zelle kleine und größere Granula untermischt vor. Im allgemeinen besteht wie bei den Resorptionszellen die Tendenz zur Verminderung der Einschlüsse, wenn die Schnecken hungern, so daß die Vermutung naheliegt, es handle sich um gespeicherte Reserve-

stoffe. Die leichte Löslichkeit in Wasser zeigt schon, daß es hier nicht, wie bei *Helix*, phosphorsaurer Kalk sein kann, aus dem die Körnchen bestehen, sondern eine andere, wahrscheinlich organische Substanz (Kohlehydrat).

Röhmann (145) hat in der Mitteldarmdrüse von *Aplysia* ein Polysaccharid (Rhamnosan) nachgewiesen, dessen Lokalisation freilich nicht näher festgestellt wurde. Auch bei *Caliphylla* (und *Hermaea*) finden sich nach Brüel (31) in den in die Papillen eindringenden Verzweigungen der Leber (aber nur in diesen) Zellen vom Charakter der „Kalkzellen“ der Pulmonaten. Die massenhaft eingelagerten Körnchen (unbekannter Natur) zeigen eine ganz ähnliche Abhängigkeit vom Ernährungszustand des Tieres, wie bei *Aplysia* und sind daher wohl auch als (organische?) Reservestoffe zu deuten.

Sehr viel einfachere Verhältnisse finden sich bei *Pleurobranchaea*. Hier lassen sich trotz der sehr verschiedenen Beschaffenheit der Einschlüsse nach Form und Farbe alle Uebergänge nachweisen, so daß der Schluß, es handle sich nur um eine einzige Art von Zellen der Leber in verschiedenen funktionellen Zuständen, durchaus gerechtfertigt erscheint. Sie entsprechen im allgemeinen den Sekretionszellen („cellule secernenti a grosse gocce“ Enriques) in der Leber von *Aplysia*. Es finden sich solche mit flimmernden Cilien, oder ohne solche mit grünlichen oder rosa gefärbten Tropfen, die ohne Zweifel als „Sekretstoffe“ aufzufassen sind. Von der Leber der Chitonen hat schon Bela Haller behauptet, daß sie nur eine Zellart enthielte, ebenso *Patella* und *Haliotis* (*Fissurella*?). Im übrigen betont auch Frenzel die allgemeine Verbreitung der von ihm als „Fermentzellen“ bezeichneten Elemente, als deren Hauptbestandteil er einen „Sekretballen“ mit „mehr oder minder gefärbten Einschlüssen von flüssiger oder etwas schleimiger bis halbfester Konsistenz und von höchst verschiedener, meist aber von annähernd kugeliger oder tropfenartiger Gestalt“ bezeichnet. Außerhalb dieses Ballens sollen sich Fett sowie „Eiweißklümpchen“ und endlich bisweilen Kristalle nicht fettartiger Natur finden.

6. Das Sekret der Mitteldarmdrüse und seine verdauenden Wirkungen.

Eröffnet man bei irgendeiner *Helix*-Art den „Magen“, so findet man ihn immer gefüllt mit einer braunen, klaren, etwas zähen Flüssigkeit, deren Farbe nur dann ins Grünliche übergeht, wenn grüne, chlorophyllhaltige Pflanzenteile gefressen wurden, und deren Menge ganz wesentlich von dem Ernährungszustande des Tieres abhängt. Am meisten Saft findet sich bei Tieren, die reichlich gefressen hatten und deren Magen sich dann wieder entleert hat, was in der Regel nach 24 Stunden der Fall ist. Dann findet man ihn oft ganz prall mit verhältnismäßig dünnflüssigem, braunem Saft erfüllt, während nach einer längeren Hungerperiode der Inhalt spärlicher, mehr eingedickt und zähflüssig erscheint. Hat das Tier eben gefressen, so erscheinen auch die Nahrungsmassen durchtränkt mit derselben braunen Flüssigkeit, die nichts weiter ist, als das Sekret der Mitteldarmdrüse. Hiermit stehen auch die Angaben von E. Yung (174) in Uebereinstimmung, welcher das Lebersekret (von *Helix pomatia*) als eine Flüssigkeit beschreibt „de couleur brune, verte, verte-jâunatre etc.“.

Ganz abweichende Angaben machte CL. BERNARD (14) in betreff der Beschaffenheit des Lebersekretes von *Limax flavus*. KRUKENBERG teilt die betreffende Stelle in Uebersetzung mit (Heidelb. Unters., 2. Bd., Heft 1, p. 16f): „Wenn man den Magen- und Darminhalt von *Limax flavus* untersucht, und zwar bei Tieren, welche lange gehungert haben, so kann man die Gegenwart einer sehr braunen Galle nachweisen, doch in derselben keine Spur von Zucker. Nehmen die Tiere aber dann Nahrung auf, so ergießt sich ein saurer ‚Magensaft‘ (BERNARD glaubte, daß der Verdauungssaft im Magen selbst von besonderen Drüsen der Schleimhaut abgesondert wird; vgl. LECONS de physiol. exper. II, 1856, p. 487—493), welcher sich mit der Nahrung mischt und in welchem sich auch kein Zucker findet. Diesen Befund macht man aber nur so lange, als die Verdauung währt und sobald die Nahrung fast vollständig aus dem Magen in den Darm übergetreten ist, ergießt sich aus dem Ductus choledochus nahe dem Pylorus eine farblose, zuckerhaltige Flüssigkeit in den Magen. In dem Maße als die Absorption im Darm fortschreitet, vermehrt sich die Sekretion dieser zuckerhaltigen Flüssigkeit in der Leber so sehr, daß der Magen bald von dem Sekrete angefüllt und ausgedehnt wird. Die Sekretion der zuckerhaltigen Flüssigkeit und der Erguß derselben in den Magen erfolgt somit nach der sogenannten Magenverdauung und fällt mit der Absorptionsperiode im Darme zeitlich zusammen. Diese Flüssigkeit sammelt sich dann auch in dem nach dem Magen zu sich weit öffnenden Ductus choledochus und staut sich, nachdem der Magen ausgedehnt ist in der Leber selbst an. So kommt auch in der Leber eine sehr beträchtliche und auffällige allgemeine Dilatation zustande. Bald aber verringert sich der Umfang des Magens, des Ductus choledochus und der Leber infolge der Absorption dieser Flüssigkeit. Diese Aufsaugung wird vorzugsweise im Magen erfolgen, wo das Sekret sich besonders anzusammeln scheint, ohne in den Darm überzutreten. Wenn die Absorption fast vollendet ist, sezerniert die Leber eine andere Flüssigkeit, die sich in keiner Weise von der Galle unterscheidet. Das Sekret, welches sich dann aus dem Ductus choledochus ergießt, verarmt nach und nach immer mehr an Zucker, wird zugleich immer mehr gefärbt, und ist zuletzt reine zuckerfreie Galle, wie man sie in dem Verdauungsrohr der nüchternen *Limax* findet. Dann verschwindet die Turgeszenz der Leber und ihr Volum nimmt ab. Diese dunkle „Galle“, welche zuletzt sezerniert wurde, scheint nicht merklich resorbiert zu werden; sie bleibt im Darme und man findet sie mehr oder weniger eingedickt und mit ihrer braunen Farbe noch bei der folgenden Verdauungsperiode.“

Ob diese Beobachtungen von CL. BERNARD in irgendwelchem Zusammenhang mit den erwähnten Angaben von P. BERT und BOURQUELOT über die Farblosigkeit des Lebersekretes von Cephalopoden stehen, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

D. BARFURTH ist geneigt, die erwähnte Angabe CL. BERNARDS nicht sowohl auf Sekretion eines farblosen, zuckerreichen Saftes seitens der Leber als vielmehr umgekehrt auf ein Eindringen von Inhaltsmassen aus dem stark gefüllten Darm in die sehr weiten Ausführungsgänge der Drüse zu beziehen. Wie sich aus dem angeführten Zitat ergibt, ist CL. BERNARD in Uebereinstimmung mit allen seinen Vorgängern der Ansicht, die Mitteldarmdrüse der Schnecken entspreche

funktionell der Leber der Wirbeltiere, eine Auffassung, die sich ursprünglich nur auf eine gewisse äußere Aehnlichkeit hinsichtlich der Lage, Größe und Farbe des Organes gründete. So fungiert in den Arbeiten von Schlemm, Karsten, Meckel und Will, welch letzterer mit Hilfe der Pettenkoferschen Probe echte Gallenbestandteile nachgewiesen haben wollte, die in Rede stehende, mächtig entwickelte Drüse stets als „Leber". Diese Auffassung wurde durch Bernards Beobachtungen über den Zuckergehalt der Drüse noch wesentlich gestützt, und schien daher der morphologischen Aehnlichkeit auch eine funktionelle Gleichwertigkeit zu entsprechen.

„Chez les limaces il y a deux secretions hepatiques, celle du sucre et celle de la bile"; in diesem Satze Cl. Bernards findet die erwähnte Meinung ihren schärfsten Ausdruck. Demgegenüber machte jedoch schon C. Voit (170) geltend, daß in der angeblichen Leberdrüse (der Perlenmuschel) weder Zucker noch Gallensäuren oder Gallenfarbstoffe mit Hilfe der bekannten Reaktionen nachweisbar sind. Die ganz vereinzelte Angabe von Sirodot, welcher in den Lebern von *Helix pomatia* glycocholsaures Natron nachgewiesen haben wollte, scheint auch auf einer Täuschung zu beruhen, wenigstens fand Krukenberg (l. c.) die Lebern von 46 Exemplaren von *Helix* ganz frei von Gallensäuren. Dagegen führt er allerdings an, daß Zucker „in allen Molluskenlebern meist in reichlicher Menge vorkommt".

Hoppe-Seyler erkannte zuerst, daß die „Leber" der Wirbellosen, insbesondere die der Mollusken ein Verdauungssekret liefert. Zu dem gleichen Resultat gelangte in der Folge L. Fredericq (65, 67) und J. Frenzel (70) und zurzeit darf diese Anschauung von der Bedeutung der Mitteldarmdrüse bei allen Wirbellosen, die sich überhaupt im Besitze eines solchen Organes befinden, als sicher festgestellt gelten.

Von dem Gesichtspunkte aus, daß die Schneckenleber in erster Linie Verdauungsdrüse ist, erscheint zunächst die Reaktion des Saftes von Interesse.

E. Yung (174) fand während der Wintermonate den ganzen vorderen Abschnitt des Darmes bei *Helix pomatia* völlig neutral: in seltenen Fällen war dieses Verhalten gleichmäßig über den ganzen Darm verbreitet, doch herrschte in der Regel jenseits des Ausführungsganges der Mitteldarmdrüse eine schwach saure Reaktion. An einer anderen Stelle betont Yung die saure Reaktion auch im Magen der eingedeckelten Wintertiere. („Lorsqu'on ouvre un escargot au milieu de l'hiver, on trouve ordinairement dans son intestin une quantité plus ou moins considérable d'un liquide visqueux de couleur brun verdâtre, brun, gris foncé ou même noir, dépourvue de substances alimentaires, mais dans lequel flottent des flocons de l'endothélium détaché. La réaction de ce liquide est legèrement acide ainsi que celle du tissu même du foie.")

Während des Sommers ergab sich stets eine deutlich saure („franchement acide") Reaktion nicht nur der Schleimhaut des Darmes in seiner ganzen Ausdehnung, sondern auch des flüssigen Inhaltes. „C'est la un caractère constant, quoiqu'il se manifeste avec un degré d'intensité variable. Son maximum a été constaté pendant les mois de juin et de juillet chez les escargots qui venaient de manger et dont l'estomac était rempli de nourriture" . . . „la réaction acide constante du suc digestif de l'*Helix* lui créé une situation à part parmi

les autres Pulmonés, dont les nus digèrent seulement dans un milieu alcalin et les autres également bien dans un milieu acide ou alcalin.“ (E. YUNG.) Auch noch an einer zweiten Stelle (l. c. p. 53) hebt YUNG hervor, daß die Reaktion des Magensaftes bei gefülltem Magen am deutlichsten sauer gefunden wird: „Pendent les mois d'été, juin, juillet et août, les escargots ramassés dans les bois et immédiatement ouverts monstrent généralement l'intestin largement dilaté par les aliments végétaux baignés d'un abondant liquide brûn-rougeâtre ou verdâtre. La réaction de ce liquide qui est constamment deversé par le canal excréteur du foie en pleine activité est franchement acide.“ Da Pflanzensäfte vielfach sauer reagieren, so läßt sich unter solchen Umständen die saure Reaktion des Mageninhaltes nicht ohne weiteres auf das ergossene Sekret beziehen, und wäre es leicht möglich, daß die gradweis verschiedene Acidität des letzteren, welche YUNG fand, auf solche Umstände zu beziehen ist. YUNG bediente sich zum Nachweis der Reaktion eines sehr empfindlichen Lackmuspapiers. Auch BARFURTH betont die saure Reaktion des Darminhaltes. Er gibt an (4), daß derselbe mehrere Stunden nach Beginn des Fressens bei *Helix, Arion* und *Limax* stets sauer und „reich an Zucker und Peptonen“ sei; desgleichen fand er bei mit Brot gefütterten Exemplaren von *Limax variegatus* den Darminhalt meist „stark sauer“, ebenso die Flüssigkeit in den Leberausführgängen und das Leberparenchym selbst. „Es wäre von großem Interesse“, so fügt er hinzu, „die Natur der Säure zu erforschen: aber unsere einheimischen kleinen Schneckenarten eignen sich schlecht zu solchen Untersuchungen.“

Ich bin mit MORITZ zu etwas abweichenden Ergebnissen gelangt, indem sich herausstellte, daß die Reaktionsverhältnisse im Schneckendarm im allgemeinen mit jenen übereinstimmten, welche ganz regelmäßig auch im Mitteldarm der Larve von *Tenebrio molitor* zu konstatieren sind.

Während der Sommermonate wurde neutrales Lackmuspapier von dem frisch aus dem Magen entnommenen braunen Safte ausnahmslos schwach, aber deutlich gerötet, während rotes Lackmoïdpapier sich immer sehr stark blau färbte. Es war dies ebensowohl nach langem Hungern, wie nach reichlicher Fütterung der Tiere der Fall. Um über die Reaktionsverhältnisse in den einzelnen Abschnitten des Darmes noch genaueren Aufschluß zu erhalten, haben wir auch hier mit Erfolg Fütterungsversuche mit Mehl angestellt, welchem blaues Lackmuspulver beigemischt worden war. Die Tiere nehmen das feuchte Gemenge nach längerem Hungern gern und reichlich auf, und man hat dann Gelegenheit zu konstatieren, daß ähnlich, wie beim Mehlwurm, in den vorderen Teilen des Verdauungstraktus (im eigentlichen Magen und im Anfang des Dünndarmes bis zu dem Blindsack, in welchen der Leberausführgang mündet) die Inhaltsmassen rot oder blaurot gefärbt erscheinen, während jenseits der Einmündungsstelle des Leberganges die rein blaue Färbung eine ausgeprägt alkalische Reaktion anzeigt. Untersucht man die Inhaltsmassen des Magens genauer, so findet man neben zahlreichen roten Lackmuspartikeln auch massenhaft blaue, das Ganze durchtränkt von reichlicher deutlich rot gefärbter dünner Flüssigkeit. Dieselbe Erscheinung läßt sich auch

dann beobachten, wenn man eine kleine Menge blaues Lackmuspulver mit etwas frisch entleertem Magensaft mischt und einige Zeit stehen läßt. Ein Teil der Körnchen färbt sich dann rot, während andere dauernd blau erscheinen. Wie dies auch zu erklären sein mag, jedenfalls handelt es sich nur um eine sehr wenig ausgeprägte saure Reaktion, ungleich schwächer als im Anfangsteil des Mitteldarmes vom Mehlwurm.

Da Lackmoïd selbst noch in starker Verdünnung deutlich gebläut wird und auch Cochenille mit Magensaft im Sinne einer alkalischen Reaktion reagiert, so dürfte wohl das Vorhandensein einer freien Säure als ausgeschlossen gelten können. Aber auch saure Phosphate scheinen keine Rolle zu spielen, wie sich aus der Untersuchung der anorganischen Salze des Saftes ergibt. Während beim Mehlwurm der Reichtum des Mitteldarminhaltes an Phosphaten (und Mg) sich sofort bei Zusatz von NH_3 durch Bildung von charakteristischen Kristallen von Tripelphosphat ergibt, läßt sich im Magensaft der Schnecke H_3PO_4 überhaupt nicht und Mg nur in sehr geringer Menge nachweisen. Der mit Wasser verdünnte Saft wurde mit Alkohol gefällt, das Filtrat eingedampft, getrocknet und geglüht.

Die Lösung der Asche reagierte deutlich alkalisch sowohl gegen neutrales Lackmus- wie rotes Lackmoïdpapier. Mit Magnesiamischung blieb sie völlig klar, und sind daher lösliche Phosphate anscheinend nicht vorhanden. Wird ein Tropfen der Lösung auf dem Objektträger langsam verdunstet, so schießen farblose Kristallaggregate an, welche sich bei Zusatz von HCl rasch unter Gasentwicklung (CO_2) lösen. Die alkalische Reaktion ist daher auf vorhandene Karbonate zu beziehen.

Der ziemlich beträchtliche, in Wasser unlösliche Aschenrest wurde mit etwas verdünnter HCl gelöst, was unter reichlicher CO_2-Entwicklung geschieht. Die klare Lösung gibt, mit NH_3 im Ueberschuß versetzt, nur einen äußerst spärlichen Niederschlag (Ca- und Mg-Phosphat?), der infolgedessen nicht näher untersucht werden konnte. Dagegen entsteht in der ammoniakalischen Lösung mit Ammoniumoxalat ein reichlicher weißer, undeutlich kristallinischer Niederschlag von oxalsaurem Kalk. Auf Zusatz von Natriumphosphat zum klaren Filtrat entsteht eine minimale Trübung (Mg?). Bei aller durch die geringen Mengen der verfügbaren Flüssigkeit bedingten Unvollkommenheit der Untersuchung dürfte doch jedenfalls der reiche Kalkgehalt des Saftes sowie der fast gänzliche Mangel an H_3PO_4 und Mg hervorzuheben sein. Dies ergibt sich schon aus dem Umstande, daß es bei Vermischung des unverdünnten Magensaftes mit Magnesiamischung niemals gelingt, Kristalle von Tripelphosphat oder auch nur eine Trübung der Flüssigkeit zu erhalten. Es erscheint dies um so auffälliger, als, wie Barfurth angibt, die Mitteldarmdrüse der Schnecken im Sommer stets sehr reich ist an Phosphaten.

Bei *Aplysia* sammelt sich, wenn die Tiere hungern, im Kropf und im Magen eine klare, bernsteingelbe Flüssigkeit an, welche nach Röhmann (145) auf Lackmus nur ganz schwach sauer reagiert und rotes Lackmuspapier nicht bläut. Dagegen gibt Bottazzi (25) an, daß sie stark sauer ist. Das gleiche gilt dann nach diesem Autor auch von dem Wasserextrakt der Leber. Wird ein solcher jedoch von einem gefütterten Tier bereitet, so ist die Reaktion stets alkalisch. Auch Enriques findet den Inhalt des Magens sauer und schließt daraus

auf saure Reaktion des Sekretes der Mitteldarmdrüse (der Tropfen in den Sekretzellen). Auch bei Pleurobranchaea soll der dunkel gefärbte Mageninhalt hungernder Tiere stark sauer reagieren. Der Eiweißgehalt des Sekretes ist bei *Aplysia* nach Röhmann gering, auch reduziert dasselbe nach Entfernung des Eiweißes mit HCl und Phosphorwolframsäure alkalische Kupferlösung nicht oder nur sehr schwach.

Dagegen ist bei *Helix* der reiche Eiweißgehalt des in den Darm resp. Magen ergossenen Lebersekretes bemerkenswert. Erhitzt man einen Tropfen des Saftes auf einem Objektträger, so entsteht regelmäßig eine starke Trübung. Alkohol im Ueberschuß zugesetzt, erzeugt einen voluminösen Niederschlag, der sich in Wasser auch dann noch zum größten Teil auflöst, wenn er einige Tage unter Alkohol stehen blieb. Man erhält so eine trübe, bräunliche Flüssigkeit, welche sich auf Zusatz von etwas Kalilauge sofort klärt und deutliche (violette) Biuretreaktion gibt. Das klare, gelbbraune Filtrat gibt, mit Essigsäure schwach angesäuert, einen ziemlich reichlichen flockigen Niederschlag, der sich im Ueberschuß der Säure nicht löst, dagegen in Alkalilaugen leicht löslich erscheint. Die Lösung gibt mit $CuSO_4$ deutliche Biuretreaktion, ebenso auch das Filtrat vom Essigsäureniederschlag, welches sich beim Kochen trübt.

Auch in reinem mit Wasser verdünntem Magensaft bewirkt Essigsäure eine deutliche Trübung, welche im Ueberschuß der Säure nicht verschwindet und beim Kochen der sauren Flüssigkeit sehr zunimmt, besonders wenn vorher etwas Kochsalz zugesetzt wird. Selbst ziemlich stark verdünnter Saft gesteht dann fast vollkommen zu einer breiigen Masse. Demungeachtet gibt das klare Filtrat, mit viel Alkohol versetzt, neuerdings eine Trübung, ein Beweis, daß nicht alles Eiweiß beim Kochen ausgeschieden wurde.

Salzsäure bewirkt schon in kleinster Menge eine starke Fällung, ebenso HNO_3, letzterenfalls färben sich die Flocken beim Kochen gelb (Xanthoproteïnreaktion). Sehr auffallend ist das Verhalten des Saftes gegen Salicylsäure. Setzt man zu stark verdünntem Magensaft eine schwache Lösung der Säure (1-prom.), so entsteht sofort eine starke Trübung, was bei Anwendung unverdünnten und nur wenig verdünnten Saftes erst dann der Fall ist, wenn sehr viel Salicylsäurelösung zugefügt wird, so daß dadurch die entsprechende Verdünnung herbeigeführt wird. Der gebildete Niederschlag erscheint in Wasser unlöslich, leicht löslich in Alkalien. Als Eiweißkörper erweist er sich durch eine deutliche Biuretprobe.

Verdauung von Kohlehydraten. Daß dem Lebersekret der Schnecken eine ganz ausgeprägte amylolytische Wirkung zukommt, wird von allen Beobachtern übereinstimmend angegeben. So bemerkt Krukenberg (103, 104), daß die Leber von *Helix pomatia* reich sei an diastatischem Enzym, während solches in den Speicheldrüsen gänzlich fehle. Bei verschiedenen Meeresschnecken fand er den „Diastasegehalt der Lebern“ wechselnd. „Die Versuche wurden mittels der dialysierten Glyzerinauszüge ausgeführt und sie ergaben für die Lebern von *Fissurella costaria, Turbo rugosus, Doriopsis limbata, Doris tuberculata* und von *Lithodomus lithophagus* bei 40° C innerhalb 2—3 Stunden nur eine zweifelhafte saccharifizierende Wirkung auf gekochte Stärke. Versuche, welche mit den nicht der Dialyse unterworfenen Auszügen angestellt und durch ent-

sprechende Begleitversuche mit den gekochten Proben kontrolliert wurden, ließen zwar Spuren von Diastase auch in den Lebern dieser Arten erkennen, die Mengen derselben sind aber so gering, daß sie durch eine halbtägige Dialyse im fließenden Wasser vollständig ausgewaschen werden. In den Lebern von *Trochus zizyphinus*, *Murex brandaris* und *trunculus* mißlang der Nachweis von Diastase aber auch in den nicht dialysierten Auszügen. Alle übrigen daraufhin untersuchten Mollusken-Lebern enthielten reichlich Diastase." Yung (174, p. 52 f.) fand den Magensaft von *Helix pomatia* sowohl im Winter wie auch besonders im Sommer sehr kräftig saccharifizierend. („Son action sacharifiante sur l'empois d'amidon, la mie du pain, et la farine non hydratée, est très puissante.") Die gleiche Wirkung zeigte auch ein Wasserextrakt der Leber. „La foie d'*Helix* renferme donc, en hiver comme en été, mais beaucoup plus abondamment dans cette dernière saison, un ferment analogue à celui de la salive des animaux vertébrés, qui transforme l'amidon en sucre; de plus il fabrique du sucre dans son propre tissu aux depens vraisemblablement du glycogène, qu'il renferme. Ce ferment n'agît que très faiblement aux basses températures; en été il est beaucoup plus actif qu'en hiver ainsi qu'à la température de 37—38 ° C d'une étuve. De plus l'ébullition le détruit; la reduction de l'oxyde de cuivre n'à, en effet, plus lieu si on fait bouillir préalablement le liquide dans l'éprouvette."

Da die Nahrung unserer Landschnecken (*Helix*) stets sehr reich an Kohlehydraten ist, so wird man, so lange im Magen Futterreste enthalten sind, kaum erwarten können, den Saft zuckerfrei zu finden, und eine Prüfung auf amylolytisches Enzym wird nur nach vorgängiger Dialyse vorgenommen werden können. In der Tat gibt Yung (l. c. p. 53) an, daß der Mageninhalt stets fertigen Zucker enthalte: („On le constaté en détachement sur quelques individus l'intestin antérieur jusqu'au coecum en ayant soin de ne pas entrainer des fragments du foie. Le plus avantageux pour cette opération est de poser une ligature aussitôt l'animal ouvert au niveau des deux points extrèmes, puis de couper en arrière des ligatures; avec quelques précautions on isole ainsi l'estomac et son contenu sans rien en perdre. Puis, on place les intestins dans une éprouvette avec un peu d'eau, on delaie ou filtre et l'on essaie le liquide filtré à la liqueur cupropotassique. Ce même liquide, debarrassé de son sucre dans un dialyseur minuscule, conserve le ferment diastatique, qui lui permet de sacharifier de l'empois d'amidon en moins d'une heure à la température ordinaire." Nach Brotfütterung fand auch Barfurth (l. c.) den Inhalt des Darmes „grauweiß und sehr zuckerreich".

Da fast alle unsere Versuche mit dem Magensaft länger hungernder Schnecken oder doch solcher Individuen angestellt wurden, deren Magen sich bereits wieder vollkommen entleert hatte (was in der Regel nach etwa 24 Stunden der Fall zu sein pflegt), so kam es darauf an, zu untersuchen, ob auch dann das ergossene Lebersekret merklich zuckerhaltig ist. Zu diesem Zwecke wurde der Magensaft von Schnecken, die mindestens einen Tag gehungert hatten, mit Wasser etwas verdünnt und nach schwachem Ansäuern mit Essigsäure gekocht, wobei der größte Teil der Eiweißkörper ausfällt. Das auf dem Wasserbad eingeengte Filtrat erwies sich regelmäßig zuckerfrei, indem bei Anstellung der Trommer-

schen Probe keine Reduktion erfolgte. Es lag daher unter diesen Umständen keine Veranlassung vor, den Saft zunächst der Dialyse zu unterwerfen, und es konnte nach Zusatz desselben zu Stärkelösung das Auftreten einer starken Reduktion als beweisend für die enzymatische Spaltung der Stärke angesehen werden.

Zu je 20 ccm Stärkekleister (1,0 Stärke auf 100 ccm H_2O) wurden in einem Versuch 0,5, in einem anderen 0,2 ccm unverdünnter Magensaft gegeben. Schon nach 15 Minuten zeigte sich in der ersten Probe bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eine sehr merkliche Klärung der opalisierenden Lösung, bei Jodzusatz entsteht zunächst Violett-, später Rotfärbung, mit Fehlingscher Lösung starke Ausscheidung von Kupferoxydul. In der zweiten, weniger Magensaft enthaltenden Probe treten die gleichen Veränderungen merklich später ein (nach etwa 30 Minuten) und auch nach 24-stündigem Stehen im Brütofen (bei 30° C) erfolgt mit Jod noch deutliche Rotfärbung (Erythrodextrin). Um dieselbe Zeit liefert die Phenylhydrazinprobe schon nach 20 Minuten langem Erhitzen im Wasserbad eine starke Ausscheidung von Kristallen, welche bei mikroskopischer Untersuchung die für das Glykosazon charakteristischen Formen (Nadelbüschel) zeigen. Es kann hiernach kein Zweifel sein, daß in dem Saft ein sehr energisch wirkendes stärkespaltendes Enzym enthalten ist und daß als Endprodukt des Prozesses Traubenzucker entsteht. Da die Möglichkeit besteht, daß vorher Maltose gebildet und dann erst invertiert wird, so wurde nicht unterlassen, die Wirkung des Sekretes auf Maltose- sowie auch auf Saccharoselösungen zu prüfen. Es ergab sich, daß eine an sich nicht reduzierende Lösung von Rohrzucker, mit etwas frischem Magensaft versetzt, schon nach ganz kurzer Zeit (15 Minuten) energisch reduziert.

Ganz analoge Erfahrungen machte Röhmann bei *Aplysia*. 5 ccm des Magensaftes (Lebersekretes) von Tieren, die 9 Tage gehungert hatten, wurden mit 50 ccm 1-proz. Stärkekleister und etwas Thymol digeriert. Nach 24 Stunden färbt sich die Lösung mit Jod nicht, dagegen zeigte sich starke Reduktion; nach 48 Stunden ergibt die Titrierung mit Knappscher Lösung ein Reduktionsvermögen, welches einer Menge von 0,20 g Traubenzucker entspricht.

Stärkekörner als solche werden naturgemäß viel schwerer angegriffen und ist zu ihrer völligen Lösung viel mehr Zeit erforderlich. Barfurth (l. c. p. 332) teilt in dieser Beziehung eine interessante Beobachtung mit. Nach Brotfütterung fand er, wie schon erwähnt, den Inhalt des Darmes bei Schnecken (*Helix*, *Limax*) grauweiß und sehr zuckerreich. „Der Anfangsdarm und Magen waren dabei durch den mit viel Flüssigkeit versehenen Nahrungsbrei sehr stark ausgedehnt, auch die Ausführgänge der Leber und die Leberfollikel selber waren durch die angesammelte Flüssigkeit sehr stark erweitert und in mehreren Fällen hatte der Nahrungsbrei sich bis in die kleineren Gallengänge und sogar bis in das Lumen der Leberfollikel selber verbreitet. Dies ergab sich sehr deutlich aus der Untersuchung von in Alkohol gehärteten Lebern. Schnitte von solchen, mit Jodlösung behandelt, wiesen im Innern der Leberfollikel große Mengen unversehrter oder halbverdauter Stärkekörner auf." Diese letzteren färben sich nach Barfurth „blaßblau, mit einem Stich ins Violette, und zeigen ein eigentümliches Aussehen: In der Mitte erscheint eine Höhlung (Kern), von der Fortsätze ausgehen; manchmal

erscheint in der Mitte ein dunkler Halbmond, oft sieht man nur ein Auseinanderweichen der Schichten. Die Peripherie zeigt einen hellen Saum." Wie Barfurth richtig bemerkt, handelt es sich hier um nichts anderes als um die auch beim Keimungsprozeß stärkeführender Samen auftretenden „Korrosionsfiguren", welche sich in ebenso charakteristischer Weise im Mitteldarminhalt des Mehlwurmes finden. Auch Yung (l. c.) findet, daß Stärke in Substanz, d. h. in fester Form verdaut wird. („Si, au lieu d'empois d'amidon, on placé dans le tube qui contient le liquide ferment de la farine en pondre ou des fragments de mie de pain, la transformation s'effectue également, mais elle ne dévient bien nette qu'après plusieurs heures." L. c. p. 54.)

Am besten lassen sich die Veränderungen, welche Stärkekörner unter dem Einfluß des Lebersekretes der Schnecken erleiden, untersuchen, wenn man eine kleine Probe auf dem Objektträger mit einem Tropfen des unverdünnten Saftes eindeckt und das Präparat dann, in einer feuchten Kammer vor Verdunstung geschützt, bei entsprechender Temperatur (30° C) aufbewahrt. Weizenstärke wird unter diesen Umständen schon nach 24 Stunden vollkommen aufgelöst, nachdem die einzelnen Körner vorher in ähnlich charakteristischer Weise korrodiert worden sind, wie dies auch im Mitteldarm des Mehlwurmes geschieht. Nimmt man zu dem Versuch statt Mehl einen dünnen Schnitt aus dem stärkeführenden Endosperm eines Weizenkornes, so lassen sich sofort zwei sehr bemerkenswerte Tatsachen konstatieren: erstlich die rasche Lösung der Cellulosemembran, welche stets erfolgt, bevor die eingeschlossenen Stärkekörner überhaupt merklich angegriffen werden, und dann das Zurückbleiben eines ziemlich weitmaschigen Netzwerkes, in welchem offenbar die Stärkekörner eingebettet lagen. Dieses „Plasmanetz" tritt in einer noch viel charakteristischeren Weise hervor, wenn recht dünne Schnitte aus Maiskörnern verdaut werden. Hier liegen bekanntlich die polyedrischen Stärkekörner so dicht zusammengepackt, daß sie sich gegenseitig abplatten und „nur durch ganz zarte Plasmaplatten voneinander getrennt werden". (Zimmermann in Schenks Handb. d. Botan., Bd. 3, 2, p. 579.) Behandelt man einen solchen Schnitt auf dem Objektträger mit Kalilauge oder H_2SO_4, so tritt nach Lösung der Stärke das Netzwerk in Gestalt eines zarten Gitters auf das schönste hervor. Genau die gleichen Bilder erhält man nun auch bei Verdauung von Maiskornschnitten mit Schneckenmagensaft. Bei Anwendung starker Vergrößerungen erkennt man an den feineren Bälkchen sowohl in Seitenansicht, wie von der Fläche her oft mit größter Deutlichkeit eine zierliche, wabige Struktur von auffallender Regelmäßigkeit, welche stellenweise täuschend den Eindruck hervorruft, als handle es sich um getüpfelte Membranen mit Verdickungsschichten. Da auch die Widerstandsfähigkeit dieser Netze gegen chemische Reagentien eine sehr auffallende ist, so haben wir nicht unterlassen, uns noch durch besondere Versuche zu vergewissern, daß es sich wirklich um Eiweißsubstanzen handelt. Von Kalilauge oder H_2SO_4 werden sie, wie schon bemerkt, nicht angegriffen. Jodjodkaliumlösung färbt sie braungelb; ebenso Jod + H_2SO_4; die Prüfung mit Millons Reagens fiel negativ aus, dagegen ergab Behandlung mit einer sehr wirksamen Trypsinlösung nach 24 Stunden (bei 30° C) unverkennbare Anzeichen von Verdauung; noch besser

wirkte ein Wasserextrakt des Mitteldarminhaltes von mehreren Mehlwürmern, in welchem die Netze fast völlig gelöst wurden. (Die betreffenden Präparate waren vorher zur Entfernung der Stärke mit Schneckensaft behandelt worden.) Es ergibt sich hier, wie man sieht, ein sehr auffallender Gegensatz zwischen der Verdauungsflüssigkeit des Mehlwurmes und der Schnecke hinsichtlich der Einwirkung auf Eiweißkörper, welche, wie sich auch noch in der Folge zeigen wird, von dem letzteren so gut wie gar nicht angegriffen werden.

Während Weizen-, Roggen-, Mais- und Reisstärke vom Schneckensaft leicht und rasch gelöst werden, gilt das Gegenteil von der Kartoffelstärke, deren Körner auch bei lange andauernder Einwirkung anscheinend ganz unverändert bleiben. Die rasche und vollständige Lösung der Cellulosemembranen (in der Regel schon nach 2—3 Stunden) ist unter diesen Umständen um so bemerkenswerter. Daß übrigens gerade die Kartoffelstärke sich durch eine besondere Resistenz gegen amylolytische Enzyme auszeichnet, ist auch schon von anderer Seite hervorgehoben worden. Es muß dies mit der Struktur der Körner zusammenhängen, da Unterschiede der Zeit, welche zur Umbildung von Kleister aus verschiedenen Stärkesorten in Zucker erforderlich war, sich nicht konstatieren lassen.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich, daß das Sekret der Schneckenleber ein Enzym enthält, welches auf die Cellulosemembranen der stärkeführenden Endospermzellen der Gramineen sowie auf die Zellwände der Kartoffelknollen so außerordentlich energisch lösend wirkt, daß gewiß von einer Identität desselben mit gewöhnlicher Diastase gar nicht die Rede sein kann und eine besondere „Cytase“ unter allen Umständen angenommen werden muß. Jeder Zweifel wird aber ausgeschlossen durch die im folgenden mitzuteilenden Versuche über das Verhalten verschiedener „Reservecellulosen“ bei Behandlung mit frischem Schneckenmagensaft.

Wie bereits früher bemerkt wurde, haben die bisherigen Versuche, die mächtig verdickten Zellwände des Dattelendosperms durch Diastaselösungen oder wässerige Extrakte von Dattelendosperm oder Dattelcotyledonen zur Lösung zu bringen, im allgemeinen nur wenig befriedigende Resultate ergeben. Nicht nach Tagen, sondern nach Wochen, ja Monaten bemißt sich die Zeit, welche nach Grüss erforderlich war, um merkliche Lösungserscheinungen an Schnitten oder Stücken von Dattelendosperm durch Malzdiastase hervorzurufen. Um so überraschender ist daher die geradezu erstaunliche Energie, mit welcher Schneckenmagensaft nicht nur auf das hornige Dattelendosperm, sondern ganz ebenso auch auf die noch widerstandsfähigere Reservecellulose der Steinnuß (*Phytelephus macrocarpa*), der Kaffeebohnen, Lupinensamen, sowie auf die aus „Amyloïd“ bestehenden Verdickungsschichten der Endospermzellen von *Tropaeolum* einwirkt.

Bringt man einen möglichst dünnen Schnitt aus einem Dattelkern mit etwas unverdünntem Magensaft auf einen Objektträger, bedeckt mit einem Deckglas, und setzt nun das Präparat in einer feuchten Kammer einer Temperatur von etwa 30° C aus, so lassen sich schon nach kürzester Zeit (1/2—1 Stunde) ganz charakteristische Veränderungen der Zellen erkennen. Während die Zellgrenzen am normalen Präparate, in der Regel gar nicht oder nur stellenweise schwach angedeutet, innerhalb

der ziemlich stark lichtbrechenden Masse der Verdickungsschichten hervortreten, ist dies im ersten Stadium der Verdauung wesentlich anders. Man sieht dann allerorts die Zellgrenzen in Gestalt schmaler, bei tiefer Einstellung heller, bei hoher dunkler Spalten markiert, so daß erst jetzt das typische Bild eines „Parenchyms" auf den ersten Blick entgegentritt. Nur hier und da, namentlich an Stellen, wo zwei Tüpfelkanäle aufeinanderstoßen, lassen sich anscheinend Reste der Mittellamelle in Form kleiner, ganz schmaler Streifchen einer dunkelkörnigen Masse erkennen. Man gewinnt daher durchaus den Eindruck, daß jene zunächst angegriffen und gelöst wird. Zu dieser Zeit ist an den Verdickungsschichten selbst noch keine Veränderung zu bemerken. Wenig später (etwa 2 Stunden) erscheinen nun auch diese Verdickungsschichten in unverkennbarer Weise verändert. An den dünnsten Stellen der Schnitte findet man dann die einzelnen Zellindividuen noch schärfer voneinander abgegrenzt, indem einerseits die erwähnten Spalträume sich noch erheblich verbreitert haben, während andererseits auch der Auflösungsprozeß der Verdickungsschichten von innen her begonnen hat.

Handelt es sich um einen annähernd senkrecht zur Achse der länglichen Zellen geführten Schnitt, so bietet er in diesem Stadium das zierliche Bild von ziemlich breiten, fast kreisrunden Ringen, deren Substanz noch ein ziemlich gleichmäßig starkes Lichtbrechungsvermögen besitzt (Fig. 306). Nur hier und da zeigen sich die Zellringe anscheinend bereits von einer meist ziemlich breiten Lücke durchbrochen. Stellenweise lassen sich auch, ohne daß die Substanz der Zellwand eine merkliche Quellung erfahren hätte, die einzelnen Verdickungsschichten in Form einer nur zart angedeuteten konzentrischen Schichtung erkennen, was bekanntlich an normalen Präparaten niemals der Fall ist. Sehr interessant gestalten sich nun die weiteren Fortschritte des Lösungsprozesses, der unter den erwähnten Umständen meist schon nach 12 Stunden zur völligen Zerstörung eines selbst ziemlich dicken Schnittes führt. An Querschnitten findet man nach etwa 6-stündiger Einwirkung unverdünnten Saftes (bei 30° C) die erwähnten Zellringe, soweit sie aus stark lichtbrechender Substanz bestehen, noch mehr reduziert. Sie sind nicht nur viel schmaler geworden, sondern erscheinen auch an vielen Stellen nicht mehr zusammenhängend. Meist erkennt man an dem in Glyzerin liegenden Präparat nur noch einzelne Stücke oder halbmondförmige Segmente der ursprünglich geschlossenen Ringe, welche anscheinend vielfach außer allem Zusammenhang stehen. Bei sorgfältiger Regulierung der Beleuchtung läßt sich aber leicht feststellen (besonders bei Untersuchung in der ursprünglichen Verdauungsflüssigkeit), daß die Ringe, ja überhaupt die ganze ursprüngliche Form der Zellen, noch fast unverändert erhalten sind und nur das starke Lichtbrechungsvermögen verloren haben, indem offenbar gewisse Stoffe herausgelöst oder wenigstens chemisch verändert worden sind (Fig. 306 b u. c). Der zurückbleibende Rest erscheint als eine außerordentlich blasse, homogene Substanz von fast demselben Lichtbrechungsvermögen wie das umgebende Medium, so daß sie bei flüchtiger Beobachtung leicht ganz übersehen werden kann. Allmählich wird nun auch diese aufgelöst, so daß der Zusammenhang der Zellen an vielen Stellen gelockert und bei der geringsten mechanischen Einwirkung ganz aufgehoben wird. Man findet dann in der das Präparat umgebenden Flüssigkeit nur noch einzelne kleinere oder größere Stücke schwimmend, welche vor allem durch kleine Reste der stark lichtbrechenden Substanz kenntlich sind, bis schließlich auch sie verschwinden.

Verfolgt man diese Vorgänge, wie sie sich in rascher Folge bei Einwirkung des Lebersekretes unserer Landschnecken auf Dattelendosperm entwickeln mit der Schilderung, welche Reiss, Grüss und namentlich Michniewicz von den die Keimung begleitenden Veränderungen desselben Gewebes gegeben haben (vgl. p. 183 f.), so tritt zwar eine gewisse Uebereinstimmung in unverkennbarer Weise hervor. In beiden Fällen handelt es sich nicht um Quellung und nachherige Lösung der Verdickungs-

schichten im Sinne von Sachs, sondern um ein „Abschmelzen" derselben, nachdem sie vorher ihr starkes Lichtbrechungsvermögen von innen her verloren haben. Doch machen sich auch bemerkenswerte Differenzen geltend, und zwar in bezug auf die Mittellamelle. Wir sahen dieselbe in der Regel zuerst angegriffen werden, und nur hier und da (besonders an den Tüpfelscheidewänden) entgehen Teile davon dem Auflösungsprozeß. Niemals gelang es nach völliger Lösung eines Schnittes auch nur die geringsten Spuren der Mittellamellen nachzuweisen, auch vorher ließen sich in keinem Falle Partien auffinden, welche nur noch aus Innen- und Mittel-

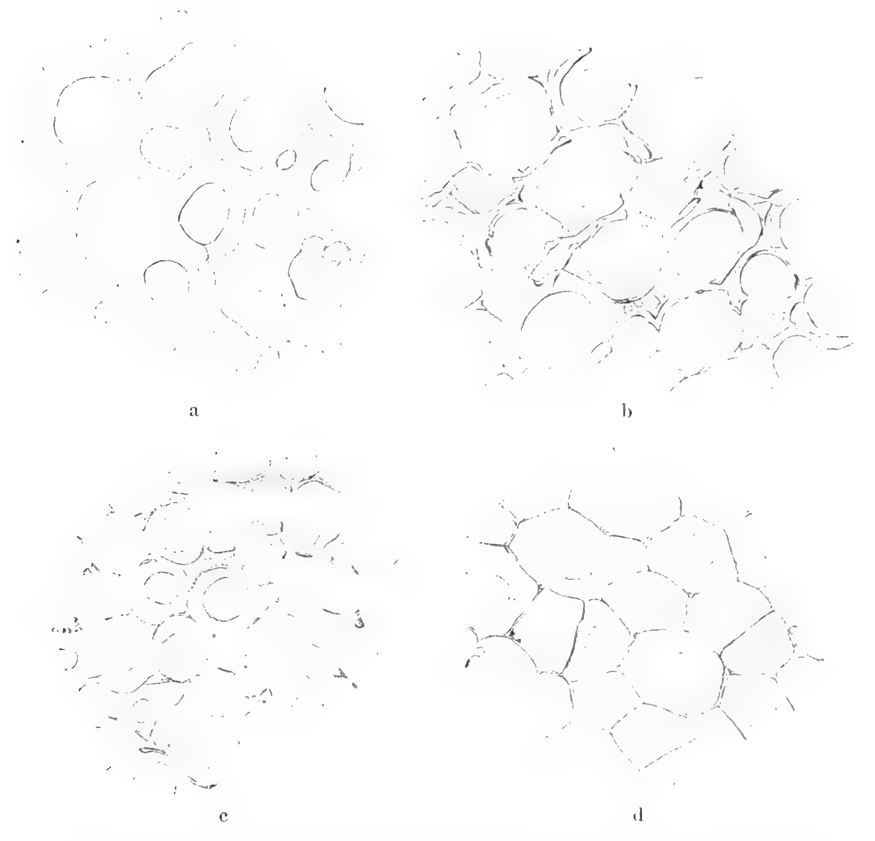


Fig. 306. Querschnitte durch Dattelendosperm, mit Schneckenmagensaft (Lebersekret) behandelt. a Erstes Stadium der Verdauung (Lösung der Mittellamelle). Die stärkere Lichtbrechung der Verdickungsschichten ist durch dunkleren Ton angedeutet. b Zweites Stadium der Verdauung. Die stark lichtbrechende Substanz liegt in Form unzusammenhängender Schollen innerhalb eines blassen, homogenen Restes der ursprünglichen Verdickungsschichten. c Drittes Stadium. Kurz vor gänzlicher Lösung. Die Zellwände immer noch als ganz blasse Ringe erkennbar. d Schnitt durch Dattelendosperm, mit Krebsmagensaft verdaut. Deutliches Hervortreten der Mittellamelle zwischen den blassen Verdickungsschichten (nach Biedermann und Moritz).

lamellen bestanden hätten. Es ist dies um so bemerkenswerter, als ein anderes celluloselösendes Enzym, welches, wie schon erwähnt wurde, im Sekret der Mitteldarmdrüse (sogenannte Leber) des Flußkrebses vorkommt, gerade in der erwähnten Hinsicht typisch verschieden wirkt. Behandelt man einen Querschnitt durch einen Dattelkern statt mit dem Magensaft der Schnecke, mit einem Tropfen

der braunen Flüssigkeit, welche sich in der Regel im Magen des Krebses findet, so hat man hier wie dort sehr bald Gelegenheit, ganz charakteristische Veränderungen zu konstatieren (Fig. 306d).

In beiden Fällen besteht der erste erkennbare Erfolg in dem scharfen Hervortreten der Zellgrenzen; während aber durch das Schneckensekret infolge der raschen Lösung der Mittellamelle feine helle Spalten erzeugt werden, treten bei Anwendung von Krebssaft gerade die Mittellamellen als stark glänzende, bei hoher Einstellung helle, bei tiefer dunkle Linien hervor, welche sich von den angrenzenden Verdickungsschichten um so deutlicher abheben, als diese, ohne zunächst gelöst zu werden, ganz gleichmäßig ihr starkes Lichtbrechungsvermögen verlieren und verblassen. Nirgends bemerkt man jene stark glänzenden Segmente und Ringstücke, welche durch das Schneckenenzym erzeugt werden und hier, sozusagen als Einlagerungen in die blasse, homogene Grundsubstanz erscheinen. Diese sowohl, wie die Mittellamellen werden schließlich aufgelöst, die letzteren aber merklich später, so daß man an den dünnsten Stellen eines Präparates sehr oft Gelegenheit hat, völlig isolierte Stücke oder ganze Netze von Mittellamellen zu sehen.

Wie zu erwarten war, nimmt die Energie der Wirkung beider Enzyme, der Schnecken- wie der Krebs-„Cytase", mit sinkender Temperatur erheblich ab. Zu einer Zeit (6 Stunden), wo bei 30° C ein dünner Dattelschnitt im unverdünnten Schneckensaft fast völlig gelöst erscheint und höchstens noch Bruchstücke vorgefunden werden, hat bei gewöhnlicher Zimmertemperatur kaum das erste Stadium der Celluloseverdauung mit der Bildung der hellen Spalträume begonnen. In anderer Beziehung weicht aber das Cellulose-Enzym in ziemlich auffallender Weise von anderen Verdauungs-Enzymen ab. Dies gilt vor allem hinsichtlich der großen Bedeutung, welche hier offenbar die Menge des Fermentes auf die verdauende Wirkung der betreffenden Flüssigkeit besitzt. In der Regel macht sich schon bei geringen Verdünnungsgraden des frischen Magensaftes eine ganz auffällige Schwächung seiner lösenden Kraft bemerkbar, die sich vor allem in einer sehr bedeutenden Verzögerung der Verdauung äußert. Ueber eine 20-fache Verdünnung hinauszugehen, erscheint im allgemeinen nicht geraten.

In besonders störender Weise macht sich dieser Umstand bemerkbar, wenn es behufs Untersuchung der bei der enzymatischen Celluloselösung gebildeten Spaltungsprodukte darauf ankommt, größere Mengen von Material zu verdauen, was bekanntlich bei den gewöhnlichen proteolytischen (peptischen oder tryptischen) Enzymen keinerlei Schwierigkeiten begegnet. Auch läßt sich leicht zeigen, daß die stärkelösende Wirkung des Schneckenmagensaftes nicht annähernd in gleichem Grade von der Verdünnung abhängt, wie dessen Fähigkeit, Reservecellulose zu spalten. Freilich sind die Versuche insofern nicht direkt vergleichbar, als es sich im einen Falle (Stärke) um Lösungen (verdünnter Kleister), im andern aber um feste Substanz handelt. Demungeachtet wird man hierin einen weiteren Grund dafür finden dürfen, daß die beiden Wirkungen durch spezifisch verschiedene Enzyme veranlaßt werden, um so mehr als das unverdünnte Sekret Cellulose viel früher und energischer angreift als Stärkekörner.

Wie beim Mehlwurm, so zeigte sich auch hier der Einfluß der Reaktion des Sekretes auf dessen verdauende Wirkungen nicht von

so ausschlaggebender Bedeutung, wie man nach den bisherigen Angaben hätte erwarten sollen. Wir haben bei unseren Versuchen in der Regel von allen künstlichen Zusätzen abgesehen, von der Ueberzeugung geleitet, daß der natürliche Saft wohl die günstigste Zusammensetzung besitzen würde. Diese Erwartung hat sich denn auch in der Tat in allen Fällen bestätigt. Doch läßt sich andererseits leicht zeigen, daß weder das Vorhandensein einer freien Säure noch eines Alkali die Wirkung des celluloselösenden Enzyms zu hindern vermag, wenn eine gewisse Grenze nicht überschritten wird. Fügt man einigen Tropfen Schneckenmagensaft so viel Na_2CO_3 zu, daß rotes Lackmuspapier stark gebläut wird, so läßt sich im Vergleich zu unvermischtem Saft zwar eine merkliche Herabsetzung der verdauenden Kraft konstatieren, doch wird dieselbe erst bei viel mehr Alkali ganz aufgehoben. Bringt man von 3 gleich großen Dattelschnitten den einen in Schneckensaft, welcher mit ein wenig Essigsäure angesäuert wurde (man muß dabei sehr vorsichtig sein, da sonst, wie erwähnt, eine bleibende Eiweißfällung entsteht; es ist sehr auffallend, daß KRUKENBERG nirgends dieser Schwierigkeit beim Ansäuern des Lebersekretes der Schnecken gedenkt und nur einmal erwähnt, es „dürfe" bei Zusatz von 0,2 Proz. HCl zu einem Glyzerinextrakt von *Helix*-Lebern kein Niederschlag entstehen!), den zweiten in normalen unverdünnten und endlich den dritten in alkalisch gemachten Saft (mit Na_2CO_3), und setzt alle 3 Präparate gleichzeitig einer Temperatur von 30° C aus, so findet man nach 12 Stunden die Cellulose in dem normalen und sauren Präparat völlig gelöst und nur in dem alkalischen sind geringe Reste davon erhalten geblieben. Ueberall aber findet man den Zellinhalt (Plasma und Fetttropfen) völlig unverändert erhalten.

Durch Eintrocknen scheint die Wirksamkeit der Cytase gar nicht zu leiden. Wenigstens erwies sich eine Portion Saft, der über 14 Tage in einem Uhrschälchen eingetrocknet war, beim Wiederauflösen in etwas Wasser ausgezeichnet wirksam.

Mit Rücksicht auf die am Dattelendosperm gemachten Erfahrungen war es von besonderem Interesse, die Wirkungen des Saftes auch an dem ungleich widerstandsfähigeren, knochenharten Endosperm von *Phytelephas* (Steinnuß) zu erproben.

Hinsichtlich des Baues gleichen bekanntlich die enorm verdickten Zellen durchaus jenen der Dattel. Auch hier erscheint die Substanz der Verdickungsschichten ganz homogen und stark lichtbrechend. Unterwirft man nun einen Schnitt oder Schliff des „vegetabilischen Elfenbeins" auf dem Objektträger bei 30° C der Verdauung mit einem Tropfen des unverdünnten, dem Magen einer hungernden *Helix pomatia* entnommenen Saftes, so machen sich deutlich sichtbare Veränderungen immer erst viel später bemerkbar als bei einem Dattelschnitt, sind aber schließlich eben so ausgeprägt wie hier. Die ersten Andeutungen beginnender Verdauung machen sich unter den erwähnten Umständen kaum früher als nach 12 Stunden bemerkbar, also zu einer Zeit, wo Dattelschnitte in der Regel schon fast völlig gelöst erscheinen. Erst nach etwa 24 Stunden beginnen dünne Schnitte des Steinnuß-Endosperms in Stücke zu zerfallen, welche nun immer dünner werden und schließlich verschwinden.

Sozusagen in kleinerem Maßstabe wiederholt sich das Strukturbild des Dattel- und Steinnuß-Endosperms in den Samen von *Tropaeolum*. An Schnitten durch die Cotyledonen der ruhenden Samen, sieht man auch hier die Wände der Zellen außerordentlich stark verdickt. Bekanntlich bestehen die Verdickungsschichten

in diesem Falle nicht eigentlich aus Cellulose, sondern aus dem schon mit Jod allein sich bläuenden Amyloïd. Die Lösung desselben durch Schnecken-Cytase erfolgt nun ungleich leichter als die der Reservecellulose in den vorgenannten Fällen. Die histologischen Veränderungen sind aber durchaus ähnliche. Schon nach $^1/_2$—1 Stunde lassen sich (bei 30°) ganz ausgeprägte Korrosionserscheinungen an den dünnsten Stellen eines Schnittes erkennen, die sich jedoch in manchen Punkten etwas anders gestalten, als beim Keimungsprozeß. Das Schneckenenzym bewirkt offenbar sofort eine viel energischere Zerstörung und Lösung, so daß schon nach ganz kurzer Zeit nur noch Inseln stark lichtbrechender Substanz erkennbar bleiben, welche aber bemerkenswerterweise das Lumen der Zellen begrenzen, während sich beiderseits von der Mittellamelle breite helle Spalträume befinden; desgleichen erscheinen die Porenkanäle sehr erweitert, so daß der Lösungsvorgang offenbar, wie bei der Dattel und der Steinnuß nicht von der Innenlamelle her, sondern um die Mittellamelle herum beginnt; daher erscheinen auch die Intercellularräume in den Ecken der Zellen zu rundlichen Hohlräumen ausgeweitet.

Aus einer ähnlich leicht angreifbaren Reservecellulose (nicht Amyloïd) bestehen die ebenfalls stark verdickten Wände der Endospermzellen von *Lupinus* und *Coffea*. Von Schneckenmagensaft wird diese Reservecellulose außerordentlich rasch und energisch angegriffen.

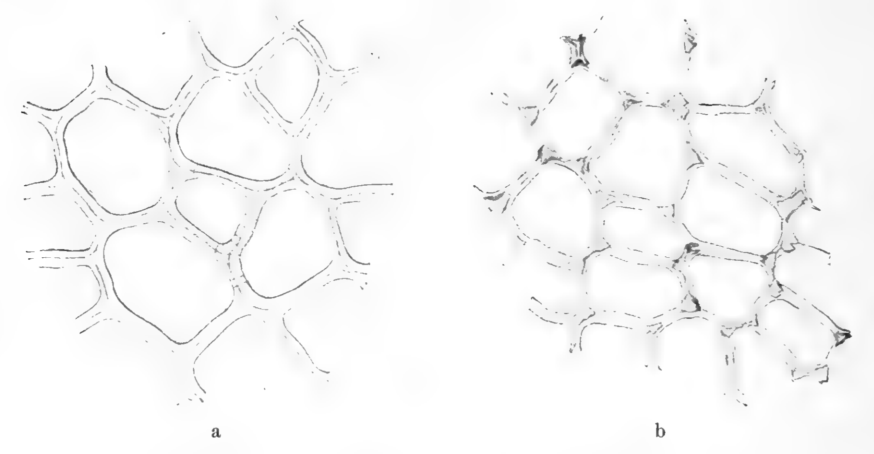


Fig. 307. Weizenkorn. Kleberzellen: a ohne Inhalt gezeichnet, normal; b halbverdaut; intralamellare Lösung der stark lichtbrechenden Substanz; die Innenlamellen noch erhalten, ebenso auch Reste von jener (die dunkel gehaltenen Teile). (Nach Biedermann und Moritz.)

Viel komplizierter als in den zuletzt erwähnten Fällen gestaltet sich der Lösungsprozeß der Zellwand bei den ebenfalls stark verdickten Kleberzellen des Weizens.

Ein sehr geeignetes Versuchsmaterial liefern jene Stückchen Weizenkleie, welche an der Innenfläche nur mit einer einschichtigen Lage solcher Zellen überkleidet sind. Man erkennt dann bei mikroskopischer Untersuchung von der Fläche her die stark lichtbrechenden, meist etwas gelblichen Zellwände, welche wie dicke Rahmen den dunklen Inhaltsballen umschließen, dessen Hauptbestandteile Eiweißkörper (Aleuronkörner) und Fett sind. Die Verdickung der Wand ist eine ziemlich gleichmäßige, nur hier und da erkennt man ganz schmale Porenkanäle. In den Ecken der polygonal begrenzten Zellen ist die Wanddicke etwas beträchtlicher. Die Grenzlinien von je zwei sich berührenden Zellen ist in der Mehrzahl der Fälle deutlich

zu erkennen (Fig. 307 a). Behandelt man ein derartiges Präparat in der oben angegebenen Weise auf dem Objektträger mit dem unverdünnten Saft aus dem Magen einer hungernden *Helix pomatia*, so läßt sich als erster Erfolg vielfach eine wellige Verbiegung der ursprünglich ziemlich geradlinig begrenzten Zellwände konstatieren, die offenbar ihre normale starre, feste Beschaffenheit verloren haben und einer irgendwie gerichteten Druckkraft nun leichter nachgeben. Wenig später treten die Grenzlinien namentlich in der Mitte zwischen je zwei Ecken des Polygons ganz scharf als heller Spaltraum hervor. Offenbar ist die innerste Schicht jeder Zelle physikalisch und chemisch von der Hauptmasse der Zellwand resp. auch der Mittellamelle verschieden und bleibt bei der Verdauung am längsten erhalten, während jene wie eine Füllmasse aus dem von je zwei Innenlamellen begrenzten Raum zuerst herausgelöst wird. Da dies nach Maßgabe der Mächtigkeit der Wandsubstanz an verschiedenen Stellen ungleich rasch geschieht, so ergeben sich zum Teil sehr eigentümliche Bilder. Vor allem bleiben in den Ecken der Zellen Zwickel stark lichtbrechender Substanz lange erhalten, welche mit den entsprechenden Gebilden benachbarter Zellen 3- oder 4-eckige glänzende Knoten bilden, zwischen welchen die Innenlamellen zarte Verbindungsbrücken bilden (Fig. 307 b). Wenig früher bemerkt man innerhalb des von diesen begrenzten Raumes beiderseits von der Mittellamelle je einen länglich spindelförmigen Körper, welche nichts weiter sind, als Reste derselben Substanz aus welchen die eben erwähnten Zwickel bestehen, die sich durch Abschmelzen von diesen isoliert haben. (Stellenweise lassen sich noch zarte Verbindungen zwischen denselben und den Zwickeln erkennen, so daß an der Zusammengehörigkeit beider gar nicht zu zweifeln ist.) Vielfach, namentlich am Rande des Präparates findet man diese durch ihren Glanz und die charakteristische Form auffallenden Gebilde auch ganz frei.

Wie sich aus der vorstehenden Schilderung ergibt, handelt es sich hier um eine nicht in der ganzen Circumferenz einer Zelle gleichmäßige Auflösung der Grundsubstanz der Wand, indem entsprechend der merklich verschiedenen Dicke derselben, der Zerstörungsprozeß immer dort am raschesten fortschreitet und schließlich zu Unterbrechung der Kontinuität führt, wo die stark lichtbrechende Grundlamelle am dünnsten ist, woraus sich einerseits die Bildung der „Zwickel“ und andererseits jener sonderbaren Bruchstücke der Flächenwand erklärt. Es werden dadurch auch die sehr charakteristischen falzartigen Auskehlungen an den Ecken der Zwickel verständlich, in welche die Mittellamelle gewissermaßen eingespannt erscheint.

Immer werden schließlich alle Teile der Zellwand gelöst, so daß der Inhalt völlig isoliert übrig blieb. Wie Bausteine ohne verbindenden Mörtel, so findet man die im wesentlichen unveränderten Kleberballen nach gänzlicher Auflöung der Zellwände lose nebeneinander liegend, so daß eine geringe Verschiebung oder ein Druck auf das Deckglas genügt, um sie aus der Ordnung zu bringen und von der Unterlage der Epidermiszellen wegzuspülen. In Uebereinstimmung mit den früheren, schon erwähnten Erfahrungen werden auch die Eiweißstoffe der Kleberzellen von dem Magensaft der Schnecke nicht angegriffen und bleiben bei jedem derartigen Versuch, wie lange man ihn auch immer ausdehnen mag, als ungelöster Rest zurück. Es ist diese Tatsache um so bemerkenswerter, als ein Wasserextrakt aus dem Mitteldarminhalt des Mehlwurmes unter ganz denselben Umständen eine gerade entgegengesetzte Wirkung zeigt, indem hier zwar die Kleberballen vollständig gelöst werden, die Zellwände dagegen völlig unversehrt bleiben.

Da es auf Grund der im Vorstehenden ausführlicher geschilderten Befunde nicht zweifelhaft sein kann, daß „Reservecellulosen“ der verschiedensten Art durch die Schnecken-Cytase rasch und äußerst energisch gelöst werden, so war es natürlich von großem Interesse zu erfahren, wie sich andere Cellulosearten sowie verholzte Membranen

unter gleichen Umständen verhalten würden. Unterwirft man einen dünnen Schnitt einer Rübe (weiße Zuckerrübe), eines Radieschens, einer Spargelspitze oder Quer- und Flächenschnitte von Salat- oder Kohlblättern auf dem Objektträger der Verdauung mit unverdünntem Schneckensaft, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit eine völlige Lösung der Wände aller nicht verholzten Zellen, so daß von den genannten Objekten eigentlich nur die Gefäßbündel übrig bleiben, die namentlich bei Rübenpräparaten überaus charakteristisch hervortreten. Desgleichen werden alle stärker cuticularisierten Zellwände sowie die Schließzellen der Spaltöffnungen nicht verdaut. So vollkommen ist dies der Fall, daß man sich der Verdauungsmethode geradezu zum Nachweis der Verholzung bedienen kann. In sehr überzeugender Weise macht sich dies geltend, wenn man

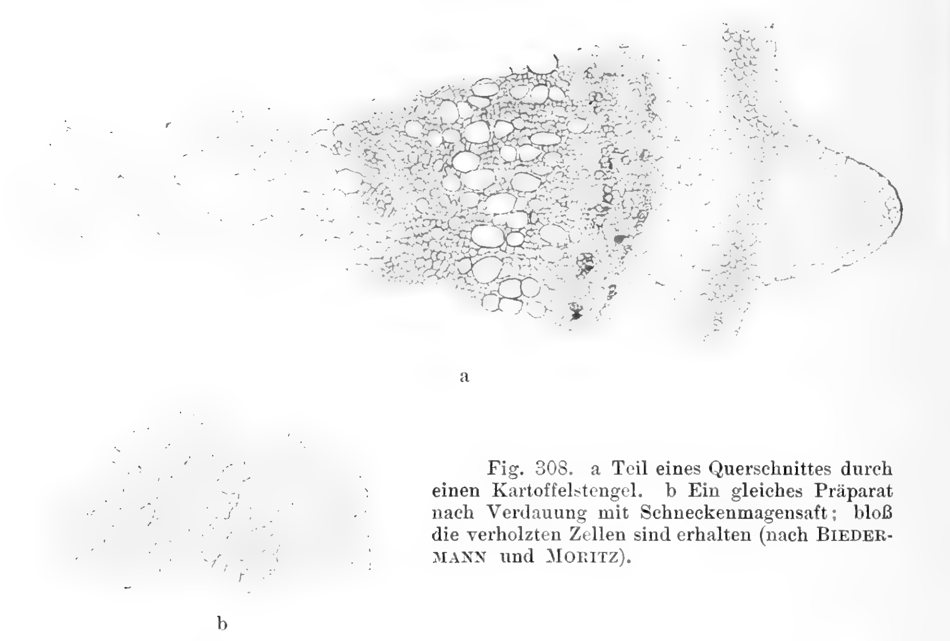


Fig. 308. a Teil eines Querschnittes durch einen Kartoffelstengel. b Ein gleiches Präparat nach Verdauung mit Schneckenmagensaft; bloß die verholzten Zellen sind erhalten (nach Biedermann und Moritz).

einen Stengelquerschnitt einer krautartigen Pflanze untersucht (sehr geeignet ist z. B. die Kartoffel). Man findet dann nach der Verdauung die Markzellen sowie das Parenchym und Collenchym der Rinde völlig zerstört, meist schon nach 2—4 Stunden, dagegen den Holzring, die Gefäße auf das schönste erhalten (Fig. 308 a, b). In allen Fällen ist auch hier wieder die auffallende Tatsache zu konstatieren, daß der plasmatische Inhalt der Zellen selbst dann nicht angegriffen wird, wenn es sich nur um einen dünnen Wandbelag handelt; man sieht dann oft noch ganz deutlich die Grenzlinien der einzelnen Elemente des Parenchyms, doch entsprechen denselben nicht mehr die Cellulosenmembranen, sondern die Hautschicht des Plasmas. Am auffälligsten macht sich dies natürlich immer dann bemerkbar, wenn das Lumen der Zellen vom Plasma ganz ausgefüllt wird. Es bleiben dann nach Behandlung mit Schneckenmagensaft die Plasmakörper völlig unversehrt in Reihe und Glied zurück.

Es ist bekannt, wie leidenschaftlich viele Schnecken Pilze fressen, und es war daher von Interesse zu untersuchen, wie sich die auch durch ihre chemische Zusammensetzung (Chitingehalt) besonders charakterisierte Pilzcellulose bei Verdauung mit Schneckenmagensaft verhält. Es stellte sich bei derartigen Versuchen mit Schnitten von verschiedenen Pilzen heraus, daß eine vollkommene Auflösung der Zellwände auch bei lange fortgesetzter Einwirkung niemals eintritt, indem stets eine äußerst zarte Grenzmembran zurückbleibt, durch welche es möglich wird, die Form der Gewebselemente vollkommen genau zu erkennen. Ob dieselbe etwa nur aus Chitin besteht, wurde nicht näher geprüft.

Es ergibt sich demnach aus den vorstehenden Beobachtungen, daß nicht nur Reservecellulosen (Hemicellulosen), sondern in der großen Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht verholzte oder cuticularisierte Zellwände durch Schnecken-Cytase angegriffen oder völlig gelöst werden. Um so auffallender erscheint es daher, daß sich sowohl Baumwollfasern wie Papier vollkommen widerstandsfähig erwiesen. Auch ein aus Filtrierpapier durch mehrtägiges Digerieren mit chlorsaurem Kali und HNO_3 und eine nachherige Behandlung mit Natronlauge (5 Proz.) dargestelltes Cellulosepräparat wurde absolut nicht angegriffen, so daß es den Anschein gewinnt, als beständen doch wesentliche chemische Unterschiede zwischen der künstlich „gereinigten Cellulose“ und der Wandsubstanz jüngerer Parenchymzellen.

Alle vorstehenden Angaben beziehen sich auf das Lebersekret, welches sich in der Regel im Magen hungernder Schnecken findet und entweder unvermischt oder mit Wasser verdünnt ohne jeden andern Zusatz verwendet wurde. Es hat sich bei allen Versuchen übereinstimmend gezeigt, daß auf diese Weise ausnahmslos eine gut wirkende Enzymlösung gewonnen wird, deren verdauende Kraft, wie es scheint, in den späteren Sommermonaten (Juli, August) noch erheblich zunimmt. Wenigstens erhielten wir um diese Zeit noch in viel bedeutenderer Verdünnung (40—50-fach) ausgesprochene Wirkungen, wie im Frühling. Es wurden in der Folge auch Extrakte der Leber selbst untersucht, wir fanden dieselben aber unerwarteterweise fast gar nicht wirksam.

Auch in dieser Beziehung stimmen unsere Befunde in keiner Weise mit den Angaben KRUKENBERGS überein. Diesem zufolge lassen sich alle Enzyme, welche überhaupt im Verdauungsrohr der Mollusken nachzuweisen sind, auch aus der Leber dieser Tiere extrahieren. Es kamen teils Glyzerinauszüge frischer oder mehrere Stunden aufbewahrter Lebern, teils Wasserextrakte (mit Zusatz von Salicylsäure) eines Präparates zur Verwendung, welches in ganz ähnlicher Weise gewonnen war, wie KÜHNES „Trockenpankreas“. Endlich wurden auch Lebern mit Chloroformwasser oder Borsäurelösung verrieben und das Filtrat benützt. In allen Fällen ließen sich nach 24-stündigem Aufenthalt im Brütofen (30° C) an dünnen Schnitten von Dattelendosperm höchstens die allerersten Stadien der Verdauung konstatieren, zu einer Zeit also, wo Magensaft bereits eine völlige Lösung herbeigeführt haben würde. Es kann diese geringe Wirksamkeit auch nicht auf eine zu große Verdünnung der geprüften Flüssigkeit zurückgeführt werden, da auf diese Möglichkeit ausdrück-

lich Rücksicht genommen und die Lösungen nach Tunlichkeit eingeengt wurden, was ja bei Verdauungsversuchen am Objektträger leicht angeht, da nur ganz kleine Flüssigkeitsmengen erforderlich sind. Ebensowenig können aber auch die Zusätze (Glyzerin-, Bor- oder Salicylsäure) verantwortlich gemacht werden, da dieselben auch die Wirkung des Magensaftes nicht wesentlich beeinträchtigen. So wurden gut verdauende Lösungen erhalten, wenn 1 ccm Magensaft (*Helix pomatia*) mit 1 ccm einer 1-prom. Salicylsäurelösung oder mit dem gleichen Volumen einer 4-proz. Borsäurelösung oder endlich mit 2 Tropfen Glyzerin vermischt wurde. Es bleibt daher kaum eine andere Möglichkeit, als sich vorzustellen, daß ähnlich wie im Mitteldarm des Mehlwurmes, dessen Wasserextrakt ebenfalls wirkungslos gefunden wurde, die Bildung eines wirksamen Enzyms (Cytase) erst im Augenblick der Absonderung selbst erfolgt, während die betreffenden Zellen selbst weder Enzym noch auch wie beim Pankreas der Wirbeltiere Vorstufen desselben (Zymogen) zu enthalten scheinen. Bei *Aplysia* hat Röhmann ein diastatisches Enzym (Amylase) nicht nur im Lebersekret, sondern auch in Extrakten der Drüse selbst nachgewiesen.

Erich Müller (133a) hat unsere Versuche an *Helix* später bestätigt. Feine Schnitte von Kartoffeln wurden mit thymolisiertem „Magensaft" zusammengebracht. Es zeigte sich, daß das Cellulosenetz nach wenigen Stunden angenagt und bald ganz aufgelöst war; an seiner Stelle befanden sich eine braungelbe Masse, in der die fast unverletzten Stärkekörner gut zu erkennen waren. „Ein weiterer Versuch zeigte die Bildung von Zucker aus frischer Kartoffelcellulose. Es wurden Kartoffeln fein zerrieben und der Brei einer mehrstündigen Verdauung durch Rinderpankreas und dann der Einwirkung von Ptyalinum siccum (Merck) ausgesetzt. So gelang es, aus dem Kartoffelbrei die Stärke zu entfernen und durch oft wiederholtes Auswaschen eine reine Cellulose zu erhalten. Die Ausspülung wurde so lange fortgesetzt, bis das Spülwasser keine Zuckerreaktion mehr zeigte. Nun wurde der Magensaft einer Schnecke mit etwas Thymol und Sodalösung versetzt und eine Portion dieser Mischung mit einer kleinen Menge der vorbereiteten Cellulose versetzt, eine andere sich selbst überlassen. Die Prüfung auf Zucker fiel in der Probe mit Cellulose positiv, in dem Kontrollversuch negativ aus." (Müller.)

Die Produkte der enzymatischen Cellulosespaltung. Da bisher noch keinerlei Untersuchungen über die Natur der durch eine „Cytase" gebildeten Spaltungsprodukte von Cellulosen vorliegen, so schien es nach verschiedenen Seiten hin von Interesse, das im Lebersekret der Schnecke enthaltene celluloselösende Enzym auch in dieser Beziehung näher zu prüfen. Die Schwierigkeiten in technischer Hinsicht waren allerdings nicht ganz unerheblich. Während fast alle bisher untersuchten amylolytischen oder proteolytischen Verdauungsenzyme bekanntlich schon in äußerst geringen Mengen, man könnte fast sagen in Spuren, sehr kräftige und energische Wirkungen entfalten, verhält sich dies, wie schon erwähnt, bei unserer „Cytase" wesentlich anders und spielt offenbar die Quantität des Enzymes eine ganz wesentliche Rolle. Damit erscheint aber auch zugleich die Möglichkeit ausgeschlossen, so große Mengen der zu zersetzenden Substanz zu verarbeiten, wie es zum Zwecke einer eingehenderen makro-

chemischen Untersuchung wünschenswert ist, es sei denn, daß man die Mühe nicht scheut, für jedem Versuch eine sehr große Zahl von Schnecken zu präparieren. Wir haben uns daher auch nur auf einige wenige Cellulosen beschränken müssen, die auf Grund der bisherigen Erfahrungen als besonders wichtig erschienen, infolge der zu erwartenden Verschiedenheit der hydrolytischen Spaltungsprodukte. Dazu kommt noch der weitere Umstand, daß die pflanzlichen Objekte, um die es sich handelt außer Cellulosen noch andere Substanzen (Eiweißkörper, Stärke, Fette etc.) in oft großer Menge enthalten, zu deren Entfernung notwendigerweise chemische Eingriffe erforderlich sind, denen gegenüber gewisse Celluloseformen nicht absolut widerstandsfähig zu sein scheinen. Soweit es sich um Zuckerarten als Endprodukte der Spaltung handelt, ist es endlich auch nicht immer leicht, dieselben ihrer Natur nach mit ausreichender Sicherheit zu bestimmen, wenn man sie nicht als solche rein darzustellen vermag.

Demungeachtet dürften jedoch die im folgenden mitzuteilenden Tatsachen ausreichend sein, um wenigstens in den allgemeinsten Zügen die Wirkungsweise der Schnecken-Cytase zu charakterisieren.

Die ersten Erfahrungen über Celluloseverdauung durch das Lebersekret von *Helix pomatia* bezogen sich auf dünne Quer- und Längsschnitte von Runkelrüben. Dieselben wurden bis auf die (verholzten) Gefäße und den spärlichen Plasmainhalt der Parenchymzellen rasch und vollständig gelöst. Da diese letzteren kaum verdickte Wände besitzen, deren Hauptbestandteil voraussichtlich eigentliche Cellulose (Dextrose-Cellulose) sein dürfte, so versuchten wir zunächst an diesem Objekt festzustellen, welche Zersetzungsprodukte bei der enzymatischen Lösung wohl gebildet werden.

Zu diesem Zwecke erschien es wünschenswert, die Bestandteile des Zellinhaltes vorher nach Möglichkeit zu entfernen, und die Membranen in einem wenigstens annähernd reinen Zustand dem Versuch zu unterwerfen. Das Rübengewebe wurde daher möglichst fein zerrieben und der gewonnene Brei mit 0,5-proz. Kalilauge während 24 Stunden in der Kälte extrahiert, mit Wasser gut ausgewaschen und getrocknet. Das so gewonnene trockene Cellulosepräparat wurde vor dem Gebrauch mit 1 Prom. Salicylsäurelösung aufgeweicht und dann mit dem mehrfachen Volumen 5—6 fach verdünnten (mit 1 Prom. Salicylsäure) Magensaftes übergossen. Nach dreitägigem Stehen im Brütofen (bei 30° C) hat sich die vorher Fäden und klumpige Massen bildende Substanz in einen gleichförmig feinkörnigen Bodensatz verwandelt, während die überstehende, vorher klare Flüssigkeit stark getrübt erscheint. Bei mikroskopischer Untersuchung des ersteren findet man zwischen amorphem Detritus massenhaft isolierte Gefäßbündel. Da auf Grund aller unserer Erfahrungen zu erwarten war, daß trotz der vorhergehenden Behandlung mit Kalilauge noch Eiweiß in dem Sediment enthalten war, so wurde einerseits nach Zusatz von Natronlauge, wobei teilweise Lösung erfolgt, $CuSO_4$ zugefügt, worauf violette Färbung eintrat (Biuretprobe); ein Teil des Rückstandes wurde dann mit Pepsin und HCl verdaut und eine unzweifelhafte Albumosenreaktion (Rotfärbung mit $CuSO_4 + NaOH$) beobachtet.

Auch das Filtrat, welches der Untersuchung auf Zucker (und Dextrin) dienen sollte, erwies sich noch stark eiweißhaltig, was kaum überraschen kann, wenn man berücksichtigt, daß gewiß eine sehr

große Menge von Zellen erst durch die Lösung der Cellulosewand eröffnet worden sind. Zur Entfernung des gelösten Eiweißes wurde mit Essigsäure angesäuert, gekocht und mit dem ca. 5-fachen Volum Alkohol versetzt. Es entstand eine starke, flockige Fällung, die neben Eiweiß möglicherweise auch dextrinartige Spaltungsprodukte der Cellulose enthalten konnte. Zur Isolierung derselben wurde der Niederschlag 24 Stunden unter absolutem Alkohol aufbewahrt und dann mit Wasser ausgekocht. Dabei gingen nun in der Tat Substanzen in Lösung, welche durch Alkohol wieder fällbar waren und in wässeriger Lösung sich ganz wie Dextrine verhielten. Mit Jodjodkaliumlösung trat zwar keine Rotfärbung ein, doch wurde Kupferoxyd in alkalischer Lösung beim Kochen reduziert und ließ sich nach Zusatz von Speichel und 24-stündigen Verweilen im Brütofen bei 30° C in der wässerigen Lösung durch Hefe Gährung erzielen, was vorher nicht der Fall war. Es scheint daher, daß auch Cellulosedextrine durch Speichel weiter in Zucker (Glykose) umgesetzt werden können.

Das eiweißfreie Filtrat der ursprünglichen Verdauungsflüssigkeit wurde schließlich auf dem Wasserbad zum Syrup eingedampft und dann mit etwas Wasser extrahiert. Die filtrierte Lösung gibt mit Fehlingscher Lösung eine starke Ausscheidung von Kupferoxydul, mit Phenylhydrazin in essigsaurer Lösung fällt beim Kochen reichlich ein Osazon aus in Form von büschel- oder keulenförmig angeordneten Nadeln, welche durchaus dem Glykosazon gleichen. Leider wurde versäumt, den Schmelzpunkt zu bestimmen, so daß eine sichere Identifizierung nicht möglich ist. Die Gärungsprobe fiel positiv aus. Auch nach beendeter Gärung reduzierte die Flüssigkeit noch immer Fehlingsche Lösung und lieferte mit Phenylhydrazinacetat gekocht eine Abscheidung von sternförmig angeordneten Nadeln.

Fügt man zu 3 ccm rauchender Salzsäure so viel Phloroglucin, daß ein Rest ungelöst bleibt und vermischt diese Lösung mit der auf Zucker zu untersuchenden Flüssigkeit, so tritt nach kurzem Kochen eine kirschrote Färbung ein, die rasch dunkler wird und zu der sich eine Trübung gesellt, die durch schnelles Abkühlen verhindert werden kann (Pentaglykosen-Reaktion Tollens). Die verdünnte Lösung zeigt den für Pentosen charakteristischen, ziemlich scharf begrenzten Absorptionsstreifen im Gelbgrün.

Man muß demnach annehmen, daß aus der Rübencellulose neben Hexosen (Glykose?) auch Pentosen bei hydrolytischer Spaltung durch Schnecken-Cytase hervorgehen.

Dieses Ergebnis ließ erwarten, daß es in gleicher Weise auch gelingen würde, durch dasselbe Enzym die für gewisse Reservecellulosen charakteristischen Zucker (Mannose, Galactose) zu erhalten. Wir wählten Dattelkerne, Kaffeebohnen und Weizenkleie, da die hydrolytische Spaltung der Cellulose bei diesen Objekten bereits genauer bekannt ist und die Produkte derselben in allen 3 Fällen charakteristische Verschiedenheiten aufweisen. Die Art der Behandlung der entsprechend zerkleinerten Samen war eine ganz analoge, wie bei der Rübencellulose. Die Dattelkerne wurden auf einer Feile zu einem feinen Pulver zerrieben und zunächst wiederholt mit heißem Wasser extrahiert, um die darin in ziemlicher Menge enthaltenen, reduzierenden Substanzen (Zucker) zu entfernen. Nachdem dies erreicht war, wurde eine Portion mit dem mehrfachen Volum

5—6-fach verdünnten Schneckenmagensaftes (in 1 Prom. Salicylsäure) der Verdauung bei 30° C unterworfen. Nach 24 Stunden wurde von dem Rückstand, der bei mikroskopischer Untersuchung neben körnigem Detritus (Eiweiß?) nur spärliche Reste von Zellmembranen erkennen ließ, abfiltriert und zunächst durch Ansäuern mit Essigsäure, Kochen und Zusatz von Alkohol (etwa das 5-fache Volum) von Eiweiß befreit. Das alkoholische Filtrat wurde dann zum Syrup eingedampft und der Rückstand mit Wasser extrahiert. In der Lösung, welche stark reduzierend wirkt und auch mit Hefe Gärung zeigte, ließ sich mit genügender Sicherheit ein Zucker nachweisen, welcher nach seinem ganzen Verhalten als Mannose charakterisiert war.

Bekanntlich ist gerade diese amorphe Hexose, welche zuerst von E. Fischer aus dem Mannit dargestellt wurde, dadurch verhältnismäßig leicht zu erkennen, daß sie mit Phenylhydrazin ein in Wasser sehr schwer lösliches Hydrazon bildet, und zwar schon bei gewöhnlicher Temperatur.

So gibt schon Reiss an, daß die von ihm aus Steinnußspähnen durch Kochen mit verdünnter H_2SO_4 erhaltene „Seminose“ in wässeriger Lösung mit Phenylhydrazinacetat versetzt, „bereits in der Kälte fast sofort in außerordentlich reichlicher Menge ein farbloses, in Wasser sehr schwer lösliches, kristallinisches Hydrazon bildete“. Der Schmelzpunkt der aus Alkohol auskristallisierten Verbindung wurde von Reiss bei 185—186° C gefunden. Die Kristalle bilden kleine Tafeln von rhombischem Umriß. Nach E. Fischer liegt der Schmelzpunkt des Mannose-Hydrazons vor dem Umkristallisieren bei 188°, nachher bei 195—200° C. Bei einem (nicht reinen) Präparat lag der Schmelzpunkt wesentlich tiefer (179° C).

Wurde die wässerige Lösung des zuckerhaltigen Rückstandes, welchen wir beim Eindampfen der eiweißfreien Verdauungsflüssigkeit erhalten hatten, mit einigen Tropfen essigsaurer Phenylhydrazinlösung versetzt, so entstand sofort eine Trübung, welche sich bei mikroskopischer Untersuchung als aus undurchsichtigen, im durchfallenden Lichte schwarzen, im auffallenden schneeweißen Kugeln bestehend erwies, an welchen zunächst noch keine deutliche kristallinische Struktur zu erkennen war. Bald trat jedoch eine solche sehr deutlich hervor und es entstanden unter dem Deckglas des Präparates zahlreiche kleinere und größere, kugelige Aggregate von farblosen, rhombischen Blättchen, welche oft in langen Reihen angeordnet waren. Auch bildeten sich entlang der Ränder des Deckglases größere Einzelkristalle. Schöne rosettenförmige Drusen mit sehr gut entwickelten großen Einzelkristallen (farblose, rhombische Platten) entstehen sofort, wenn der Lösung mehr Phenylhydrazin zugesetzt wird. Der kristallinische Niederschlag ist dann selbst in nur kleinen Mengen von Flüssigkeit so beträchtlich, daß man mit Leichtigkeit umkristallisieren und Schmelzpunktbestimmungen anstellen kann. Aus einer (nicht reinen) Mannoselösung ließen sich unter gleichen Umständen genau dieselben sehr charakteristischen Kristalle und Kristalldrusen gewinnen.

Es dürfte hiernach wohl kaum ein Zweifel bestehen, daß die erhaltenen Kristalle wirklich Mannose-Hydrazon sind, so daß Mannose als Spaltungsprodukt der Reservecellulose der Dattel auch bei enzymatischer Lösung derselben wohl als sicher nachgewiesen gelten darf. Bezüglich des Vor-

handenseins von Galaktose und Glykose lassen sich bisher keine bestimmten Angaben machen. Was den ersteren Zucker anlangt, dessen Entstehen nach E. Schulze zu erwarten gewesen wäre, so reichte die verfügbare Substanzmenge nicht aus, um durch Bildung von Schleimsäure den sicheren Nachweis zu führen. In Form und Aussehen dem Glykosazon entsprechende gelbe, nadelförmige Kristalle entstanden zwar beim Erhitzen der Zuckerlösung mit Phenylhydrazin, doch läßt sich hieraus in bezug auf das Vorhandensein von Glykose um so weniger ein sicherer Schluß ziehen, als bekanntlich das Osazon der Mannose mit dem der Glykose identisch ist.

Die Tollensche Probe auf Pentosen fiel vollkommen negativ aus.

Eine der Dattelkerncellulose ziemlich entsprechende Zusammensetzung besitzt nach den Untersuchungen von E. Schulze auch die Reservecellulose der Kaffeebohnen. Die unbedingt erforderliche feine Zerkleinerung der Kaffeebohnen bietet einige Schwierigkeiten. Das gewonnene feine Pulver wurde zunächst mit Wasser und dann mehrmals (im Eisschrank) mit 0,5-proz. Kalilauge zum Zweck der Entfernung der Eiweißkörper extrahiert. Der Rückstand wurde dann erst mit kaltem und schließlich mit heißem Wasser wiederholt ausgewaschen, bis das Waschwasser Fehlingsche Lösung nicht mehr reduzierte, was anfangs der Fall war.

Sobald keine Reduktion mehr erfolgte (auch nicht nach Behandlung einer Probe mit Speichel) wurde der Rückstand getrocknet und dann mit verdünntem Schneckenmagensaft 48 Stunden lang bei 30° C unter Zusatz von Chloroform digeriert. Dabei löste sich, wie die mikroskopische Untersuchung des ungelöst bleibenden Restes ergab, der größte Teil der Zellwände auf, während Fett, körniger Detritus und verholzte Zellen der Schale übrig bleiben. Die abgegossene bräunliche Flüssigkeit erwies sich noch als ziemlich reich an Eiweiß, welches natürlich zu einem guten Teil auch aus dem Verdauungssaft selbst herstammte. Durch Ansäuern mit Essigsäure, Kochen und reichlichen Alkoholzusatz wurde dasselbe entfernt und das zuckerhaltige Filtrat zum Sirup eingedampft. Eine mit Wasser stark verdünnte Probe desselben gab bei Zusatz von essigsaurem Phenylhydrazin in ausgezeichneter Weise eine reichliche kristallinische Ausscheidung von Mannose-Hydrazon in den schon beschriebenen charakteristischen Formen.

Um die voraussichtlich auch vorhandene Galaktose nachzuweisen, wurden 5 g des Sirups mit 60 ccm Salpetersäure (vom spez. Gew. = 1,15) bis auf ein Drittel des Volumens im Wasserbade eingedampft. Beim Abkühlen der Lösung entstand ein reichlicher, aus nadelförmigen Kristallen bestehender schneeweißer Niederschlag von Schleimsäure (Schmelzpunkt 210°).

Ob, wie als wahrscheinlich angenommen werden kann, in dem Zuckergemenge auch Glykose enthalten ist, ließ sich mit Sicherheit nicht feststellen.

Nach den Untersuchungen von E. Schulze bestehen die Wände der Kleberzellen des Weizens und Roggens zum größten Teil aus einer Hemicellulose, welche bei der hydrolytischen Spaltung Pentosen, und zwar Arabinose und Xylose, liefert. Es war demnach zu erwarten, daß dieselben leicht erkennbaren Zucker auch bei der enzymatischen Zerlegung entstehen würden.

Die TOLLENsche Probe, in der oben angegebenen Weise angewendet, bietet anscheinend ein einfaches und untrügliches Mittel, um in der Verdauungsflüssigkeit einen Pentosegehalt zu konstatieren. Dabei haben sich jedoch wider Erwarten gewisse Schwierigkeiten ergeben, die es notwendig machten, die Kleie vor der Verdauung mit Schneckenmagensaft einer ziemlich umständlichen Vorbehandlung zu unterziehen. „Wenn man", wie E. SCHULZE angibt, „fein zerkleinerte Weizenkleie mittels Aether entfettet, durch Malzextrakt vom Stärkemehl, durch Behandlung mit kalter, 0,25—0,5-proz. Kali- oder Natronlauge so vollständig wie möglich von Eiweißsubstanzen befreit und dann gut mit Wasser auswäscht, so bleibt eine Masse zurück, welche außer Zellhäuten nur minimale Mengen anderer Bestandteile enthält." Beim Erhitzen eines solchen Präparates mit verdünnten Mineralsäuren erhält man eine Lösung von beträchtlichem Zuckergehalt, und es lassen sich aus derselben Arabinose und Xylose isolieren.

Da sich herausstellte, daß durch Behandlung ausgekochter Weizenkleie mit Speichel die Stärke sich nur sehr schwer vollkommen entfernen läßt, während andererseits der eiweißreiche Inhalt der Kleberzellen von dem Schneckensaft überhaupt nicht angegriffen wird, und die Substanz der Zellwände möglicherweise der Kalilauge gegenüber doch nicht ganz indifferent ist, so wurde, da es nur auf den qualitativen Nachweis von Pentosen ankam, die gut zerkleinerte (Weizen-) Kleie vor der Verdauung lediglich mit Wasser extrahiert. Es stellte sich jedoch heraus, daß schon hierbei eine nicht unerhebliche Menge von Pentosen in Lösung geht.

Um daher den Verdauungsversuch mit Schneckensaft einwandfrei zu gestalten, mußte versucht werden, ob es gelingt, durch Wasserextraktion schließlich ein pentosenfreies Präparat zu gewinnen. In der Tat ließ sich durch wiederholtes mehrtägiges Ausziehen mit heißem Wasser und mit warmem Chloroformwasser im Brütofen erzielen, daß der wässerige Extrakt der Kleie die TOLLENsche Probe nicht mehr gibt.

So vorbereitete Kleie wurde getrocknet und hierauf mit verdünntem Schneckenmagensaft 24 Stunden bei 30° C digeriert.

Wie die mikroskopische Untersuchung des Rückstandes ergab, bestand derselbe fast nur noch aus der ganz unverdaulichen Epidermis sowie aus isolierten Kleberballen, während von den Wänden der die letzteren enthaltenden Zellen kaum noch Spuren nachweisbar waren.

Die abfiltrierte Lösung enthielt reichlich Pentosen und färbte sich bei Anstellung der TOLLENschen Probe dunkelkirschrot, reduzierte außerdem auch energisch FEHLINGsche Lösung.

Man darf daher wohl annehmen, daß die von uns untersuchte „Cytase" aus dem Lebersekret (Magensaft) der Schnecken die verschiedensten Cellulosen (resp. Hemicellulosen) in ganz analoger Weise hydrolytisch zu spalten vermag, wie es bei anhaltendem Kochen mit verdünnten Mineralsäuren geschieht.

Auch im Lebersekret von *Aplysia* ist nach ENRIQUES ein zellwandlösendes Enzym enthalten. Die Zellgrenzen der im Kropf enthaltenen Ulvenfragmente werden immer undeutlicher und schließlich unwahrnehmbar.

Die fettspaltende Wirkung des Lebersekretes. Schon YUNG (174) hat angegeben, daß ein Wasserextrakt der Leber von *Helix pomatia* emulgierend wirkt. („Nous nous sommes servi d'huile d'olive additionnée d'un peu d'eau. L'émulsion n'a jamais lieu immédiatement, mais elle se manifeste au bout de deux ou trois heures. Le dé-

doublement de l'huile en acides gras est toujours donteux, la petite quantité de liquide, que nous avions à notre disposition, ne nous à permis de procéder à une analyse chimique et la réaction du papier de tournesol n'est ici d'aucun secours puisque dès le début de l'opération la réaction du liquide est acide.“ L. c. p. 70.)

Da es bei der Aufnahme von Fett wohl weniger auf eine möglichst feine Verteilung (Emulgierung) desselben ankommt, als vielmehr auf eine vorhergehende enzymatische Spaltung in freie Fettsäuren und Glyzerin, so war es vor allem notwendig, die Wirkung des Lebersekretes (Magensaftes) auf Neutralfette zu untersuchen und das etwaige Vorhandensein eines fettspaltenden Enzyms festzustellen. Versetzt man Milch in einem Reagenzglase mit etwas frischem Magensaft von *H. pomatia* und digeriert etwa 12 Stunden bei 30° C, so findet man dieselbe nachher sehr verändert, dicklich, wie geronnen. Der sauer reagierende Brei zeigt unter dem Mikroskop keine Fettkügelchen, sondern einen körnigen Detritus, der sich mit Osmiumsäure nicht schwärzt. Schüttelt man mit Aether aus und gießt die klare Aetherlösung ab, so erhält man bei Zusatz von etwas NaOH- oder KaOH-Lauge, je nach der Menge der in Aether gelösten Fettsäuren, entweder eine trübe Lösung oder eine Art Gelé der betreffenden Seifen. Nach Verjagen des Aethers, in etwas Wasser gelöst, lassen sich die freien Fettsäuren mit HCl im Ueberschuß leicht ausfällen. Es ist also sicher eine kräftig wirkende Lipase im Mitteldarmsekret der Schnecke enthalten.

Wirkt das Lebersekret von Helix proteolytisch? Es war schon mehrfach davon die Rede, daß Eiweißsubstanzen durch die in den Magen ergossene Absonderung der Mitteldarmdrüse von *Helix* nicht in merklichem Grade angegriffen werden, eine Tatsache, die nach allen anderen Erfahrungen über die Wirkung der Verdauungssäfte bei Wirbellosen und Wirbeltieren außerordentlich auffallend erscheint.

Auf Veranlassung Hoppe-Seylers hat Léon Fredericq (66) den Chemismus der Verdauung bei mehreren Wirbellosen, unter anderen auch bei *Arion rufus*, untersucht. Die sehr kurz gefaßten Angaben beziehen sich eigentlich nur auf die angebliche Auflösung von Fibrin durch das Sekret der Leber (Magensaft) sowie durch Extrakte dieser Drüse. „Le produit de sécrétion du foie est un liquide brun; en se mélangeant avec la matière verte provenant des aliments végétaux, il forme un suc d'un brun verdâtre très légèrement acide (acidité due probablement aux aliments) ... La fibrine ne s'y dissout qu'au bout d'un temps assez long (vingt quatre heures). Si l'on y ajoute un peu de carbonate de soude, on obtient un liquide beaucoup plus actif, dissolvant la fibrine en quelques heures. En solution acide, le ferment se montre inactif; il suffit d'ajouter un peu d'eau acidulée au suc digestif de la limace pour arrêter complétement la digestion de la fibrine.“ Extrakte der frischen oder auch der in Alkohol gehärteten Lebern fand Fredericq ebenfalls besonders in alkalischer Lösung wirksam. („Le liquide, que l'on obtient en pilant les foies d'un certain nombre de limaces soit frais, soit durcis dans l'alcool, se montre également plus actif, lorsque on y ajoute un peu de carbonate de sodium. L'addition d'une petite quantité d'acide abolit, au contraire, ses propriétés digestives vis-à-vis de la fibrine.“) Er bereitete dieselben in der Weise, daß er die Lebern

mit Sand fein zerrieb und dann zunächst mit Alkohol und Aether extrahierte. Der getrocknete pulverisierte Rückstand wurde dann entweder mit reinem Wasser oder mit verdünnter Salzsäure (4—12 ccm der rauchenden Säure auf 1 l Wasser) oder endlich mit verdünnter Sodalösung extrahiert (25 ccm gesättigte Lösung auf 1 l Wasser).

Auf Grund seiner Versuche vergleicht FREDERICQ die Leber der Gastropoden dem Pankreas der Wirbeltiere, eine Auffassung, welcher später besonders KRUKENBERG (l. c.) lebhaft entgegentrat. Diesem Forscher zufolge „bildet bei den Arthropoden sowohl wie bei den Mollusken die Leber resp. deren Analogon ein Sekret, welches oft mehrere eiweißverdauende Enzyme und meist auch Diastase enthält". Im Gegensatz zu L. FLEDERICQ kam KRUKENBERG zu der Ansicht, daß bei Mollusken ein in saurer Lösung wirkendes peptisches Enzym kaum jemals fehlt, in einigen Fällen aber von einem tryptischen begleitet wird (so beispielsweise bei Limaciden). Auf eine Zerstörung des ersteren durch vorhergehende Alkoholbehandlung will KRUKENBERG die abweichenden Resultate von FREDERICQ bei *Arion* beziehen, obschon dieser ausdrücklich angibt, auch mit Extrakten frischer Lebern gearbeitet zu haben. KRUKENBERG benützte zu seinen Versuchen entweder den „natürlichen Verdauungssaft" oder Glyzerinauszüge der frischen Lebern. Die Verdauungsgemische, welche bei 38—40° C erhalten wurden, erhielten bei saurer Reaktion einen Zusatz von Salicylsäure, bei alkalischer einen solchen von Thymol. Es wurde nur dann Wert auf einen Versuch gelegt, wenn eine Fibrinflocke „im Reagenzglas, welches etwa 15—25 g Flüssigkeit enthielt, innerhalb 1—8 Stunden gelöst wurde". Stets mußte das Glyzerin mit dem zerriebenen Lebergewebe „längere Zeit" in Berührung bleiben, „um in irgend nennenswerter Weise mit Enzymen geschwängert zu werden". Bei *Helix pomatia* machte KRUKENBERG auch von der „Selbstverdauungsmethode" KÜHNES einen ausgedehnteren Gebrauch, wobei die Lebern einer gleichen Vorbehandlung unterzogen wurden (Extraktion mit Alkohol und Aether), wie zur Darstellung des sogenannten Trockenpankreas. An einer anderen Stelle bemerkt KRUKENBERG dagegen, daß die Selbstverdauungsmethode bei den Molluskenlebern „eine entweder unwirksame oder nur schwach verdauende Lösung" liefert, ein Umstand, der, wie er meint, „in dem sehr schleimigen Niederschlag, welcher bei Wasserzusatz in diesen Geweben entsteht", seinen Grund haben dürfte. Später wird dies dahin erläutert, daß die in Rede stehende Extraktionsmethode zwar für Lebern gut anwendbar ist, welche nur ein (peptisches) proteolytisches Enzym enthalten (wie es bei *Helix* der Fall sein soll), nicht aber für solche, „welche neben peptischem auch tryptisches Enzym führen", wie beispielsweise bei den Limaciden. Hier soll das letztere „sehr bald zersetzt" werden, während „zugleich das Pepsin sehr viel von seiner Wirkungsintensität einbüßt". Wenig verständlich ist auch eine Bemerkung KRUKENBERGs bezüglich des Einflusses, welchen angeblich der Darminhalt auf die Wirksamkeit der wässerigen Leberextrakte von Schnecken besitzt. „Wurde bei Mollusken (z. B. bei *Helix*), deren Leber zwar nur ein peptisches Enzym produziert, bei der wässerigen Extraktion der Darminhalt nicht sorgfältig von den Lebern entfernt, so konnte nur ein sehr schwach wirkender oder selbst ein ganz unwirksamer Auszug erhalten werden." KRUKENBERG ist der Ansicht, daß diese Erscheinung „wohl mit Recht

auf eine Fällung der Enzyme durch entstehende Niederschläge (?), zu welchen die Sekrete von Schleimdrüsen Anlaß gaben, zurückzuführen sei". Mehr als der Schleim käme aber doch wohl die reichliche Eiweißfüllung in Betracht, welche in dem Lebersekret selbst durch Säuren hervorgerufen wird, was Krukenberg gewiß nicht unbekannt geblieben ist, ohne daß er sich jedoch dadurch abhalten ließ, zahlreiche derartige Versuche anzustellen. Zwar erwähnt er einmal (103, p. 13), daß bei HCl-Zusatz zu Verdauungsflüssigkeiten von *Helix pomatia* (ob Magensaft oder Leberextrakt gemeint ist, ist nicht ersichtlich) gewöhnlich eine „sehr beträchtliche Verzögerung" der Fibrinlösung zu beobachten sei, „welche auf den entstehenden Niederschlag zurückzuführen ist"; demungeachtet soll jedoch auch die von dem Niederschlag abfiltrierte Flüssigkeit verdauende Wirkungen zeigen: [„Versuche, bei welchen dieser (Niederschlag) abfiltriert, das Filtrat dialysiert (zur Entfernung der HCl) und darauf in zwei Portionen geteilt wurde, deren eine mit HCl angesäuert, während die andere mit Milchsäure resp. Essigsäure oder Oxalsäure versetzt wurde, beweisen, daß die Salzsäure sich bei weitem nicht so schlecht als Zusatzflüssigkeit eignet, als man vielleicht nach oberflächlichen Untersuchungen annehmen möchte. Lösungen, in welchen bei Zusatz des enzymatischen Glyzerinextraktes kein Niederschlag sich bildete, wirkten sehr rasch fibrinverdauend" (l. c. p. 13).] Stets zeigten sich organische Säuren bei Mollusken wirksamer als anorganische. In der nachstehenden Tabelle finden sich die Resultate verzeichnet, zu welchen Krukenberg bei Verdauungsversuchen an verschiedenen Pulmonaten in saurer und alkalischer Lösung, und zwar teils mit dem Glyzerinextrakte von Lebern, teils mit dem natürlichen Lebersekrete je von mehreren Individuen (*H. pomatia* 50—60, *Limax* 10—20) gelangte. Die Einwirkung ließ Krukenberg bei dem als zweckmäßig erkannten Salicylsäure- resp. Thymolzusatz drei Tage währen, und alle Lösungen, welche während dieser Zeit keine Wirkung erkennen ließen, sind durch eine Null bezeichnet. (Siehe Tabelle.)

Zusatzflüssigkeit	Arion ater	Arion rufus	Limax cinereo-ater	Limax agrestis	Helix nemoralis	Helix pomatia
Wasser	+	—	—	—	—	0
HCl (0,1—0,2 Proz.)	0	—	—	—	+	+
Na_2CO_3 (1 „)	+	—	—	+	0	0
Oxalsäure 0,4 „	+	—	—	—	+	+
„ 1 „	+	—	—	—	+	+
„ 2 „	0	—	+	0	+	+
Weinsäure 0,4 „	+	+	+	—	+	+
„ 1 „	+	+	—	—	—	+
„ 2 „	—	—	—	—	—	+
Essigsäure 0,2 „	+	—	+	+	—	+
„ 0,4 „	0	+	—	—	+	+
„ 1 „	—	+	+	—	—	+
„ 2 „	—	—	—	—	—	+
Milchsäure 0,4 „	+	+	—	—	—	+
„ 1 „	—	+	—	—	+	+
„ 2 „	—	+	+	—	—	+

Als auffallendstes Ergebnis würde der Gegensatz zwischen Heliciden und Limaciden hervorzuheben sein, indem bei den ersteren das Sekret in 1-proz. Sodalösung sowie bei neutraler Reaktion un-

wirksam war, sich dagegen in sauren Lösungen (0,4 Proz. Essigsäure, 2 Proz. Oxalsäure und 0,1—0,2 Proz. HCl), in welchen wieder das in alkalischer Lösung wirksame Lebersekret der Limaciden nicht wirkte, angeblich sehr wirksam erwies. Da nun das Lebersekret der Limaciden mit anderen Säuren resp. bei anderer Konzentration eine proteolytische Wirksamkeit erkennen ließ, so hielt sich Krukenberg für berechtigt, in diesem Falle auf die Existenz von mindestens zwei verschiedenen eiweißverdauenden Enzymen (einem tryptischen und einem peptischen) zu schließen. [„Während das Lebersekret der Heliciden wenigstens im Winterschlafe der Tiere des pankreatischen Enzymes ganz bar ist, erweist sich das Lebersekret der Limaciden, besonders das von *L. cinereo-ater Arion rufus* reicher an dem tryptischen als an dem peptischen Enzym“ (l. c. p. 10).] Wie wenig begründet eine derartige, ganz willkürliche Annahme ist, ergibt sich, selbst wenn man das Tatsächliche der Krukenbergschen Angaben zugeben wollte, ohne weiteres aus dem Umstande, daß ja das Trypsin selbst erfahrungsgemäß nicht nur in alkalischer, sondern auch in neutraler und selbst schwach saurer Lösung wirkt. Daß aber auch die in der nebenstehenden Tabelle verzeichneten Angaben sehr mit Vorsicht aufzunehmen sind, dürfte am besten daraus hervorgehen, daß bei *Arion rufus* eine verdauende Wirkung in 0,4 Proz. Essigsäure angegeben wird, dagegen bei *Arion ater* fehlt, was kaum zu verstehen wäre, auch wenn es sich wirklich um zwei verschiedene Species handeln würde, was ja wohl kaum noch angenommen wird, indem der *Arion empiricorum*, von dem jene Varietäten sind, außerordentlich in der Färbung wechselt. Auch müßte es doch wenigstens als auffallend bezeichnet werden, wenn wirklich, wie bei *Arion ater* angegeben wird, bei Anwendung einer 0,4-proz. Essigsäure jede verdauende Wirkung fehlte, während sie doch in 0,2 Proz. Säure sich geltend machen soll.

Am günstigsten erwies sich für die Eiweißverdauung (bei Limaciden) ein Zusatz von Milchsäure, Weinsäure oder Oxalsäure. Schwächer war die enzymatische Wirkung des Lebersekretes in essigsaurer und am schwächsten in salzsaurer Lösung. Auch bei *Helix pomatia* fand Krukenberg energischeste Wirkung bei Zusatz von organischen Säuren, namentlich in verdünnteren Lösungen derselben. Als besonders charakteristisch für das von ihm in diesem letzteren Falle angenommene peptische Enzym („Helicopepsin“) bezeichnet Krukenberg den Umstand, daß „ihm vollständig die Fähigkeit abgeht, gekochtes Fibrin zu peptonisieren, während rohes rasch verdaut wird“.

Die Untersuchungen von Krukenberg, deren Ergebnisse, soweit sie sich auf die uns hier zunächst interessierenden Molluskenarten beziehen, im vorstehenden nach Möglichkeit zusammengefasst sind, blieben leider auch für die wenigen Forscher, welche sich später noch mit dem Gegenstande beschäftigten, maßgebend. In welchem Grade dies der Fall gewesen ist, geht wohl am besten aus der Bemerkung Barfurths hervor (4, p. 477), daß die Arbeiten Krukenbergs — die einschlägigen Angaben Cl. Bernards und L. Fredericqs, welche mit inbegriffen werden, sind ja nur sehr fragmentarisch — vielfach die Grundlage seiner eigenen Untersuchungen gewesen sind. In bezug auf die eiweißverdauende Wirkung des Sekretes der Molluskenleber vermochte er denn auch die Er-

gebnisse Krukenbergs nur „in dem einen Punkte zu ergänzen“, „daß der Nachweis eines peptischen Enzyms in der Leber von *Arion* auch bei Zusatz von Salzsäure gelang“. „Eine kleine Anzahl von *Arion*-Lebern (3—5) wurde zerrieben, mit Wasser versetzt und gleichmäßig in vier gleiche Zylindergläser verteilt. Dann wurden gleiche Portionen von Fibrin zugesetzt, welches frisch aus Kalbsblut bereitet, getrocknet und möglichst zerkleinert worden war. Zuletzt wurde den drei ersten Gemischen eine HCl-Lösung von verschiedenem Gehalt zugefügt, während die vierte Mischung, die zur Kontrolle diente, nur destilliertes Wasser als Zusatzflüssigkeit erhielt.“ Die HCl kam in der Verdünnung von 0,075 Proz. (Probe I), 0,05 Proz. (Probe II) und 0,025 Proz. (Probe III) zur Verwendung. Alle vier Proben blieben 22 Stunden lang bei 18 ° C stehen und wurden dann untersucht. Die am stärksten saure Mischung (I) „roch aromatisch, war trübe, filtrierte sehr schwer. Das saure Filtrat wurde neutralisiert und der entstandene Niederschlag filtriert. Das Filtrat gab mit Kalilauge und $CuSO_4$ intensive Peptonreaktion. Mischung II hatte denselben eigentümlich aromatischen Geruch wie I, war weniger trübe, filtrierte leichter. Das Neutralisationspräzipitat war weniger voluminös; das Filtrat ergab Peptonreaktion, wenn auch weniger intensiv als I. Mischung III verhielt sich wie II, die Peptonreaktion trat aber auch nach längerem Stehen nicht ein. Mischung IV (bloß Wasser als Zusatzflüssigkeit) roch nicht aromatisch, aber auch nicht faulig, ergab keine Peptonreaktion“ (Barfurth). Diese Angaben sind in mehrfacher Beziehung von Interesse. Zunächst ergibt sich, daß unter möglichst normalen Verhältnissen, d. h. ohne künstlichen Säurezusatz, ein wässeriger Auszug der *Arion*-Lebern unter den gegebenen Verhältnissen auf Fibrin überhaupt gar keine merkliche Wirkung zeigt, was mit der schon erwähnten Bemerkung L. Fredericqs gut übereinstimmt, daß das unvermischte Lebersekret (der Magensaft) von *Arion* Fibrin erst „nach sehr langer Zeit“ verdaut. Andererseits zeigen diese Versuche in sehr eindringlicher Weise, zu wie bedenklichen Schlußfolgerungen man gelangt, wenn man, dem von Krukenberg durchwegs befolgten Verfahren folgend, Verdauungsgemische von ganz abnormer Zusammensetzung prüft und etwa beobachtete Wirkungen ohne weiteres auf das normale Geschehen überträgt. Man wird daher auch Barfurth nicht beistimmen können, wenn er meint, daß durch seine eigenen Versuche im Verein mit jenen von Krukenberg und L. Fredericq „eine (eiweiß-) verdauende Kraft des Lebersekretes von *Arion* in saurer, neutraler und alkalischer Zusatzflüssigkeit“ wirklich bewiesen sei. Dazu wäre vor allem erforderlich gewesen zu zeigen, daß das normale unvermischte Sekret, wie es in den Magen ergossen wird und mit den Nahrungsbestandteilen in Berührung kommt, eine unverkennbare, eiweißverdauende Wirkung besitzt, was durch keinen der bisher erwähnten Versuche dargetan wurde. Erst dann, wenn ein unter den normalen, physiologischen Verhältnissen sicher wirkendes Enzym tatsächlich nachgewiesen ist, hat es einen Sinn, nun auch die veränderte Wirksamkeit desselben unter verschiedenen physikalischen und chemischen Bedingungen genauer festzustellen.

Denselben Fehler wie Krukenberg hat auch M. Levy (117) ge-

macht. Er beschickte 2 Reagenzgläser mit Fibrin und ca. 10 ccm 0,2 Proz. HCl und setzte zu dem einen etwas Fermentlösung (Magensaft). Nachdem beide Gefäße 2 Tage bei 37—40° gestanden hatten „war aus der Fermentlösung das Fibrin verschwunden und es konnte ein starker Neutralisationsniederschlag erhalten werden. In dem Proberöhrchen war das Fibrin ganz unverändert". Es konnte also, wie er meint, eine peptische Wirkung konstatiert werden. „In 2 andere Reagierzylinder wurde je ein Faden reinen Fibrins zu ca. 10 ccm 0,1-proz. KOH-Lauge gegeben und dem einen etwas Fermentlösung beigefügt. Nach Ablauf zweier Tage konnte in beiden Lösungen durch HCl kein Niederschlag erzeugt werden, auch bei längerer Einwirkung wurde kein Neutralisationsniederschlag erzielt. Das Fibrin blieb ganz unverändert. Eine tryptische Wirkung kommt daher dem Enzym nicht zu. Zu keiner Zeit des Lebens wird ein solches Ferment in der Leber gebildet." (LEVY.)

Der einzige Forscher, welcher außer L. FREDERICQ mit unvermischtem, frischem Schneckenmagensaft (Lebersekret) Verdauungsversuche angestellt hat, war E. YUNG. In seiner oben erwähnten Arbeit (174) beschreibt er detailliert einen Versuch, bei welchem in zwei Röhrchen mit je 3 ccm des braunroten Magensaftes einer seit länger hungernden *H. pomatia* etwas frisches Muskelfleisch vom Kaninchen gebracht wurde. Die eine Probe, welche bei 38° C gehalten wurde, zeigte schon nach 4 Stunden merkliche Veränderungen: „les faisceaux musculaires se dissocient, se gonflent, le liquide se trouble, la striation transversale, examinée sur quelques parcelles du muscle, n'est plus distincte. Après sept heures, les muscles sont entièrement dissous." Dasselbe war in dem andern bei gewöhnlicher Temperatur (18° C) erhaltenen Röhrchen nach 20 Stunden der Fall. Gekochtes Rindfleisch, sowie koaguliertes Eiereiweiß wurden auch in der Wärme gar nicht angegriffen, dagegen erwiesen sich gekochte Krebsmuskeln nicht widerstandsfähig. Rohes Fibrin wurde bei 38° C in 10 Stunden verdaut, während gekochtes unter denselben Umständen erst nach 20 Stunden Spuren von Lösung erkennen läßt. Wesentlich wirksamer als den Magensaft hungernder Schnecken fand YUNG solchen von Tieren in voller Verdauung. „Nous avons donc des raisons de croire que le liquide stomacal qui séjourne chez les escargots à jeûn est un résidu de la sécrétion hépatique qui a déjà usé son pouvoir digestif sans l'avoir épuisé." Die kräftigsten Wirkungen beobachtete YUNG mit Wasserextrakten der Leber. Die Bereitung derselben erfolgte in der Weise, daß die betreffenden Organe von mehreren (10) Exemplaren *H. pomatia* mit etwas Wasser fein verrieben wurden. Die erhaltene trübe Flüssigkeit wurde zuerst durch Leinwand und dann zweimal durch Papier filtriert. „Nous obtenons ainsi un liquide grisâtre, qui renferme encore un nombre considérable de granulations (sa préparation demande huit heures, les filtrations sont très lentes), mais qui cependant présente sous une petite épaisseur suffisamment de transparence pour permettre de suivre les modifications des corps, que l'on y plonge." Mit diesem Extrakt gelang es YUNG, frische (nicht gekochte) Muskelfasern vom Rind, Kaninchen und Krebs im Wärmeschrank innerhalb weniger Stunden zu verdauen. Er bemerkt ausdrücklich, daß dieselben vor der Lösung stets aufquollen („Tous les muscles gonflent avant de se dissoudre"), obschon die saure Reaktion der Leberauszüge immer als sehr schwach

und geringer als die des Magensaftes bezeichnet wird, was Yung auf eine teilweise Neutralisation durch die aus den „Kalkzellen" stammenden Kalksalze zu beziehen geneigt ist. Aus dem gleichen Umstand wird auch die Berechtigung hergeleitet, den Verdauungsgemischen künstlich Säuren zuzusetzen. („C'est pourquoi dans beaucoup de cas il est avantageux d'additionner le liquide des solutions acides.") In Uebereinstimmung mit Krukenberg fand auch Yung bei gleicher Verdünnung organische Säuren wirksamer als anorganische, am wirksamsten aber unter allen Umständen eine 1-proz. (!) HCl, bei deren Anwendung auch gekochtes Eiereiweiß „verdaut" wurde. Der betreffende Versuch ist so bezeichnend, daß dessen Beschreibung hier wörtlich Platz finden möge: „Nous plaçons dix petits cubes de blanc d'œuf coagulé mesurant environ 2 millimètres de coté dans 6 ccm du suc extrait du foie de l'*Helix* additionné de la même quantité de la solution d'acide chlorhydrique à 1 %. Après une heure à froid pas de changement. Nous enfermons le tube dans l'étuve à 38 ° C à 8 heures du soir. Le lendemain matin à 8 heures nous trouvons les fragments d'albumine fortement attaqués, leurs bords sont dissous, les cubes sont transformés en petites boulettes irregulières, tout autour est une masse glaireuse et transparente. Nous agitons le liquide et nous l'alcalisons de la lessive de soude, puis nous ajoutons du sulfate de cuivre. La coloration rose des peptones apparait. La digestion partielle de l'albumine est par conséquent evidente." Hätte Yung denselben Versuch ohne Leberextrakt unter sonst gleichen Bedingungen wiederholt, so würde er diese Schußfolgerung kaum mit solcher Bestimmtheit ausgesprochen und sich überzeugt haben, daß eine so starke HCl an sich schon dieselben Veränderungen herbeizuführen vermag. Für die große Bedeutung, welche der schwach sauren Reaktion des normalen Magensaftes und der Leberextrakte von *Helix* für deren proteolytische Wirksamkeit angeblich zukommt, würde vor allem auch der Umstand sprechen, daß, wie Yung in Uebereinstimmung mit Krukenberg angibt, durch Neutralisieren der betreffenden Verdauungsgemische alle Wirkungen sofort aufhören.

Ueberblickt man die Gesamtheit der im vorstehenden mitgeteilten Angaben bezüglich der Eiweißverdauung durch das Lebersekret unserer einheimischen Landschnecken, so können die zahlreichen Widersprüche und Unklarheiten nicht entgehen. Sieht man zunächst ab von den Versuchen, bei welchen durch Zusatz verschiedener Säuren oder Alkalien die normale Beschaffenheit des Magensaftes resp. Leberextraktes mehr oder weniger verändert wurde, so muß es gewiß als sehr auffallend bezeichnet werden, daß nach den übereinstimmenden Angaben von L. Fredericq und Barfurth die proteolytische Wirksamkeit des unvermischten Schneckenlebersekretes nur so gering entwickelt erscheint. Der erstere findet, daß rohes Fibrin durch den braunen, schwach sauren Magensaft von *Arion rufus* „erst nach sehr langer Zeit" gelöst wird, während Barfurth den bloß mit Wasser verriebenen Leberbrei derselben Schnecke ganz unwirksam fand. Auch Krukenberg macht mehrfach ähnliche Andeutungen. So bemerkt er, daß bei *Helix pomatia* die Extraktion der Leber mit Wasser nur einen sehr schwach oder gar nicht wirksamen Auszug liefert, wenn vorher der Darminhalt nicht sorgfältig entfernt würde (!). Selbst die Angaben Yungs, welcher positive Resultate zu ver-

zeichnen hatte, lassen erkennen, daß die Zeit, welche erforderlich sein soll, um Muskelfasern oder rohes Fibrin durch den frischen Magensaft von *Helix* zu verdauen, vergleichsweise sehr lang ist (vgl. oben).

Alles dies erscheint um so überraschender, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß in anderen Fällen der unvermischte normale Verdauungssaft wirbelloser Tiere schon bei gewöhnlicher Temperatur Eiweiß außerordentlich rasch und energisch angreift und verdaut. Es sei hier nur an die mitgeteilten Versuche am Mehlwurm erinnert, einem Tier, das in bezug auf seine Ernährungsverhältnisse ganz wohl mit den Schnecken verglichen werden darf, und dessen Mitteldarmsekret selbst bei sehr starker Verdünnung Fibrin rasch löst, ohne daß es nötig oder auch nur vorteilhaft wäre, Säure oder Alkali hinzuzufügen. Das gleiche gilt, in womöglich noch verstärktem Maße von dem Mitteldarminhalt hungernder Schmetterlingsraupen. Im ersteren Falle findet die Verdauung normalerweise bei saurer, letzteren Falles bei stark alkalischer Reaktion statt. Man durfte daher, wenn überhaupt in dem Sekret der Schneckenleber proteolytische Enzyme vorhanden sind, wohl auch hier energischere Wirkungen erwarten, als sie den obigen Angaben zufolge tatsächlich gefunden wurden.

Eine große Skepsis scheint aber insbesondere den Ausführungen Krukenbergs gegenüber am Platze; einmal bezüglich des angeblichen Gegensatzes zwischen der Art der Eiweißverdauung bei Heliciden und Limaciden und dann hinsichtlich der Annahme des gleichzeitigen Vorkommens von tryptischen und peptischem Enzym in einer und derselben Verdauungsflüssigkeit. In den Arbeiten des genannten Forschers sind irgendwelche Beweise für die letztere Annahme nicht zu finden, und auch die Gründe, welche später Bourquelot (26—28) geltend machte, um die gleichzeitige Existenz von Trypsin und Pepsin im Lebersekret von Kephalopoden zu beweisen, können durchaus nicht als zwingend gelten. Nachdem er in eingehender Weise auseinandergesetzt hat, daß ungeachtet der (schwach) sauren Reaktion des Lebersaftes dessen Einwirkung auf Eiweißkörper sich in jeder Hinsicht der tryptischen Verdauung durch Pankreassaft der Wirbeltiere vergleichen läßt, sucht er die Gegenwart von Pepsin dadurch zu erweisen, daß dem Sekret die Eigenschaft zukommt, die Wirkung von diastatischen Enzymen in saurer Lösung (2 Prom. HCl) zu vernichten, wie es angeblich als charakteristisch für Pepsin gilt, indem durch dasselbe amylolytische Enzyme „verdaut" werden. Da das zu untersuchende Sekret (von *Octopus*), wie Bourquelot fand, schon an sich diastatisches Ferment in genügender Menge enthält, so wurde es einfach auf einen HCl-Gehalt von 2 Prom. gebracht, mehrere Stunden aufbewahrt und nach dem Neutralisieren der Säure auf seine diastatische Wirksamkeit geprüft: „J'ai répété un certain nombre de fois cette expérience et j'ai constaté la disparition du ferment diastasique. J'ai même ajouté dans quelques essais de petites quantités de salive et celle-ci a perdu ses propriétés . . . On doit donc supposer que la sécrétion digestive des poulpes renferme à la fois les deux ferments digestifs des matières proteïques. Un seul de ces ferments agit en temps ordinaire, c'est la trypsine; l'autre me parait inutilisé." (Bourquelot p. 100.) Trotz der sehr eingehenden Diskussion über den Einfluß der sauren Reaktion auf pflanzliche und Speicheldiastase, welche Bourquelot diesen Sätzen vorausschickt, entbehrt

die ganze schon ihrer Idee nach angreifbare Beweisführung, doch völlig jeder sicheren Grundlage, so lange das amylolytische Enzym des Kephalopodensekretes hinsichtlich seines Verhaltens zu Salzsäure von der angegebenen Konzentration überhaupt nicht näher untersucht ist.

Aber abgesehen hiervon erscheint das gleichzeitige Vorhandensein von zwei proteolytischen Enzymen in derselben Verdauungsflüssigkeit schon von ganz allgemeinen Gesichtspunkten aus höchst unwahrscheinlich. Je tieferen Einblick wir in das unendlich verwickelte Getriebe der lebendigen Organismen gewinnen, um so mehr finden wir allenthalben Gelegenheit, die äußerste Oekonomie und Zweckmäßigkeit in Bau und Funktion zu bewundern. Dies gilt nicht zum mindesten auch bezüglich der Bildung und Absonderung jener leider noch so rätselhaften Substanzen, welche als Enzyme zusammengefaßt werden und im Getriebe des lebendigen Organismus eine so überaus wichtige Rolle zu spielen bestimmt sind.

Es sei hier nur an die schönen Arbeiten von Pawlow über den Magen und Pankreassaft hingewiesen, durch welche ungeahnt feine Beziehungen zwischen der Quantität und Qualität der eingeführten Nahrungsmittel einerseits, der Menge und dem Fermentgehalt des abgesonderten Saftes andererseits aufgedeckt wurden. Wird es mit Rücksicht auf solche Tatsachen nicht an sich schon unwahrscheinlich, daß in den erwähnten Fällen die Molluskenleber ein Enzym bereitet, welches, wie Bourquelot selbst zugibt, unter den gegebenen Bedingungen überhaupt gar nicht wirksam werden kann? („Il faut également conclure des expériences qui précédent, que l'acidité normale du suc digestif des cephalopodes, que j'ai examinés, est extrêmement faible, ou tout au moins insuffisante à déterminer l'action pepsique.") Dazu kommt noch, daß dieser sonderbare Luxus nach Krukenberg zwar bei den Limaciden, nicht aber bei den Heliciden vorkommen soll, welche letztere vielmehr nur ein peptisches Enzym besitzen, obschon der Bau, die Ernährungsverhältnisse und überhaupt die ganze Lebensweise in beiden Fällen die weitestgehende Uebereinstimmung zeigen.

Bei dieser Sachlage erschien eine erneute Untersuchung der ganzen Frage der Eiweißverdauung bei den Landpulmonaten ganz unerläßlich, auch wenn die einschlägigen Erfahrungen, welche bei Gelegenheit der Untersuchung über das celluloselösende Enzym des Lebersekretes gemacht wurden, nicht ganz von selbst dazu geführt hätte. Es hatte sich hierbei die auffallende und ganz unerwartete Tatsache ergeben, daß der plasmatische Inhalt pflanzlicher Zellen, ungeachtet der raschen und vollständigen Lösung der Zellmembran, selbst niemals in merklicher Weise angegriffen wird, und in so vollkommener Weise erhalten bleibt, daß wir sogar daran denken durften, diese Verdauungsmethode zur Darstellung der Plasmaverbindungen der Zellkörper zu benützen. Es ist überaus instruktiv, gerade in dieser Beziehung die Einwirkung des Sekretes der Schneckenleber mit der des Mitteldarmsekretes von Schmetterlingsraupen zu vergleichen. Da es sich letzteren Falles um ausschließlich phytophage Larven handelt, welche bekanntlich enorme Mengen von Pflanzenstoffen aufnehmen, so war die Vermutung sehr naheliegend, daß auch bei ihrer Verdauung celluloselösende Enzyme eine wichtige Rolle spielen, so daß wir a priori die sichere Ueberzeugung hegten, es würden sich bei der Unter-

suchung ganz ähnliche Verhältnisse finden, wie bei den Schnecken. Doch stellte sich das gerade Gegenteil von dem Erwarteten heraus.

In einer sehr überzeugenden Weise macht sich der Gegensatz zwischen der Verdauung der Schnecken und Raupen in bezug auf Cellulose und Eiweißkörper in dem Falle geltend, wenn man als Versuchsobjekt ein Blattstückchen mit plasma- und chlorophyllreichen Parenchymzellen wählt. Besonders geeignet sind Ausschnitte von Salat- und Kohlblättern. Werden solche für 12 Stunden mit Schneckenmagensaft bei Zimmertemperatur behandelt, so findet man sie in einer sehr auffallenden Weise verändert. Infolge der Auflösung der Membranen bei sämtlichen Parenchymzellen sind die Stückchen ganz weich und schlapp geworden, so daß bei unvorsichtigem Herausnehmen oder auch nur Anfassen derselben die zwischen den beiden Epidermiswänden (welche schwerer verdaulich sind und daher meist noch eine zusammenhängende Haut bilden) befindliche Zellmasse als grüner lockerer Brei ausfließt. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man die Plasmaschläuche mit den Chlorophyllkörnern völlig isoliert und bis auf die Stärkeeinschlüsse der letzteren ganz unversehrt. Diese sind jedoch vollständig herausgelöst, so daß Lücken von entsprechender Form entstanden sind, ein sehr eindringlicher Beweis dafür, mit welcher Ausschließlichkeit sich die Wirkung des Lebersekretes von *Helix* auf Kohlehydrate beschränkt. Wird nun ein derart vorbehandeltes Blattfragment nachträglich noch mit Raupensaft auf dem Objektträger behandelt, so findet man die Plasmakörper sowie die Chlorophyllkörner schon nach kürzester Zeit selbst bei Zimmertemparatur aufgelöst und nur die Epidermis sowie die (verholzten) Gefäßbündel bleiben als Reste zurück.

Mit diesen Beobachtungen an *Helix* stehen spätere Erfahrungen von Enriques an *Aplysia* nicht ganz in Uebereinstimmung. Er findet bei mikroskopischer Untersuchung der im Kropf enthaltenen Blattfragmente von *Ulva lactuca*, daß gleichzeitig mit dem Verschwinden der Zellgrenzen (Lösung der Membranen) der Inhalt äußerst fein granuliert wird, während die Chlorophyllkörner zum Teil zerfallen, wobei äußerst kleine, grüne Körnchen frei werden, anderenteils aber in ihrer Form erhalten bleiben, sich aber völlig entfärben. Man findet sie dann teils grün, teils farblos im Inhalt des Verdauungskanales frei schwimmend. In der Mehrzahl der Fälle ändern sie jedoch bei und infolge der beginnenden Verdauung ihre Farbe in Braun um, wie es ja auch sonst fast regelmäßig geschieht, wenn Chlorophyll ins Innere tierischer Zellen aufgenommen oder extracellular der Wirkung von Verdauungssäften ausgesetzt wird. Sie erscheinen dann in der Regel sehr deutlich granuliert. Bei künslichen Verdauungsversuchen mit dem Lebersekret von *Aplysia* sah Bottazzi (25) die Chlorophyllkörper der peripher gelegenen Zellen von Ulvenstückchen sich immer früher entfärben als die der inneren. Auch an verschiedenen Diatomeen, die sich so häufig im Verdauungskanal von Aplysien finden, beobachtete Enriques den erwähnten Farbenwechsel von Grün in Braun, den er auf die saure Reaktion des Lebersekretes bezieht. Im übrigen wird der Iuhalt, also auch Eiweißkörper, in toto verdaut und gelöst. Enriques schließt daher aus seinen Beobachtungen auf das Vorhandensein nicht nur eines amylolytischen und celluloselösenden,

sondern auch eines proteolytischen Enzyms im Lebersekret von *Aplysia*. Da er sich überzeugt zu haben glaubt, daß Cytasewirkungen nur im Beginn der Verdauung bemerkbar werden, später aber fehlen, während das umgekehrte für die Proteolyse gelten soll, so war mit der Möglichkeit zu rechnen, daß bei den künstlichen Verdauungsversuchen, die ich mit Moritz bei *Helix* anstellte und bei welchen in der Regel der Mageninhalt hungernder Tiere verwendet wurde, das Fehlen proteolytischer Wirkungen gerade auf diesen Umstand zurückzuführen war. Fütterungsversuche hatten in der Tat ergeben, daß zwar ein großer Teil, aber doch nicht alles verfütterte feste Eiweiß in den Faeces wieder erscheint.

Schon Yung (l. c.) führt aus, daß Schnecken eine gewisse Vorliebe für hartgekochtes Eiereiweiß zeigen und große Mengen davon verzehren, um jedoch das meiste davon unverdaut wieder zu entleeren. „En plaçant le soir deux individus (*H. pomatia*) dans les bocaux avec ces substances (Eiweiß und Eigelb), on les retrouve le lendemain entourés de petits cylindres blancs et jaunes, dont la substance n'est pas sensiblement modifiée. La facilité avec laquelle on leur fait manger du blanc d'œuf nous a permis de recueillir une assez forte proportion de cette albumine, qui avait traversé l'intestin; sur 7 grammes de cette substance provenant d'une trentaine d'individus, nous avons cherché si elle renfermait des peptones. Le résultat a été tout à fait négatif. Il faut donc admettre que, s'il y a eu peptonisation d'une partie de l'albumine ingérée (et l'on ne peut guère en douter étant donnée l'expérience de digestion artificielle rélatée plus haut), la peptone a été absorbée complétement.“

Daß, falls hier überhaupt Peptone (Albumosen) gebildet werden, solche in den Exkrementen wieder zur Ausscheidung gelangen sollten, war füglich kaum zu erwarten. Dagegen ist die reichliche und überaus rasche Entleerung von völlig unverändertem Eiweiß in der Tat sehr bemerkenswert und scheint darauf hinzuweisen, daß in Uebereinstimmung mit unseren früheren Erfahrungen festes Eiweiß nicht verdaut wird. Um hierüber noch sichereren Aufschluß zu erhalten, fütterten wir wiederholt Exemplare von *H. pomatia*, welche einige Zeit gehungert hatten, mit gewogenen Mengen von gekochtem Eiereiweiß, indem wir mit einem Korkbohrer zwei Zylinder von gleicher Größe ausstachen und genau auf dasselbe Gewicht brachten. Der eine wurde verfüttert und in mehreren Fällen bis auf den letzten Rest aufgezehrt, der andere zum Vergleich aufbewahrt. Innerhalb 48 Stunden schieden dann die betreffenden Individuen rein weiße, fast nur aus kleinen, in Form und Größe den einzelnen Bissen entsprechenden Eiweißstückchen bestehende Exkremente ab, welche ohne erheblichen Fehler als Eiweiß gewogen werden konnten. Durch Behandlung mit NH_3-haltigem Wasser (in welchem die verkittende, schleimige Substanz quillt) lassen sich übrigens die Stückchen auch völlig isolieren. Obschon dem Anschein nach die Menge des ausgeschiedenen Eiweißes der Größe des verfütterten Zylinders entsprach, zeigte sich bei der Wägung dennoch in allen Fällen ein sehr erheblicher Verlust, so daß es ungeachtet der völlig negativen Ergebnisse unserer zahlreichen künstlichen Verdauungsversuche mit Magensaft als unzweifelhaft gelten muß, daß auch festes Eiweiß der Nahrung von den Schnecken wenigstens teilweise ausgenützt wird. Es sei gestattet, hier einen speziellen

Versuch als Beispiel anzuführen. Derselbe begann am 1. September abends. Von zwei gleichen Eiweißzylindern verzehrte eine Schnecke (*H. pomatia*), die schon zu einem derartigen Versuch gedient hatte, den einen bis auf einen kleinen Rest, welcher mit dem anderen ganzen Eiweißzylinder unter Chloroformwasser aufbewahrt wurde. Am nächsten Morgen hatte die Schnecke bereits den größten Teil des Eiweißes als rein weiße Würstchen ausgeschieden, welche gesammelt und ebenfalls in Chloroformwasser aufbewahrt wurden. Am Morgen des zweiten Tages fanden sich wieder ziemlich viel weiße Eiweißexkremente. Die Gesamtmenge derselben nebst den früheren betrug 0,537 g. Der Probezylinder wog 0,824 g. Es sind also 0,287 g, d. h. etwa $^1/_3$ der ganzen Masse, verschwunden, also doch wohl resorbiert worden.

Gelöstes Eiweiß wird, wie sich aus ganz einfachen Versuchen und Beobachtungen ergibt, ohne jede Schwierigkeit aufgenommen und verwertet.

Stübel (160) hat dies neuerdings auch quantitativ verfolgt. Er verabreichte als hierzu geeignetestes Futter Stärke, welche mit frischem Hühnereiweiß zu einem Kleister verrieben wurde. Der Kleister wurde auf die untere Fläche des Deckels einer Glasbüchse aufgestrichen, wo er rasch antrocknete. Die in der Büchse befindlichen Schnecken, welche längere Zeit vorher gehungert hatten, fraßen den Belag teilweise ab und schieden darauf einen rein weißen, mikroskopisch so gut wie nur aus Stärkekörnern zusammengesetzten Kot ab. Nun wurde nach Kjeldahl der N-Gehalt von 1 g des Futters und derjenige von 1 g des getrockneten Kotes bestimmt. Das Futter enthielt 0,0095 g N, entsprechend 0,0595 g (= ca. 6 Proz.) Eiweiß, der Kot 0,0062 g N, entsprechend 0,0385 g (= ca. 4 Proz.) Eiweiß. Mithin enthielt der Kot 0,0032 g N, also fast ein Drittel weniger Stickstoff als das Futter. Die mit einem wässerigen Auszug des Kotes angestellten Eiweißreaktionen fielen deutlich, aber doch schwächer aus als diejenigen, welche eine wässerige Lösung des Futters gab. Als Vergleichswert wurde der N-Gehalt von 1 g Kot bestimmt, welchen Schnecken, die mit reiner Stärke gefüttert worden waren, abgegeben hatten; er betrug nur 0,0028 g, entsprechend 0,0175 g (= $1^3/_4$ Proz.) Eiweiß. Ungleich größere Stickstoffmengen enthält der Magensaft und der Kot der Tiere, wenn sie längere Zeit gehungert haben. In 1 ccm frischen Magensaftes von *Helix pomatia* waren 0,0267 g N, entsprechend 0,1671 g Eiweiß; 1 g getrockneter Hungerkot enthielt 0,0364 g N, entsprechend 0,2275 g Eiweiß.

So wenig es nach allen diesen Befunden bezweifelt werden kann, daß, wie es ja eigentlich selbstverständlich erscheint, eingeführtes Nahrungseiweiß teilweise verdaut und verwertet wird, so erscheint es doch auffallend und eigentlich unerwartet, daß dies nur in so geringem Maße der Fall ist. Einer solchen Luxuskonsumption sind wir aber schon bei Arthropoden (Raupen) begegnet, und sie scheint bei Wirbellosen sehr allgemein verbreitet zu sein. Auch erstreckt sie sich nicht nur auf Eiweißkörper, sondern ebenso auch auf alle anderen Nahrungsstoffe, für welche kräftig wirkende Enzyme im Verdauungssafte sicher nachgewiesen sind. Schon Stahl waren bei seinen Versuchen die Massen unverdauter Stärkekörner im Kote von Schnecken aufgefallen. Dieselbe Erfahrung macht man aber auch bei Verabreichung anderer, von den Schnecken mit Begierde aufgenommener Nahrungsmittel, wie beispielsweise Kartoffeln, Weiß- oder Schwarz-

brot, sowie bei Kleienfütterung. Letzterenfalls bestehen die Exkremente im wesentlichen aus Kleienstückchen, welche innerhalb einer zähen Schleimhülle fast ganz lose, oder nur durch spärliche Schleimfäden verklebt, liegen. Wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, bleibt die äußere Samenschale überall gänzlich unversehrt; dagegen findet man vielfach die verdickten Wände der Kleberzellen in den verschiedensten Stadien der Auflösung, in sehr vielen Fällen aber auch nebst den eingeschlossenen Kleberballen noch völlig unversehrt.

Immerhin jedoch steht es fest, daß ungelöstes Eiweiß von den Landschnecken am schlechtesten ausgenützt wird.

Analoge Erfahrungen teilt Enriques auch bezüglich *Aplysia* mit. Er macht auf die Verschiedenheit der Färbung der Exkremente während des Sommers und im Winter aufmerksam. Ersterenfalls erscheinen sie mehr oder weniger dunkelbraun, anderenfalls intensiv grün. Bei mikroskopischer Untersuchung findet man in denselben massenhaft freie grüne Chlorophyllkörner sowie noch ganz unversehrte grüne Zellen. Nach sehr reichlicher Nahrungsaufnahme lassen sich auch noch größere, anscheinend unveränderte Blattfragmente erkennen. In der Folge mischen sich dann mehr und mehr braun verfärbte Chloroplasten bei als Zeichen der langsam fortschreitenden Verdauung. Aber auch dann, wenn nur wenig Nahrung aufgenommen wurde, finden sich in den Faeces zunächst noch unverdaute Reste in Menge, so daß die mangelhafte Ausnutzung nicht allein von der Menge der zugeführten Nahrung abhängt, sondern wohl durch den ganzen Verdauungsmechanismus bedingt wird. Selbst nach mehrtägiger Nahrungsentziehung findet man im Darm und auch im Kropf neben reichlicher saurer Flüssigkeit noch vereinzelte Trümmer von Pflanzenteilen (braune Chlorophyllkörper und sogar noch ganze Blattstückchen). Alles weist darauf hin, daß die Verdauung nur sehr langsam verläuft.

Bei unseren (Biedermann und Moritz) Versuchen an Landpulmonaten haben wir uns darauf beschränkt, die Wirkungsweise reinen oder nur mit Wasser verdünnten Lebersekretes, wie es sich namentlich im Magen hungernder Tiere reichlich findet, zu prüfen.

Als feinstes und empfindlichstes Reagens galt uns das Verhalten von frischem, gut ausgewaschenem Fibrin, von dem eine Flocke, ohne jeden Zusatz unter Deckglas eingeschlossen oder in einem Reagenzröhrchen mit Magensaft übergossen und vor Verdunstung geschützt, im Wärmeschrank bei etwa 30° C tagelang ganz unverändert blieb, während Kontrollpräparate mit selbst stark verdünntem Mitteldarmsekret einer Raupe oder vom Mehlwurm sehr rasch gelöst und verdaut wurden. So oft wir auch zu verschiedener Jahreszeit und mit verschiedenen Arten von *Helix*, *Limax* und *Arion* diesen ganz einfachen Grundversuch anstellten, stets lieferte er dasselbe negative Resultat. Daran änderte sich auch nichts, wenn, um bleibende Trübung zu vermeiden, nur ganz vorsichtig irgendeine anorganische oder organische Säure hinzugefügt wurde, bis die Reaktion auf Lackmus ganz scharf hervortrat, ebensowenig aber auch bei Zusatz von Alkali (Na_2CO_3). Selbstverständlich haben wir nicht unterlassen, in analoger Weise auch andere Eiweißsubstanzen zu prüfen, so insbesondere Pflanzenkleber, rohe Muskelfasern etc. Die letzteren zeigten allerdings sehr ausgeprägte histologische Veränderungen, doch treten dieselben unter gleichen Bedingungen auch bei Behandlung mit Wasser oder Salzlösungen hervor und führen nie zu einer Auflösung der Fasern.

Da wir den Reagenzglasproben mit Magensaft anfangs stets noch etwas Chloroform oder Thymol zusetzten, um eine eventuelle Bakterienentwicklung zu vermeiden, so war die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß durch die genannten Stoffe das angeblich vorhandene proteolytische Enzym wirkungslos gemacht wurde. Bei Wiederholung derselben Versuche ohne jeden Zusatz war es uns nun sehr auffallend, zu sehen, daß selbst bei mehrtägigem Stehen der Verdauungsproben im Wärmeschrank bei etwa 30° C sich niemals auch nur spurweise Fäulnis entwickelte; im vollen Gegensatze zu jener Flüssigkeit, welche man einem Krebsmagen entnimmt, die in kürzester Zeit in stinkende Fäulnis übergeht. Die Flüssigkeit blieb klar und zeigte keinen fauligen, sondern vielmehr einen nicht unangenehmen, aromatischen (pilzähnlichen) Geruch. Bringt man eine schon in stinkender Fäulnis begriffene Fibrinflocke in solchen Saft, so hört die Fäulnis mit Sicherheit auf, wenn im Verhältnis zur Größe der Flocke genügend Flüssigkeit vorhanden ist. Bei Prüfung der Reaktion erwies sie sich als sehr stark sauer, jedenfalls sehr viel stärker als der ursprüngliche frische Saft. Man erinnert sich hier sofort an die bekannten antiseptischen Eigenschaften des Magensaftes der Wirbeltiere, welche bekanntlich auf dessen Säuregehalt zu beziehen sind, und gelangt so zu der Vermutung, daß in dem aus dem Magen entnommenen Lebersekret der Schnecken sich noch postmortal eine freie Säure entwickelt. Gleich zu erwähnende Versuche zeigten nun in der Tat, daß es sich wirklich so verhält und daß die gebildete Säure Milchsäure ist.

Da nun gerade diese organische Säure nach den Angaben Krukenbergs besonders geeignet erscheint, die eiweißverdauende Wirkung des „Helicopepsins“ zu unterstützen, so hätten wir um so eher erwarten dürfen, daß zum mindesten bei sehr lange dauernder Einwirkung von unverdünntem Magensaft feste Eiweißkörper in Lösung gehen, was aber selbst nach Tagen nicht der Fall ist. Die einzige noch mögliche Deutung dieser auffallenden Tatsache könnte man schließlich vielleicht in der Annahme finden wollen, daß das nach einer Verdauungsperiode im Magen angesammelte Lebersekret seine proteolytische Wirksamkeit bereits eingebüßt hat, indem das betreffende Enzym bei der vorhergehenden Verdauung größtenteils verbraucht wurde. Damit würde auch in Uebereinstimmung stehen, daß, wie Yung angibt, der Magensaft hungernder Schnecken stets weniger wirksam gefunden wird, als solcher von Tieren in voller Verdauung. Er betrachtet daher auch, wie schon erwähnt, das Sekret ersteren Falles als „un résidu de la sécrétion hépatique, qui a déjà usé son pouvoir digestif sans l'avoir épuisé“. Dagegen läßt sich aber einmal einwenden, daß die verdauende Wirkung des Magensaftes auf Cellulose in allen Fällen und unter den verschiedensten Umständen erhalten bleibt, vor allem aber, daß, wie sich ganz sicher zeigen läßt, das nach jeder Verdauungsperiode frisch in den Magen ergossene Lebersekret überhaupt erst während der darauf folgenden Verdauung Verwendung findet und daher auch keine Einbuße an Wirksamkeit erlitten haben kann. Gleichwohl haben wir es nicht unterlassen, durch einen besonderen Versuch zu prüfen, wie sich etwa der aus dem Magen einer in voller Verdauung begriffenen Schnecke entnommene Saft gegen Fibrin verhält. Ein Exemplar von *H. pomatia*, welches tags

vorher sehr reichlich Weißbrot gefressen hatte, wurde nach 15 Stunden getötet. Der Magen enthielt neben Futterresten eine reichliche Menge klarer, blaßgelber Flüssigkeit von schwach, aber deutlich saurer Reaktion gegen Lackmus. Mit KOH und etwas $CuSO_4$ versetzt, färbt sich eine mit Wasser verdünnte Probe deutlich rot (Albumosen?). Beim Kochen der vorher von Eiweiß befreiten Flüssigkeit entsteht unter gleichen Umständen deutliche Reduktion (Zucker). Eine Fibrinflocke, welche in einem verstöpselten Fläschchen mit dem unverdünnten Safte ohne Zusatz während 24 Stunden bei 30° C digeriert wurde, zeigte nachher keinerlei Veränderungen. Die Flüssigkeit hatte sich jedoch stark getrübt und war etwas gelatinös geworden. Die Reaktion erwies sich als sehr stark sauer.

Ich muß es daher nach wie vor für eine sicher feststehende Tatsache halten, daß dem frischen unvermischten Sekret der Leber, sowie es in den Magen ergossen wird, eine eiweißverdauende Wirkung in merklichem Grade nicht zukommt.

Offenbar unter dem Einfluß der günstigen Erfahrungen stehend, welche man mit wässerigen oder Glyzerinextrakten von Verdauungsdrüsen der Wirbeltiere in zahlreichen Fällen gemacht hatte, wurden auch solche der Molluskenleber mit Vorliebe benützt. Meist wird denselben sogar eine viel größere Wirksamkeit zugeschrieben als dem in den Magen abfließenden Sekret der Leber. Dies gilt jedoch nach unseren Erfahrungen gewiß nicht bezüglich der celluloseverdauenden Wirkung, die wir bei Leberextrakten, wie immer dieselben auch angefertigt sein mochten, stets nur sehr wenig ausgeprägt fanden. Völlig negative Ergebnisse erhielten wir mit rohem Fibrin bei Anwendung wässeriger Leberauszüge ohne irgendwelchen Zusatz. Um sich von dieser Tatsache zu überzeugen, genügte es, die Leber von einem oder nur wenigen Exemplaren von *H. pomatia* zu benützen. Mit etwas Glaspulver läßt sich die Substanz der Drüsen sehr leicht zu einem ganz feinen Brei zerreiben, welcher nach Zusatz von nur ganz wenig Wasser einige Stunden stehenbleibt und dann durch Leinwand gepreßt wird. Man erhält so eine trübe Flüssigkeit, mit welcher eine kleine Fibrinflocke in einem verschlossenen Fläschchen bei 30° C während 12—24 Stunden digeriert wird. Dabei tritt, ähnlich wie beim reinen Sekret (Magensaft), eine Art von Gerinnung ein (Koagulation von Eiweiß), welche wohl hauptsächlich auf die starke Säuerung der Masse (Milchsäure) zurückzuführen ist. Das eingelegte Fibrin erweist sich aber auch in diesem Falle als gänzlich unverändert. Es wurden Lebern von Hungertieren sowie von solchen in den verschiedensten Stadien der Verdauung verwendet, ohne daß sich an dem Ergebnis irgend etwas änderte.

Dabei ist es wieder ganz gleichgültig, ob man einen Zusatz von Chloroform (oder Thymol) macht oder nicht. Letzterenfalls entwickelt sich jedoch nach kurzer Zeit, wie im reinen Magensaft, eine stark saure Reaktion, welche namentlich im Wärmeschrank rasch zunimmt und alle Fäulniserscheinungen vollständig verhindert. Schüttelt man solchen sauren Leberbrei mit Alkohol aus, um das Eiweiß zu entfernen, und läßt absetzen, so reagiert das Filtrat stark sauer, und es läßt sich schon durch bekannte Farbenreaktionen (Uffelmanns Reagens) ohne Schwierigkeit das Vorhandensein von Milchsäure konstatieren, deren Entstehung wohl sicher auf eine Um-

setzung des in der Regel reichlich vorhandenen Glykogens, resp. auf Vergärung des gebildeten Zuckers zu beziehen sein dürfte. Auf die Mitwirkung von Gärungsorganismen weist vor allem der Umstand hin, daß der Zusatz antiseptisch wirkender Substanzen (Chloroform, Thymol etc.) die postmortale Säuerung vollkommen verhindert.

Die Tatsache, daß das Glykogen bei Wirbellosen (Mollusken) beim Liegenlassen der Tiere (resp. gewisser Organe) sehr leicht die Milchsäuregärung eingeht und daß die so gebildete freie Säure unter Umständen den Eintritt der Fäulnis gänzlich hindert, ist keineswegs neu. Schon 1866 hat Bizio auf diesen Umstand aufmerksam gemacht und auf Grund desselben sogar Angaben über den Glykogengehalt verschiedener Organe gemacht, wie schon Barfurth anführt (4, p. 342). So schrieb er der Leber, und dies wohl mit Recht, einen großen, den weiblichen Geschlechtsorganen und den Eiern einen noch größeren Glykogengehalt zu.

Was hier von wässerigen Leberextrakten gesagt wurde, gilt natürlich ganz ebenso auch vom ganzen Organ, und ist es in der Tat eine auf den ersten Blick sehr auffallende Erscheinung, daß eine herauspräparierte Schneckenleber, ohne jeden Zusatz, nur vor Verdunstung geschützt, bei Brüttemperatur aufbewahrt, tagelang keine Spur von Fäulnisgeruch zeigt. Dabei zerfließt dieselbe teilweise zu einem gelbbraunen, stark sauer reagierenden Brei, so daß man an die Möglichkeit einer partiellen Selbstverdauung denken konnte. Es wurde daher auch noch geprüft, wie sich Fibrin verhält, wenn es, rings umgeben von Drüsensubstanz, zwischen zwei Schnittflächen einer Schneckenleber gelegt und nun einige Zeit im Wärmeschrank bei 30° erhalten wird. Dabei ergab sich das unerwartete Resultat, daß wirklich *die Fibrinflocke weich und brüchig wurde und schließlich zu einem gelblichen Detritus zerfiel, der von der umgebenden breiigen Lebersubstanz kaum zu unterscheiden war.* Da eine ähnliche Wirkung weder vom reinen Sekret (Magensaft) noch auch von wässerigen Extrakten oder fein zerriebener Lebersubstanz erzeugt wird, auch nicht bei tagelangem Stehen in der Wärme, wobei ohne Chloroform- oder Thymolzusatz Säuerung und reichliche Bakterienentwicklung erfolgt, so muß man wohl an die Möglichkeit denken, daß erst bei der direkten Berührung von Eiweißsubstanzen mit noch lebenden resp. überlebenden Leberzellen eine Auflösung bezw. chemische Umwandlung erfolgt, und man könnte vielleicht auf die freilich noch ganz ungenügend untersuchte Rolle hinweisen, welche die Mesenterialfilamente bei der Eiweißverdauung der *Aktinien* spielen. Zugunsten einer solchen Auffassung ließe sich ferner auch anführen, daß, wie im folgenden näher zu schildern sein wird, tatsächlich feste Nahrungspartikel bis in die feinsten Verzweigungen der Leberausführungsgänge eindringen können. Es ist bis jetzt leider nicht gelungen, ganz entscheidende Beweise für diese Vermutung zu erbringen, und wäre es vor allem wünschenswert, ein günstigeres Versuchsobjekt für derartige Untersuchungen zu finden, als es unsere Landpulmonaten sind.

Jedenfalls darf man aber auf Grund der im vorstehenden mitgeteilten Erfahrungen mit einiger Sicherheit behaupten, daß *bei den von uns untersuchten Schneckenarten die Auswertung fester ungelöster Eiweißkörper, soweit sie überhaupt erfolgt, eine viel geringere Bedeutung besitzt als jene*

gelöster Eiweißsubstanzen. Dies muß schon aus dem Umstande gefolgert werden, daß das Eindringen fester Nahrungspartikel bis in die eigentlichen Leberschläuche (Alveolen) sich nicht in allen Fällen (besonders bei kleineren Schneckenarten) mit Sicherheit nachweisen läßt. Vielleicht darf man auch die Bedeutung des Cellulose-Enzyms wesentlich darin erblicken, daß durch die Eröffnung der Zellen nicht nur die etwa vorhandenen ungelösten Kohlehydrate, sondern auch vor allem das gelöste Eiweiß der Resorption zugänglich gemacht wird.

Da viele Landschnecken mit Vorliebe oder sogar ausschließlich in Verwesung übergegangene Pflanzenteile fressen, so liegt die Vermutung nahe, niedrigere Eiweißspaltungsprodukte, wie sie bei der Eiweißfäulnis entstehen, könnten für die betreffenden Schnecken eine leichter resorbierbare Nahrung bilden als genuines Eiweiß. Stübel hat daher ein solches Spaltungsprodukt, das Tyrosin, in dieser Richtung näher untersucht. „Setzt man (bei *Helix pomatia*) dem Futter Tyrosin zu, so tritt darauf im wässerigen Auszug aus dem Kot der Schnecken eine bedeutend intensivere Rotfärbung bei Erwärmen mit Millons Reagens auf als unter normalen Verhältnissen. Schon dieser Versuch machte es unwahrscheinlich, daß Tyrosin resorbiert wird. Hierauf wurden eine Anzahl Schnecken mit Stärke, die mit Tyrosin sorgfältig verrieben worden war, gefüttert. 1 g trockenes Futter enthielt 0,0097 g N, 1 g trockener Kot 0,0140 g N, mithin 0,0043 g N mehr als das Futter. Es wurde also sicher kein Tyrosin resorbiert.“

Es ließ sich ferner auch noch an einen Einfluß von Bakterien denken, wie solche ja bei pflanzenfressenden Wirbeltieren für die Verdauung und Auswertung der Cellulose von größter Bedeutung sind. „Man kann ohne besondere Schwierigkeiten einen Schneckenmagen freipräparieren, an seinen beiden Enden unterbinden und dann Magensaft steril entnehmen. Bringt man nun 10 Platinösen davon in verflüssigte Nährgelatine, die zu einer Platte ausgegossen wird, so ist die Anzahl der auf der Gelatineplatte wachsenden Kolonien, vor allem bei Hungertieren, eine auffallend geringe. Die Kolonien einer Bakterienart überwiegen an Zahl alle anderen stets erheblich; bei Hungertieren hat man oft fast eine Reinkultur vor sich. Diese Bakterienart, die nicht näher bestimmt wurde, braucht zu ihrem Gedeihen ein gewisses Maß von Sauerstoff, da die oberflächlichen Kolonien stets viel rascher wachsen als die tiefliegenden. Sie verflüssigt Gelatine, indem die Kolonie trichterförmige, in die Tiefe gehende Dellen auf der Gelatineplatte bildet, ähnlich etwa einer Kolonie von Choleravibrionen. Die sehr spärliche Anzahl der Keime, vor allem aber auch die Tatsache, daß das Lebersekret in der Regel sauer reagiert, sprechen gegen eine Eiweißspaltung durch Bakterien im Schneckenmagen.“ (Stübel.)

7. Die „Leber“ als Resorptionsorgan.

Untersucht man die Exkremente von *H. pomatia*, so findet man, daß dieselben, wie schon erwähnt, bei reichlicher Fütterung unter allen Umständen große Mengen ganz oder teilweise unverdauter Nahrungsbestandteile enthalten, so daß ihr Aussehen, je nach der Art des Futters, ein sehr verschiedenes ist. Es wurde bereits oben bemerkt, daß bei Ernährung mit reinem, koaguliertem Hühnereiweiß

die dabei entleerten Exkremente fast nur aus einzelnen abgebissenen Eiweißstückchen bestehen, welche, durch geringe Mengen von Schleim verklebt, zu langen Zylindern zusammentreten. Ebenso verrät sich Kleiefütterung, welche den Schnecken sehr zuzusagen scheint, sofort durch das höchst charakteristische Aussehen der in diesem Falle massenhaft abgesetzten Exkremente. Wählt man nun ein feiner verteiltes Futter, wie etwa Stärke, mit Wasser oder Milch angerührt, so fällt bei genauerer Untersuchung ein sehr eigentümliches Strukturverhältnis der Exkremente auf; werden diese einige Zeit in Wasser aufgeweicht, so erkennt man ganz regelmäßig, besonders bei Lupenvergrößerung, innerhalb der zylindrischen, wurstförmigen Masse unmittelbar unter der membranösen Schleimhülle einen dünnen, vielfach gewundenen Schlauch, welcher der Hauptmasse der Exkremente seitlich und oberflächlich angelagert erscheint und immer einen viel geringeren Durchmesser besitzt als diese selbst. Die Färbung und sonstige Beschaffenheit des, wie die Abbildungen (Fig. 309 A, B) zeigen, überaus charakteristischen, fadenartigen Gebildes wechseln im übrigen



Fig. 309. *Helix pomatia.* A Teil der Exkremente nach Fütterung mit einem Gemenge von Mehl und fein verteiltem, mit Karmin gefärbtem Eiweiß. Der dünne, gewundene Schlauch war im Präparat tiefrot. B Exkrementstück einer frisch eingefangenen *Helix pomatia* (nach Biedermann und Moritz).

je nach dem genossenen Futter. Aus je feineren Teilchen dieses von vornherein besteht, desto besser sind auch die Fäden entwickelt, und desto schärfer heben sie sich reliefartig von der Grundmasse der Exkremente ab. Dies gilt besonders bei Mehlfütterung, welche sich daher auch für das genauere Studium dieser sonderbaren Bildungen am besten eignet. Vollständig werden sie dagegen z. B. bei Fütterung mit reinem, hartgekochtem Eiereiweiß vermißt. Haben die Tiere Kleie gefressen, so findet man zwischen den entleerten unverdaulichen Epidermisschüppchen vielfach weißliche, dünne und sehr elastische Schnüre, welche offenbar den etwa gleich dicken Fäden in anderen Fällen entsprechen.

Die Widerstandsfähigkeit aller dieser Bildungen ist eine sehr beträchtliche, was wohl hauptsächlich der oft ziemlich dicken, durchsichtigen Scheide zuzuschreiben ist, die aus einer in Wasser quellbaren,

aber unlöslichen, schleimigen Substanz zu bestehen scheint, von ähnlicher Beschaffenheit wie die darüberliegende allgemeine Hülle der Exkremente.

Man kann infolgedessen die Fäden oder Schläuche meist ohne besondere Schwierigkeiten isolieren, und überzeugt sich dann leicht, daß es sich wirklich um selbständige Bildungen handelt, deren Entstehung durch besondere Strukturverhältnisse an irgendeiner Stelle des Verdauungstraktes bedingt sein muß. Der geringe Durchmesser der betreffenden Gebilde läßt schließen, daß sie in einem Hohlorgan geformt werden, welches wesentlich enger ist als der Darm selbst, dessen Dicke im allgemeinen auch die der Exkremente entspricht.

Man wird hier zunächst an die Ausführungsgänge der Leber denken und sich wohl auch der Angabe Barfurths erinnern, daß unter Umständen nicht nur in den weiten Ausführungsgängen, sondern auch sogar innerhalb der einzelnen Läppchen oder Schläuche der Drüse geformte Nahrungsbestandteile, wie beispielsweise Stärkekörnchen, vorgefunden werden. Es haben diese sehr bemerkenswerten Befunde des genannten Forschers die Aufmerksamkeit späterer Untersucher durchaus nicht in dem Maße auf sich gezogen, wie sie es verdienen, denn sie bilden in der Tat die Grundlage für eine richtige Auffassung der Funktionen des in Rede stehenden, so außerordentlich vielseitigen Organes nicht nur bei den Schnecken, sondern wahrscheinlich den Mollusken überhaupt.

Sowohl bei *H. pomatia* wie auch bei *Arion empiricorum* und *Limax variegatus* fand Barfurth nach reichlicher Fütterung mit Brot den Inhalt des Darmes „grauweiß, sehr zuckerreich". „Der Anfangsdarm und der Magen waren dabei durch den mit viel Flüssigkeit versehenen Nahrungsbrei sehr stark ausgedehnt; auch die Ausführungsgänge der Leber und die Leberfollikel selber waren durch die angesammelte Flüssigkeit sehr stark erweitert, und in mehreren Fällen hatte der Nahrungsbrei sich bis in die kleineren Gallengänge und sogar bis in das Lumen der Leberfollikel selber verbreitet. Dies ergab sich sehr deutlich aus der Untersuchung von in Alkohol gehärteten Lebern. Schnitte von solchen Lebern, mit Jodlösung behandelt, wiesen im Innern der Leberfollikel große Mengen unversehrter oder halbverdauter Stärkekörner auf."

Es ist nichts leichter, als sich von der Richtigkeit dieser Angaben bei *H. pomatia* zu überzeugen, wenn die Tiere mit reichlichen Mengen von Mehlbrei gefüttert werden. Man findet dann nicht nur den Magen- und Darmkanal, sondern auch die großen, äußerlich sichtbaren Ausführungsgänge der Leber prall mit Stärke gefüllt. Härtet man die Drüse in Alkohol und untersucht in beliebiger Richtung geführte Schnitte, so zeigen sich auch alle noch mit unbewaffnetem Auge oder bei Lupenvergrößerung sichtbaren, im Lebergewebe selbst verlaufenden Gänge völlig mit Mehl erfüllt; desgleichen überzeugt man sich bei mikroskopischer Untersuchung dünner, parallel der Oberfläche geführter Schnitte leicht von dem Vorhandensein von Stärkekörnern auch in den eigentlichen letzten Enden der Leberschläuche, wo sie oft nur einzeln innerhalb des schmalen Spaltraumes zwischen den Zellen eingebettet liegen. Am deutlichsten wird das Bild, wenn man die Alkoholschnitte zunächst in Wasser bringt und dann etwas Jodjod-

kaliumlösung zufügt (Fig. 310). Im übrigen muß eine Schnecke gar nicht einmal besonders viel Mehl gefressen haben, um schon nach kurzer Zeit (1 Stunde) in den Gängen und Alveolen Stärkekörner zu zeigen. In viel geringerem Maße als bei *H. pomatia* erfolgt das Eindringen von Stärke in Substanz bei *H. hortensis*, was sich wohl hauptsächlich durch die wesentlich geringere Größe der letztgenannten Species erklärt.

Viel weniger leicht als Stärkekörner scheinen andere geformte Nahrungsbestandteile in die feineren Verzweigungen der Ausführungsgänge im Innern der Leber einzudringen. YUNG gibt an, darin außer Stärke auch Chlorophyllkörner gefunden zu haben. Er spricht von dem weiten Ausführungsgang der Leber: „si largement ouvert sur l'intestin, qu'il n'est pas rare d'y rencontrer des particules alimentaires non encore digérées. Nous y avons vu sur des coupes des granules de chlorophylle après alimentations par des feuilles des choux, des granules d'amidon après alimentation avec du pain; ces particules peuvent même remonter fort loin à l'intérieur de la glande" (l. c.). Das gleiche konstatierte auch ENRIQUES bei *Aplysia*, es werden ja hier die Chlorophyllkörner zum Teil von den Resorptionszellen (Körnerzellen) aus den feinsten Lebergängen direkt aufgenommen. Beides können wir bestätigen, doch unterliegt es keinem Zweifel, daß unter allen Nahrungsbestandteilen Stärkekörner bei weitem am leichtesten ins Innere der Drüse eindringen. In ganz besonders auffallender Weise macht sich dies geltend, wenn ein Gemenge von Mehl und fein verteiltem Eiweiß (durch Kochen einer verdünnten salzhaltigen Lösung von Hühnereiweiß erhalten) verfüttert wird. Man findet dann zwar Stärkekörner, niemals aber Eiweiß in fester Form innerhalb der feinsten Ausführungsgänge der Leber. Wir haben, um den Versuch noch beweisender zu gestalten, wiederholt die ausgefällten Eiweißflöckchen vor dem Verfüttern intensiv mit Karmin gefärbt, konnten sie aber auch dann als solche in den feineren Ausführungsgängen der Leber niemals finden, während sie allerdings in den weiten Anfängen derselben reichlich enthalten waren. Dagegen zeigten sich in solchen Fällen mehrmals die einzelnen Acini, und zwar ausschließlich die „Leberzellen" BARFURTHS („Resorptionszellen") deutlich rot gefärbt. Es war dies schon makroskopisch an dem blaßrötlichen Farbenton der Leberoberfläche zu erkennen; mikroskopisch erschienen an Schnitten des in Alkohol gehärteten Organes die einzelnen Zellen ganz diffus blaßrosa gefärbt. Es war dies aber keineswegs regelmäßig der Fall, und hatten wir bei zahlreichen Versuchen

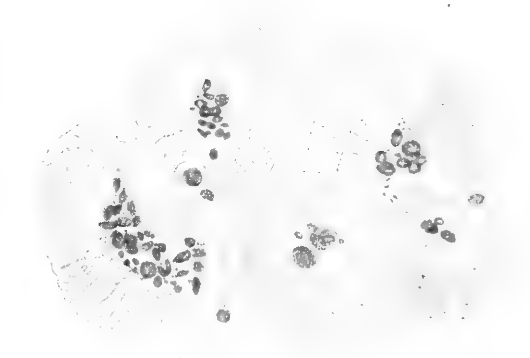


Fig. 310. *Helix pomatia*. Leberschnitt von einer mit Mehlteig gefütterten Schnecke. Zahlreiche, durch Jod gebläute Stärkekörner liegen im Lumen der einzelnen Läppchen (nach BIEDERMANN und MORITZ).

nur 2- oder 3mal befriedigende Erfolge zu verzeichnen. Offenbar kommt es sehr darauf an, daß ein ganz bestimmtes Stadium der Verdauung getroffen wird, was nur durch Zufall erreicht werden kann, da gerade hinsichtlich des zeitlichen Verlaufes der betreffenden Vorgänge weitgehende individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Ohne der Deutung dieser Befunde vorzugreifen, mag doch schon hier erwähnt sein, daß dieselben kaum eine andere Auffassung zulassen, als daß das verfütterte, fein verteilte Eiweiß, soweit es in die Leber selbst eindringt, hier in Lösung übergeht, also wohl unter dem Einfluß der lebenden Zellen verdaut und resorbiert wird.

Wenn es nach den vorstehenden Beobachtungen nicht zweifelhaft sein kann, daß geformte, feste Nahrungsbestandteile ins Innere der Leber, und zwar unter Umständen bis in die letzten Enden der Ausführungsgänge, vordringen können, so wird man dies von dem flüssigen Inhalt des Magens gewiß auch in solchen Fällen annehmen dürfen, wo feste Partikel infolge der Kleinheit des ganzen Organs nicht oder doch nicht regelmäßig eindringen. Dafür spricht unter anderem auch die sehr bemerkliche Schwellung und der große Saftreichtum der Leber, welche man nach reichlicher Fütterung regelmäßig beobachtet. Alles dies legt die Vermutung nahe, daß es sich bei dem Eindringen von flüssigem Mageninhalt in das System der Leberausführungsgänge, wobei häufig (bei größeren Formen von Landpulmonaten wohl regelmäßig) auch feste, noch unverdaute Nahrungsbestandteile mitgeführt werden, nicht um ein nur gelegentliches, mehr zufälliges Vorkommen handelt, sondern daß dies ganz regelmäßig und notwendig stattfindet, indem die Leber nicht nur im morphologischen, sondern auch im physiologischen Sinne nichts weiter darstellt als eine weitverzweigte und mit besonders differenzierten Epithelzellen ausgekleidete Ausstülpung des Darmes.

Bei unseren Landpulmonaten ist es nicht eben leicht, zu dieser Erkenntnis zu gelangen, und erfordert jedenfalls ein eingehenderes Studium der ziemlich verwickelten Verdauungserscheinungen. So ist es erklärlich, daß auch Barfurth sich noch etwas zaghaft äußert, indem er bemerkt (4, p. 346), daß „ein direktes Eindringen des Chymus in die Ausführungsgänge und sogar bis in die Leberfollikel selber nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ein normaler Vorgang ist“.

Bei anderen Molluskenformen sind diese Verhältnisse sozusagen auf den ersten Blick zu überschauen, indem hier schon allein auf Grund des viel einfacheren anatomischen Baues die Funktion der betreffenden Teile erschlossen werden kann.

So führt schon Krukenberg in seinen „Grundzügen einer vergleichenden Physiologie der Verdauung“ an, daß „bei einer großen Abteilung unter den Nacktschnecken (den Aeolidiern) und auch bei anderen Species (z. B. bei *Tethys fimbria* und *leporina*) das Darmrohr eine oft ansehnliche Zahl seitlicher Taschen trägt, welche sich in die papillenartigen Fortsätze, die den Körper des Tieres außen garnieren, hineinerstrecken. Man weiß seit lange, daß in diese Taschen Speisebrei gelangt, und Krukenberg behauptete direkt, daß in denselben auch wirklich verdaut wird; er schlug deshalb vor, sie mit

Rücksicht auf ihre Funktion als „Hepatointestinalkanäle" zu bezeichnen (vgl. A. LANG, Lehrb. d. vergl. Anat., p. 772 f.).

Eine ungewöhnlich große Entwicklung erreicht, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, die Verzweigung der Mitteldarmdrüse bei *Caliphylla*, einer zu den Ascoglossen gehörigen Nacktschnecke, bei der sich das Eindringen von Nahrungsbestandteilen (Chlorophyllkörper) bis in die feinsten Endzweige der Leber leicht nachweisen läßt (ebenso bei *Hermaea*). Die mechanische Kraft, welche dies bewirkt, ist hauptsächlich in den Kontraktionen des sehr muskulösen Kropfes gegeben. Es war schon davon die Rede, daß die im flüssigen Inhalt der Kanäle schwimmenden Chlorophyllkörper allmählich von den auskleidenden Epithelzellen aufgenommen werden, ein Vorgang, der durch die Kontraktionen der Gänge und das dadurch bewirkte Hin- und Herströmen der Flüssigkeit wesentlich unterstützt wird. Daß die ins Innere der Zellen gelangten Chromatophoren hier nun wirklich verdaut werden, läßt sich mit Sicherheit erweisen. Wenn man die Körner im Lumen der Gänge oder kurz nach ihrer Einschließung untersucht, so zeigen sie zunächst kaum eine Veränderung gegenüber dem Aussehen in den Algen. Dennoch sind sie nicht immer völlig intakt und erscheinen oft kugelig statt, wie normal, ellipsoidisch. „Einige Stunden nach der Zelleinverleibung ist dort, wo sie nicht gar zu gedrängt liegen, das Grün vergilbt und das Pyrenoid bei vielen unscharf geworden, verkleinert und rundlich. Zugleich vergrößert sich gewöhnlich der umgebende helle Raum, und oft sieht seine Wand aus, als werde von ihm aus die Substanz der Chromatophoren zerfressen. Wird das Tier an einer Nahrungsaufnahme verhindert, so sind nach einem Tage auch in den Geflechten sämtliche Chloroplasten in diesem Zustande der Desorganisation; je dichter sie aber liegen, desto langsamer schreitet im allgemeinen die Veränderung fort. Bei dieser entwickelt sich allmählich auch die Fähigkeit, Osmiumsäure stark zu reduzieren, doch nicht bei allen Körperchen. Manche werden in dem geschilderten Zustand ausgestoßen." Körperchen von gleichem Reduktionsvermögen finden sich auch überwiegend im Inhalt des Enddarmsackes, dessen Epithelzellen vielfach Fetttropfen von wechselnder Größe einschließen. K. BRANDT hat die Ansicht geäußert, es möchten auch bei den Mollusken die grünen Körper in den Leberzellen parasitische Algen sein, welche den Tieren durch ihre Assimilationstätigkeit Nutzen bringen, doch kann nach dem Mitgeteilten kein Zweifel sein, daß diese Auffassung im gegebenen Falle unzutreffend ist, daß es sich vielmehr hier um einen typischen Fall von intracellularer Verdauung handelt.

Es werfen diese Beobachtungen vielleicht auch Licht auf die merkwürdige Tatsache des Fehlens proteolytischer Enzyme im Lebersekret der Landpulmonaten (*Helix*), trotz nachweisbarer Verdauung und Assimilation fester Eiweißkörper. Es scheint, daß es sich bei vielen Schnecken um ganz ähnliche Vorgänge handelt, wie bei Cölenteraten: ungelöstes Eiweiß kann nur verdaut werden, wenn es, in die Leber eindringend, hier mit Zellen bestimmter Art in direkte Berührung kommt. Von diesem Gesichtspunkte aus wäre eine Untersuchung des Preßsaftes von Schneckenlebern von großem Interesse.

Auch bei *Helix* gelingt es, das Einströmen von Flüssigkeit mit Nahrungspartikeln in die großen von außen

sichtbaren Leberausführungsgänge direkt zu beobachten. Legt man bei einer lebenden Schnecke nach Entfernung des Gehäuses Magen, Darm und Leber bloß, so daß an der konkaven Unterfläche des großen unteren Leberlappens der Ausführungsgang mit seinen beiden ersten Hauptästen sichtbar wird, so sieht man bei längerer Beobachtung durch die dünnen, durchscheinenden Wände hindurch, wie von Zeit zu Zeit, oft ruckweise größere und kleinere Nahrungsbröckel durch eine plötzlich entstehende Flüssigkeitsströmung in das Innere der Drüse hineingetrieben werden. Manchmal tritt bald darauf eine Gegenströmung auf, durch welche die Partikel wieder magenwärts verschoben werden, um im nächsten Augenblick mit verstärkter Gewalt vorwärts zu strömen. In anderen Fällen bemerkt man ein gleichmäßiges, ziemlich langsames Vorrücken der Inhaltsmassen des stark gefüllten Ganges, wobei nur zeitweise kurze Anstöße zu einer gegenläufigen (magenwärts gerichteten) Bewegung zu bemerken sind.

Es kann nicht bezweifelt werden, daß es sich hier um Erscheinungen handelt, welche durch Kontraktion resp. Erschlaffung jenes Darmabschnittes bedingt sind, in welchen beide Hauptausführungsgänge der Leber einmünden und dessen höchst merkwürdiger Bau im folgenden noch zu besprechen sein wird. Wenn man die äußerst heftigen Kontraktionen des Schneckenkörpers sieht, welche durch das Abbrechen der Schale und die darauf folgende Präparation bedingt sind, könnte man wohl auf den Gedanken kommen, daß das Eindringen von Mageninhalt in die Leber nicht sowohl ein normaler, physiologischer Vorgang ist, sondern daß es sich vielmehr um ein durch die krampfhaften Bewegungen des Tieres verursachtes Hereinpressen des Nahrungsbreies handelt. Indessen läßt sich leicht zeigen, daß an der Sache nichts geändert wird, wenn man das Tier vor der Präparation in der von den Zoologen geübten Weise betäubt und erstickt.

Es kommen ferner auch noch folgende Tatsachen in Betracht. Hat man eine lebende Schnecke (*H. pomatia*) in der angegebenen Weise präpariert und ist der an der konkaven Unterfläche des zurückgeschlagenen großen Leberlappens gut sichtbare untere Ausführungsgang nicht zu sehr mit Chymus gefüllt, so sieht man, wenn Mehlbrei verfüttert wurde, häufig auch Stärke in entgegengesetzter Richtung, d. h. aus der Leber heraus, magenwärts wandern, und zwar handelt es sich dabei meist um schmale, rein weiße Züge und Streifen, welche längs der Innenfläche der durchscheinenden zarten Wand des Ausführungsganges in rinnenförmigen Vertiefungen zwischen Wülsten der Schleimhaut mit ganz gleichmäßiger Geschwindigkeit herabgleiten. Schon der ganze Charakter der Bewegung läßt auf Flimmerung als Ursache derselben schließen, und in der Tat erweist sich die ganze Innenfläche der Ausführungsgänge mit Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Tätigkeit an ausgeschnittenen und ohne Zusatz flach ausgebreiteten Gangstücken sehr schön zu sehen ist.

Schon Barfurth hebt die weitgehende Uebereinstimmung hervor, welche zwischen dem Bau der Leberausführungsgänge und jenem des Darmes besteht. Er findet die Wand der ersteren „reich an Muskelfasern, zirkulären und longitudinalen; das die Wand im Innern auskleidende Epithel besteht fast ausschließlich aus Flimmerzellen,

zwischen denen sich nur wenige Schleimzellen in der bekannten Flaschenform finden. Eigentümlich ist es, daß die letzteren im Sommer zur Zeit lebhaften Stoffwechsels entschieden zahlreicher sind, als im Winter nach langem Fasten.“ BARFURTH erwähnt dann die vorspringenden Wülste der Schleimhaut und weist schließlich darauf hin, „daß der histologische Bau des Leberausführungsganges mit dem des Darmes viele Aehnlichkeiten hat: die muskulöse Wand, die Zotten, das Flimmerepithel und die Schleimzellen sowie die ganze Art, wie der Ausführungsgang in den Darm übergeht, demonstrieren an diesem Beispiel sehr schön, daß die Mitteldarmdrüsen der Mollusken Differenzierungen der Darmwand sind, aus der sie als Ausbuchtungen, durch Wucherungen des Entoderms eingeleitet, entstehen“ (BARFURTH, 4, p. 504).

Man wird kaum zweifeln können, daß der Flimmerstrom in den Leberausführungsgängen dem Zwecke dient, die ungelösten Nahrungsbestandteile, welche etwa ins Innere der Drüse gelangt sind und dort nicht weiter verändert wurden, wieder herauszubefördern. Eine wesentliche Unterstützung dieser Vorgänge wird man in dem Umstande erblicken müssen, daß das Lebergewebe selbst in hohem Grade kontraktil ist.

Anatomisch ist das Vorhandensein von Muskeln in der Schneckenleber seit lange bekannt. Schon LEYDIG (119) hatte das Vorkommen von glatten Muskeln „sowohl im Bauchfellüberzug der Leber als auch zwischen den Follikeln“ bei *Paludina vivipara* konstatiert. Bei *Arion* gelang BARFURTH der gleiche Nachweis. Man kann „Leberläppchen in Alkohol oder auch einer anderen geeigneten Flüssigkeit härten und dann in toto oder auch in schon fertigen Schnitten mit Alaunkarmin nach GRENACHER oder Pikrokarmin nach RANVIER färben; es treten dann die spindelförmigen oder elliptischen Kerne deutlich hervor“. Auch bei *Helix* schickt, wie man sich leicht überzeugen kann, die die konvexe Seite der Leber umhüllende Membran „bindegewebige und muskulöse Fortsätze in die Lebersubstanz hinein, und man sieht dieselben oft bis tief zwischen die Follikel sich erstrecken“ (BARFURTH). An der konkaven Fläche existiert eine besondere Membran, „die nach außen zu aus bindegewebigen Elementen und nach der Leber zu hauptsächlich aus Muskelfasern gebildet wird“.

Mit voller Sicherheit kann man sich am lebenden Organ von dem Vorhandensein von Muskeln überzeugen. Beobachtet man an einer in voller Verdauung begriffenen Schnecke (*H. pomatia*) mit der Lupe die Oberfläche der bloßgelegten Leber, so sieht man in der Regel einige Zeit nach der Präparation ganz deutlich ein eigentümliches, dem Blasenwerfen auf einer im Sieden begriffenen, zähen, teigartigen Masse vergleichbares Schauspiel. Die einzelnen Acini kontrahieren sich und erschlaffen wechselweise, wodurch an zahllosen Punkten kleine Grübchen einsinken, während sich unmittelbar darauf dieselben Stellen wieder etwas vorwölben. Auch scheinen durch Kontraktion der Wand von intrahepatischen Ausführungsgängen größere Flächengebiete gleichzeitig einzusinken, während sich andere erheben, so daß oft der Eindruck einer wellenförmig fortschreitenden Kontraktion entsteht.

Dieses Spiel läßt sich an der freipräparierten Leber, ja selbst an

einzelnen abgeschnittenen Stücken stundenlang beobachten, am besten immer dann, wenn die Schnecken am Abend reichlich gefüttert und am nächsten Vormittag (nach etwa 12—20 Stunden) untersucht werden. An Hungertieren fehlen diese eigentümlichen Bewegungserscheinungen entweder ganz oder sind höchstens spurweise hier und da angedeutet. Es scheint nicht, daß dieselben schon irgendeinmal gesehen wurden, obschon das Phänomen unter günstigen Umständen überaus auffallend und nicht leicht zu übersehen ist.

Dagegen hat schon vor längerer Zeit H. E. Ziegler (175) an Embryonen von *Cyclas cornea* rhythmische Kontraktionen der dem Darm seitlich anliegenden Lebersäcke beobachtet, welche ursprünglich kugelig runde Ausstülpungen der Magenwand sind, später aber durch Einkerbungen in zahlreiche Läppchen zerfallen. In jenem Stadium nun sah Ziegler zuweilen „rhythmische Kontraktionen in der Art, daß nach Intervallen von etwa 13 Sekunden der eine und dann sogleich darauf auch der andere der beiden Lebersäcke sich rasch zusammenzog und langsamer wieder ausdehnte. Es sind ohne Zweifel die den Lebersäcken anliegenden Mesenchymmuskelzellen, welche diese Bewegungen bewirken". Solche Kontraktionen wurden, wie Ziegler anführt, auch schon von Lovèn bei marinen Lamellibranchiern und von Fol bei Pteropoden gesehen.

Die funktionelle Bedeutung dieser eigenartigen Kontraktionserscheinungen liegt nun offenbar darin, daß sie einerseits die Wirkungen des Flimmerstromes kräftig unterstützen und feste Partikel, welche etwa ins Innere der nicht flimmernden Alveolen gelangt sind, aus diesen in die flimmerndern Ausführungsgänge befördern, andererseits aber und wohl hauptsächlich darin, daß auf diese Weise der die eigentlichen Alveolarzellen umspülende flüssige Inhalt in beständiger Bewegung erhalten und fortdauernd erneuert wird. Endlich wird natürlich auch während der eigentlichen Sekretionsperioden die Fortschaffung des in das Lumen der Alveolen ergossenen spezifischen Sekretes (Magensaft) dadurch wesentlich befördert werden.

Es leuchtet ein, daß dieser letztere Vorgang keineswegs die Hauptsache sein kann, denn man findet eine so entwickelte Kontraktilität und einen so komplizierten Muskelmechanismus kaum bei anderen typischen Drüsen, welchen keine andere Funktion zukommt als eben nur die, Sekret zu bereiten und auszuscheiden. Dagegen erscheint alles sofort in einem anderen Lichte, wenn man von der Vorstellung ausgeht, daß der Schneckenleber, abgesehen von ihrer Bedeutung als Sekret bereitendes Organ, auch noch die weitere Aufgabe zukommt, der Resorption gelöster Nährstoffe zu dienen. Dann wird die Kontraktilität der Acini und Ausführungsgänge nicht nur verständlich, sondern sie erscheint sogar als eine überaus zweckmäßige Einrichtung im Dienste der Aufnahme von Nährstoffen.

Entscheidend für die hier in Betracht kommende Frage ist vor allem der Umstand, daß sich in einem bestimmten Abschnitt des Darmes besondere anatomische Einrichtungen nachweisen lassen, welche offenbar speziell dem Zwecke dienen, den flüssigen Inhalt des Magens und eventuell darin aufgeschwemmte feste Partikel in das Innere der Leber zu leiten resp. aus derselben wieder in den Darm zu befördern.

Es ist merkwürdig und bezeichnend für die rein morphologische Richtung der heutigen Zoologie, wie wenig der überaus komplizierte und auffallende Bau des sogenannten Blindsackes, d. h. der knieförmigen, ziemlich stark erweiterten Umbiegungsstelle des Schneckendarmes, die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat, selbst nachdem H. M. GARTENAUER (73) eine sehr eingehende und völlig zutreffende Beschreibung der betreffenden Verhältnisse geliefert hatte. Bei *Helix* liegt der ziemlich große Blindsack tief in die Leberlappen eingesenkt und bildet in gewissem Sinne die Grenze zwischen Magen und Darm. Aeußerlich betrachtet, liegt die Einmündungsstelle des ersteren der Oeffnung, welche in den Darm führt, gerade gegenüber, und zwischen beiden befinden sich wieder in Gegenstellung die Mündungen der zwei großen Leberausführungsgänge. Von größtem Interesse sind nun aber gewisse Falten und Wulstbildungen der Schleimhaut im Inneren des Blindsackes, welche sofort erkennen lassen, daß es sich hier um ganz spezielle Differenzierungen handelt, durch welche gerade dieser Darmabschnitt eine besondere funktionelle Bedeutung erhält.

Es ist am zweckmäßigsten, die zu untersuchenden Tiere (am besten *H. pomatia*) vorher recht stark mit Mehlteig zu füttern, so daß der Magen, Blindsack und Darm vollkommen mit Nahrungsmasse gefüllt erscheinen. Wird dann nach Entfernung der Schale das ganze Tier in starkem Alkohol erhärtet, so läßt sich nachher mit der gehörigen Vorsicht ohne Schwierigkeit Leber, Magen und Darm mit dem in der ersteren eingebetteten Blindsack präparieren, und man kann nun entweder den Versuch machen, den letzteren in eine Reihe von Serienschnitten zu zerlegen, um aus der nachträglichen Kombination derselben ein Bild von der Lage der Teile zu erhalten, oder, was viel vorteilhafter schien, man begnügt sich, die konvexe Kuppe des Blindsackes abzukappen und so nach sorgfältiger Entfernung des etwas erhärteten Inhaltes bequemen Einblick ins Innere bei völlig normaler Lage der Teile zu gewinnen.

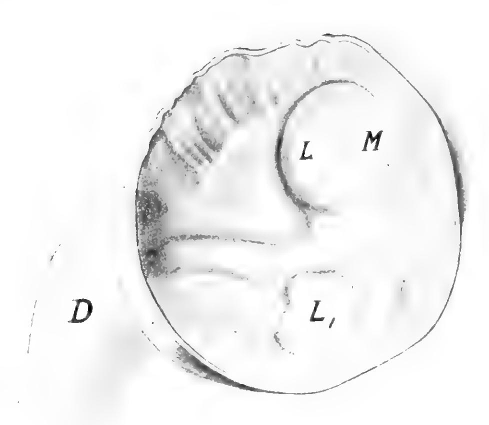


Fig. 311. *Helix pomatia.* Blindsack (Coecum) des Mitteldarmes, abgekappt, um Einblick ins Innere zu gewinnen (nach BIEDERMANN und MORITZ).

Fig. 311 stellt ein derartiges Präparat bei schwacher Vergrößerung dar, und man erkennt sofort, daß das zuführende Magenrohr (*M*) mit dem Anfangsstück des Mitteldarmes (*D*) unter so spitzem Winkel zusammenstößt, daß ein direkter Uebertritt von Inhaltsmassen aus dem einen Abschnitt in den anderen schon dadurch wesentlich erschwert, beziehungsweise verzögert werden muß. Denkt man sich das ganze System von einer Flüssigkeit durchströmt, so würde der Blindsack offenbar eine ähnliche Rolle spielen wie etwa eine aneurys-

matische Erweiterung einer Arterie, und es würde zu einer Wirbel- und Strudelbildung in demselben kommen. Ein wesentliches Hindernis für den direkten Uebergang des oft breiigen Mageninhaltes in den Darm liegt dann weiter auch in der wall- oder sattelartigen Erhebung, welche sich, gerade der Umbiegungsstelle entsprechend, zwischen beiden Mündungen an der Basis des Blindsackes ins Innere desselben hervorwölbt. Dicht vor diesem Wall mündet rechtwinklig zur Achse des Magenrohres in dieses selbst (nicht eigentlich in den Blindsack) der sehr weite Ausführungsgang des unteren Leberlappens (L), so daß ohne weiteres klar wird, wie namentlich flüssiger Inhalt des Magens zunächst und viel leichter in den Lebergang eindringen wird als in den Mitteldarm, zumal wenn außerdem, wie wir es mehrfach fanden, die Mündung des Magenrohres erheblich verengt ist. Es erscheint nicht ausgeschlossen, obschon es sich natürlich kaum direkt wird beobachten lassen, daß dieser Zugang zum Blindsack resp. zum Darm sich durch Kontraktion der Muscularis an der betreffenden Stelle zeitweise so weit verengt, daß fast alles, was vom Magen herkommt, in die Leber eindringt. Jedenfalls erscheint es aber leicht verständlich, daß unter der Voraussetzung einer abwechselnden Kontraktion und Erschlaffung verschiedener Partien des Blindsackes und der in ihn mündenden Abschnitte des Magens und Darmes eine sehr feine Regulierung der Bewegung der flüssigen oder breiigen Inhaltsmassen ermöglicht wird. So wird eine Kontraktion des Blindsackes selbst einen Teil des Inhaltes notwendig auch in den kaum minder geräumigen Ausführungsgang des oberen Leberlappens (L_1) treiben müssen, und werden hierzu gar nicht einmal irgend erhebliche Muskelwirkungen erforderlich sein, da auch die intrahepatischen Ausführungsgänge anfangs noch sehr weit und mit Muskeln ausgestattet sind, durch deren Zusammenziehung die Vorwärtsbewegung des flüssigen Inhaltes noch wesentlich unterstützt werden dürfte. Aber selbst wenn man von jeglicher Mitwirkung der in der Wand des Magenblindsackes, des Darmes und der Lebergänge vorhandenen Muskeln absehen wollte — wozu um so weniger Grund vorliegt, als man an der bloßgelegten Leber direkt das oft plötzliche, gewiß nur durch Muskelwirkung verursachte Einströmen von Chymus beobachten kann —, würde, wie ein Blick auf die beigegebene Figur ohne weiteres erkennen läßt, dennoch notwendig Magendarminhalt in die Leber eintreten müssen.

Gewisse später noch zu erwähnende Erfahrungen scheinen mit ziemlicher Bestimmtheit darauf hinzuweisen, daß unter Umständen auch Teile des Chymus, welche bereits in den Darm gelangt sind, resp. Lebersekret, welches etwa aus dem oberen Gang direkt in den Darm abgeflossen war, wieder magenwärts oder wenigstens in den Blindsack getrieben werden und dabei ohne Zweifel zum großen Teil in den oberen Leberausführungsgang gelangen. Die anatomischen Verhältnisse sind mit Rücksicht auf derartige rückwärts strömende Massen ganz analog wie in bezug auf den in entgegengesetzter Richtung bewegten Mageninhalt. Wie dort, stellt sich denselben auch hier sozusagen ein Wall entgegen, vor welchem sich unmittbar der Zugang zur Leber öffnet.

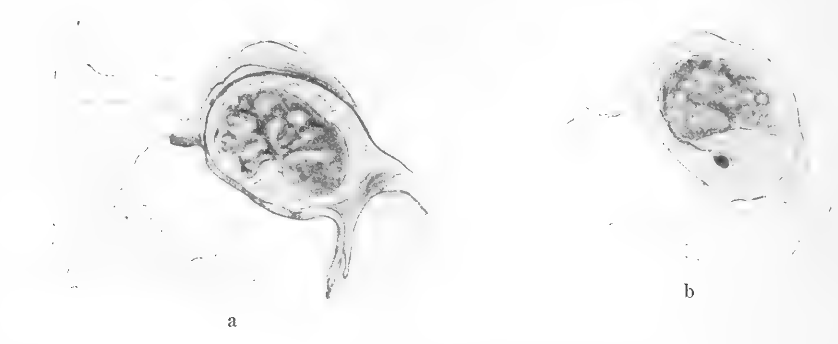
Eine besondere Beachtung verdient schließlich noch jene eigentümliche tiefe Rinne, welche, im Blindsack beginnend, sich darmwärts weithin erstreckt. Dadurch erhält der Darm im Innern auf weite

Strecken eine so auffallende Reliefbildung, daß es in der Tat in hohem Grade überraschen muß, wie derart in die Augen springende Strukturverhältnisse selbst nach GARTENAUERS genauer Beschreibung immer noch gänzlich unbeachtet bleiben konnten. So erwähnt YUNG dieselben in seiner Monographie mit keinem Worte, obschon er den Darm auch in Querschnitte zerlegte und über die einzelnen Schichten ziemlich detaillierte Angaben macht. Aber selbst ohne vorhergehende anatomische Untersuchung wird man wenigstens bei *H. pomatia* schon durch eine etwas genauere Betrachtung der entleerten Exkremente — und auch eine solche hat YUNG wiederholt vorgenommen — zu der Vermutung geführt, daß im Darm irgendwo besondere Strukturverhältnisse gegeben sind, als deren Ausdruck jene oben schon geschilderte Beschaffenheit der ausgeschiedenen Kotmassen gelten muß.

Da diese, wie erwähnt, fast ausnahmslos einen vielfach gewundenen, schmalen, von einer besonderen Schleimhülle umgebenen und im Innern mit fein verteilten Nahrungspartikeln gefüllten Schlauch enthalten, dessen Durchmesser stets viel kleiner ist als jener des Darmes, so hatten wir zunächst an die Ausführungsgänge der Leber gedacht. Da diese aber nur wenig enger sind als der Darm selbst, so entfällt natürlich sofort jede Möglichkeit, daß die schmalen Schläuche etwa in jenen geformt sein könnten.

Betrachtet man bei einer tüchtig mit Stärke (Mehl) gefütterten Schnecke nach Freilegung der Leber das vom Blindsack abgehende Darmstück von außen, so fällt sofort ein besonders intensiv weiß gefärbter Streif auf, welcher deutlich durch die Darmwand durchschimmert und dessen Breite etwa dem der schmalen Schläuche in den Exkrementen entspricht. Schneidet man hierauf den Darm vorsichtig auf, so überzeugt man sich leicht, daß der weiße Streif durch eine tiefe Schleimhautrinne hervorgebracht wird, welche sich vom Blindsack aus in den Darm fortsetzt und sich hier nun vollständig mit einer von dem übrigen Darminhalt scharf gesonderten wurstförmigen Stärkemasse erfüllt zeigt, die sich, anfangs gerade verlaufend, später vielfach zusammengeschoben und geschlängelt, durch den ganzen Rest des Darmes verfolgen läßt und ohne jeden Zweifel schließlich die schmalen Schläuche der Exkremente bildet. In den oberen Abschnitten des Darmes ist diese zierliche Stärkeschnur noch ganz weich und leicht zerstörbar, eine festere Schleimhülle erhält sie offenbar erst beim langsamen weiteren Vorrücken im Endteil des Darmes. Betrachtet man nun an einem in der oben beschriebenen Weise hergerichteten Blindsackpräparat die Ursprungsverhältnisse der Darmrinne, so erkennt man leicht, daß sie in engster Beziehung zu den beiden großen Leberausführungsgängen steht, indem sowohl vom oberen wie vom unteren je eine breite flimmernde Furche in jene tiefe Auskehlung der Darmschleimhaut einmündet, so daß infolge der nach dem Darm hin gerichteten Flimmerung alle festen Teilchen, welche entlang der Wand der Lebergänge abwärts gleiten, schließlich in jene Darmrinne gelangen müssen. Diese ist anfangs weit offen, schließt sich aber weiterhin gar nicht selten fast völlig zu einem hohlen Kanal, indem die eine viel höhere Schleimhautfalte sich so weit seitlich umbiegt, daß die freien Ränder beider Wülste einander unmittelbar berühren und so eine dünne Röhre formen, welche sozusagen einen besonderen kleinen Darm in der Wand des großen darstellt. In jedem solchen Falle sieht man entlang der Innenfläche des aufgeschnittenen

leeren Darmes einen rundlichen, von Epithel überkleideten Wulst hervorragen, dessen Inneres von einem deutlichen Hohlraum durchzogen ist, der, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, eine überaus lebhafte Flimmerung erkennen läßt. Der Eindruck, daß es sich hier um einen völlig geschlossenen Kanal handelt, ist dann oft so täuschend, daß es nur bei Untersuchung von Querschnitten gelingt, sich von dem wahren Sachverhalt zu überzeugen. Solche sind überhaupt sehr instruktiv für die hier in Betracht kommenden Verhältnisse und lassen sich am vorteilhaftesten bei reichlich gefütterten Tieren mit vollgefülltem Darm nach vorgängiger Härtung in Alkohol



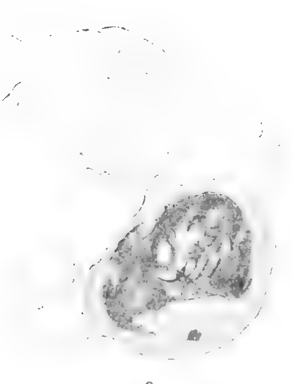


Fig. 312. *Helix pomatia*. Aufeinanderfolgende Querschnitte des gefüllten Darmes jenseits des Coecums. Man erkennt die verschiedene Entwicklung der durch die beiden Schleimhautfalten gebildeten Rinnen (nach Biedermann und Moritz).

anfertigen. Man erkennt dann, daß nicht nur in verschiedenen Abschnitten des Darmes bei einem und demselben Tier Form und Lage der Schleimhautwülste wechselt, sondern daß auch verschiedene Individuen sich in dieser Beziehung sehr verschieden verhalten. Während bei den einen, wie schon erwähnt, die Rinne sich streckenweise fast völlig zum Kanale schließt, so daß der Inhalt derselben nun tatsächlich ganz ohne jeden Zusammenhang mit dem übrigen Inhalt des Hauptdarmes steht, bleibt sie in anderen Fällen allenthalben offen, und besteht daher anscheinend ein dauernder Zusammenhang zwischen Darm- und Rinneninhalt (Fig. 312a, b, c). Der besondere Charakter des letzteren prägt sich nicht nur in dem „feineren Korn" seiner Bestandteile, sondern vielfach auch in einer anderen Färbung aus. Dies macht sich (bei *H. pomatia*) besonders dann bemerkbar, wenn der Nahrungsmasse (Mehlbrei oder Mehlteig) unlösliche oder schwerlösliche, fein verteilte Pigmente beigemischt werden (Tusche, Lackmuspulver, Karmin). Man findet dann unter Umständen sowohl in den entleerten Exkrementen wie im Darminhalt selbst die schmalen Würstchen fast rein weiß und nur aus Stärke bestehend, während die umgebende Hauptmasse reichlich Pigment enthält und daher intensiv gefärbt erscheint. Es entstehen so an der Oberfläche des

festen Darminhaltes zierlich geschlängelte, weiße Figuren, und auch der Längsschnitt gewinnt bei Alkoholpräparaten ein eigentümlich geflammtes Aussehen, indem der vielfach gewundene weiße Faden an zahlreichen Stellen quer, schräg und längs getroffen wird. In anderen Fällen wieder erscheint umgekehrt der Inhalt der Darmrinne viel stärker gefärbt als der übrige Darminhalt, hebt sich aber darum nicht minder scharf von diesem ab. Beides beruht auf dem Umstande, daß verschieden große, ins Innere der Leber eingedrungene feste Teilchen durch das Flimmerepithel der Gänge offenbar mit verschiedener Geschwindigkeit wieder herausbefördert werden, um schließlich in der großen Darmrinne als kompakte Masse vorzurücken. Dies zeigt sich in einer oft sehr auffälligen Weise an Durchschnitten der in Alkohol gehärteten Leber von Schnecken, welche mit durch Karmin oder Lackmus gefärbtem Mehlbrei reichlich gefüttert wurden; man findet dann in einem gewissen Stadium der Verdauung das ganze System der Leberausführungsgänge bis in die feinsten Verzweigungen gefüllt, doch macht sich bezüglich der Färbung der Füllmasse ein ganz auffallender Unterschied zwischen den großen und den kleineren Gängen bemerkbar, indem die ersteren lebhaft rot oder blau, die letzteren dagegen so gut wie farblos (weiß) erscheinen. Dies kann wohl nur so gedeutet werden, daß die kleineren Farbstoffpartikel aus den Endverzweigungen der Gänge schneller durch den Flimmerstrom fortgeschafft werden als die großen schweren Stärkekörner. So kann es geschehen, daß während einer gewissen Zeit nach der Fütterung der aus der Leber stammende Inhalt der Darmrinne intensiver gefärbt erscheint als der übrige Darminhalt, später aber gerade umgekehrt ganz farblos wird. Wie leicht übrigens der flüssige Inhalt des Magens in das System der Leberausführungsgänge eindringt, läßt sich auch direkt durch Injektionsversuche erweisen, und sind derartige Experimente sogar zu physiologischen Zwecken zu verwerten. Mittels einer in den Magen eingebundenen Kanüle kann man ohne jede Schwierigkeit Stärkebrei oder sonst ein Gemenge von ähnlicher Konsistenz bis in die Alveolen der Leber eintreiben, ohne daß es nötig wäre, den Darm vorher zu unterbinden. Da die Zellen der Leber sicher noch lange Zeit nach Freilegen des Organes funktionsfähig bleiben, so ist damit die Möglichkeit gegeben, Resorptionsversuche ganz unabhängig von der freiwilligen Nahrungsaufnahme der Tiere anzustellen.

Man wird nach dem Mitgeteilten wohl kaum noch zweifeln können, daß es sich bei dem geschilderten eigentümlichen Bau des aus dem Blindsack entspringenden Mitteldarmes um eine Einrichtung handelt, welche vor allem dem Zwecke dient, etwa mit dem flüssigen Mageninhalt in die Leber eingedrungene feste Nahrungsbestandteile rasch wieder zu entfernen, während gleichzeitig der Weg für das Nachrücken weiterer Anteile des Chymus, eventuell auch aus dem Anfang des Mitteldarmes, offen steht.

Damit ist aber zugleich auch ein überzeugender Beweis geliefert dafür, daß das Einströmen von flüssigem Magen- (eventuell auch Darm-)Inhalt in die Ausführungsgänge der Leber und dessen Vordringen bis in die feinsten Endverzweigungen der letzteren keineswegs ein nur gelegentliches zufälliges Vorkommen darstellt, sondern daß es sich dabei um eine physiologische Notwendigkeit handelt, indem, wie noch gezeigt werden soll, die Leber so

gut wie ausschließlich der Resorption gelöster Nahrungsbestandteile dient und dieselben zu einem guten Teil auch in entsprechender Form speichert.

Auch bei *Aplysia* finden sich ähnliche mechanische Einrichtungen im Darm (Klappenbildungen), welche den Eintritt des Nahrungsbreies in die Leber garantieren (Enriques).

Das Fett der Leber. Der unmittelbarste, sichtbare Beweis für die Bedeutung der Mitteldarmdrüse als Resorptionsorgan ist wohl in dem reichlichen Auftreten von Fett im Innern der Resorptions- und Kalkzellen bei *Helix* gegeben.

Füttert man *H. pomatia* oder noch besser *H. hortensis* mit einem Gemenge von Mehl und Rahm, welches nach mehrtägigem Hunger reichlich aufgenommen wird, so überzeugt man sich an Osmiumpräparaten leicht, daß im Magenkanal sowie in den Lebergängen zwar massenhaft Stärkekörner sich finden, dagegen kein unverändertes Fett oder höchstens Spuren davon. Ebensowenig lassen sich Fetttröpfchen innerhalb des flimmernden Darmepithels oder in den Schleimzellen nachweisen.

Auf Grund der durchaus negativen Befunde darf man wohl mit einiger Berechtigung schließen, daß im Magen und im eigentlichen Darm eine irgend erhebliche Aufnahme von Fett nicht erfolgt. Dagegen ließ sich an mit Fett gefütterten Schnecken ausnahmslos schon nach wenigen Stunden konstatieren, daß gewisse Zellen der Leber, und zwar Barfurths „Leberzellen“ (unsere „Resorptionszellen“), sowie auch die Kalkzellen reichlich Fett enthalten (Fig. 299). Es läßt sich ferner auch ohne Mühe feststellen, daß zwischen der Menge von Fett und der Länge der nach der Fütterung verflossenen Zeit eine ganz unverkennbare Beziehung besteht, obschon sich die einzelnen Individuen in dieser Hinsicht keineswegs ganz gleichartig verhalten, so daß es kaum möglich erscheint, allgemein gültige Angaben zu machen. Wahrscheinlich werden sich auch bei weiterer Untersuchung Unterschiede zwischen Sommer- und Wintertieren herausstellen. Bei im Spätherbst angestellten Fütterungsversuchen mit *H. hortensis* fanden sich die ersten Stadien der Fetteinlagerung in den Resorptionszellen der Leber meist nach 3 bis 6 Stunden. Die Fetttröpfchen sind anfangs außerordentlich klein und auch nicht sehr tief schwarz, sondern mehr bläulichgrau gefärbt, so daß sie nur an ganz dünnen, mit Nelkenöl aufgehellten Schnitten der nach dem Altmann-Krehlschen Verfahren mit Osmium behandelten Leber deutlich zu sehen sind. Sie liegen dann in der Regel in der Umgebung der rundlichen Vakuolen oder Waben, welche, wie oben bemerkt wurde, für die in Rede stehenden Zellen so charakteristisch sind. Nach der schmal zulaufenden Basis derselben hin ordnen sich die Tröpfchen sehr oft in zierliche Reihen, welche ohne Zweifel die Wege markieren, auf denen jene die Zellen schließlich verlassen, um sich hauptsächlich in den Kalkzellen, zum Teil aber auch im interalveolären blasigen Bindegewebe anzuhäufen. Sie erscheinen dann indes schon tief schwarz gefärbt, während die Fettkörnchen in dem vorderen keulenförmigen Teil der Resorptionszellen alle Abstufungen vom hellen Grau bis zum tiefen Schwarz erkennen lassen, wie dies Krehl bei Anwendung des gleichen Verfahrens auch an fetthaltigen Darmepithelien der Wirbeltiere beobachtete.

Man kommt so zu der Anschauung, daß es sich bei der Fettresorption nicht sowohl um eine Einlagerung von reinem Fett in die betreffenden Zellen, sondern vielmehr um eine Art von Infiltration von neugebildetem Fett in eine andersartige, geformte Grundsubstanz handelt.

Wie beim Darmepithel der Wirbeltiere, so bleibt auch im vorliegenden Falle der dem Lumen zugewendete Saum der betreffenden Zellen von Fetteinlagerungen ganz frei, welche im allgemeinen nach der Basis hin dichter gedrängt liegen. Hat die Fetteinlagerung (nach etwa 10—20 Stunden) ihren höchsten Grad erreicht, so erscheinen etwas dickere Schnitte einer mit Osmium behandelten Schneckenleber fast gleichmäßig schwarz und undurchsichtig, und nur an ganz dünnen Schnitten erkennt man die zahllosen Fettkügelchen, welche nun mit Ausnahme des vorderen Abschnittes den ganzen Zellkörper ziemlich gleichmäßig erfüllen. Ein Zusammenfließen der einzelnen kleinen Kügelchen zu größeren Fetttropfen, wie es beim Darmepithel der Wirbeltiere in späteren Stadien der Fettresorption fast regelmäßig vorkommt, ist bei *Helix* nicht zu konstatieren. Dagegen finden sich in den entsprechenden Zellen von *Limax maximus* vielfach große Fettkugeln neben vielen kleineren.

Es wurde im vorstehenden schon mehrfach darauf hingewiesen, daß bei den Schnecken wahrscheinlich ebenso wie beim Mehlwurm das Fett nicht als solches, sondern nach vorgängiger Spaltung aufgenommen wird. Dafür spricht nicht nur der Umstand, daß in den ersten Stadien der Fetteinlagerung die einzelnen Tröpfchen oder Kügelchen sich Osmium gegenüber so auffallend verschieden verhalten, sondern auch die Tatsache, daß in den Alveolen der Leber kein unzersetztes Fett gefunden wird. Wir haben schließlich auch noch versucht, durch Fütterung mit gefärbtem Fett (Alkanna, Sudan III) womöglich einen direkten Beweis zu liefern. Das Resultat war dasselbe wie beim Mehlwurm: Hatten die Schnecken einen Teig aus Mehl und rot gefärbtem Oel oder Schmalz gefressen, so fand sich in den der Fettablagerung dienenden Zellen der Leber niemals gefärbtes, sondern stets nur farbloses Fett. Daß übrigens den Leberzellen, abgesehen davon, daß sie die sozusagen normale Synthese des Fettes aus seinen nächsten Spaltungsprodukten auszuführen vermögen, auch noch die weitere Fähigkeit zukommt, Fett aus Kohlehydraten (Zucker) zu bilden, darf wohl als weitere Stütze der geltend gemachten Anschauungen betrachtet werden.

Bei Schnecken (besonders *Limax*), welche nur mit in Wasser aufgeweichtem Schwarz- oder Weißbrot gefüttert worden waren, findet man eine fast ebenso reichliche Fetteinlagerung in den Resorptions- und Kalkzellen der Leber, wie bei solchen, die Fett gefressen hatten. Berücksichtigt man den geringen Fettgehalt jener Nahrungsmittel, so wird man kaum zweifeln können, daß hier ein Teil der resorbierten Kohlehydrate als Fett zur Ablagerung gelangt, während wohl die Hauptmasse in Glykogen übergeführt wird, welches bekanntlich bei *Helix* ganz vorwiegend in dem hier besonders reichlich entwickelten interalveolären Bindegewebe gespeichert wird.

So wie bei Wirbeltieren das in den Darmepithelien auftretende Fett weiterhin in das subepitheliale Bindegewebe der Zotten und

schließlich in das zentrale Chylusgefäß gelangt, so findet, wie es scheint, auch bei den Schnecken eine Wanderung des Fettes statt, indem sich dasselbe zunächst in den Kalkzellen und schließlich (bei *Helix* und *Arion*) auch in den eigentümlichen blasigen Bindegewebszellen nebst Glykogen anhäuft. Doch finden sich in diesen letzteren immer nur vereinzelte Körnchen, namentlich in der Peripherie der einzelnen Zellen. Gegen die Annahme, daß es sich hier etwa um Fett handelt, welches von den betreffenden Zellen selbst gebildet wurde, ließe sich vielleicht der Einwand machen, daß die mit Osmium sich schwärzenden Tröpfchen immer zuerst in den Resorptionszellen der Leberalveolen und später erst in den Kalkzellen und im Bindegewebe auftreten. Wie dem nun immer sein mag, jedenfalls dürfte es durch unsere Befunde als erwiesen gelten können, daß bei geeigneter Ernährung (Fette, Kohlehydrate) zwar in bestimmten Zellen der Leber, nicht aber in denen des Magendarmkanales reichliche Fettablagerung (resp. Fettbildung) und daher wohl auch Aufnahme (Resorption) derjenigen Stoffe stattfindet, aus welchen sich Fett bilden kann, sofern es nicht auch als solches resorbiert wird, was allerdings nicht eben wahrscheinlich ist.

Läßt man Schnecken hungern, so verschwindet das gespeicherte Fett nur außerordentlich langsam, wie es ja wohl dem trägen Stoffwechsel dieser Tiere entspricht. Man muß in der Regel mehrere Wochen (2–4) warten, wenn man mit einiger Sicherheit darauf rechnen will, die Leber fast oder ganz fettfrei zu finden. Immer verschwindet es zuerst aus den Resorptionszellen und zuletzt aus den Kalkzellen, welch letztere bei Osmiumbehandlung noch jene schon beschriebenen schwarzen Ringelchen erkennen lassen, wenn sonst nirgends mehr eine Spur von Fett nachweisbar ist (Fig. 300). Solche Individuen eignen sich natürlich am besten zu Fütterungsversuchen und sind auch in der Regel von uns benutzt worden.

Wenn man es durch die mitgeteilten Erfahrungen als bewiesen gelten läßt, daß die Fettaufnahme bei den von uns untersuchten Schnecken nicht im Darm, sondern in der Leber stattfindet, so wird es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß das gleiche auch bezüglich der anderen Nährstoffe (Eiweißkörper und Kohlehydrate) gilt. Hinsichtlich der Eiweißkörper sei hier an die schon oben erwähnte Beabachtung erinnert, daß nach Fütterung mit einem Gemenge von Mehl und mit Karmin gefärbtem, fein verteiltem Hühnereiweiß die Resorptionszellen der Leber an Alkoholpräparaten bisweilen ziemlich intensiv rot gefärbt sind.

Die Kohlehydrate der Leber. Was schließlich die Kohlehydrate betrifft, so haben schon die Untersuchungen Krukenbergs ergeben, daß in der Leber frisch eingesammelter Lungenschnecken (*Helix pomatia*, *Arion ater*) Glykogen enthalten ist, doch sollte es bei Nahrungsentziehung außerordentlich rasch schwinden. Hunger in der Dauer von 1—2 Tagen wäre angeblich ausreichend, um eine völlige Umwandlung des Leberglykogens in Zucker zu veranlassen, die sich mit Hilfe eines diastatischen Enzyms der Leberzellen vollziehe. Die Ungenauigkeit Krukenbergs ergibt sich zur Genüge aus der Angabe von Hammarsten, daß bei Weinbergschnecken, die im März aus dem Winterschlaf geweckt worden waren, noch

immer reichlich Glykogen (0,429 Proz.) in der Leber enthalten ist. Barfurth fand allerdings bei Schnecken, die ihren Winterschlaf vollendet hatten, kein Leberglykogen mehr und erklärt dies daraus, daß seine Versuchstiere wärmer gehalten worden waren, als die Hammarstens. Auch Yung gibt an, daß 4—5 Wochen nach Beginn des Winterschlafes das Glykogen aus der Leber verschwunden sei. Zur Sommerszeit genügt nach den übereinstimmenden Angaben von Barfurth und Yung eine Hungerperiode von 2—3 Wochen, um das Glykogen zum Verschwinden zu bringen. Barfurth hat bereits gezeigt, daß außer der Leber noch die verschiedensten Gewebe des Schneckenkörpers an der Speicherung von Glykogen sich beteiligen, wenngleich die Hauptmenge im interalveolären, parenchymatischen Bindegewebe der Leber und anderer Organe abgelagert wird. Bei reichlicher Fütterung fand es Barfurth auch im Darmepithel, sowie in den Fermentzellen („Sekretzellen"), ja sogar innerhalb der Sekretbläschen, und im Epithel der Leberausführungsgänge bis in deren feinste Verzweigungen hinein. Im Darm von *Limax variegatus* fand Barfurth nach 3-tägiger Brotfütterung 1,6 Proz., in den Lebern verschiedener Schneckenarten dagegen 3,4—6,4 Proz. Glykogen.

Zu viel niedrigeren Werten (1,72—1,75 Proz.) gelangte Hammarsten bei Untersuchung frisch eingesammelter Exemplare von *Helix pomatia* (im Herbst), was wohl auf die Verschiedenheit der Nahrung (Barfurth hatte seine Schnecken mit Brot gefüttert) zu beziehen sein dürfte. Der hohe Glykogengehalt des Darmes von *Limax* an Glykogen beruht der Hauptsache nach auf dem Umstande, daß in bezug auf die Entwicklung des der Glykogenspeicherung ganz vorwiegend dienenden blasigen Bindegewebes ein auffallender Gegensatz zwischen *Limax* einerseits und *Helix* und *Arion* andererseits besteht. „Da der Darm der Limaciden wie auch Leber und andere Organe verhältnismäßig arm an Bindesubstanz ist, so ergibt sich, daß fast die gesamte Glykogenmenge im Zylinderepithel abgelagert sein muß, was auch durch die mikrochemische Untersuchung bestätigt wird, und wie der Darm, so verhalten sich auch die Ausführungsgänge der Leber. Bei *Limax* sind die Zylinderepithelzellen selber die hauptsächlichsten Träger des Glykogens, während bei *Helix* und *Arion* die reichlich vorhandene Bindesubstanz vorzugsweise zum Stapelplatz des Glykogens dient. In den großen Ausführungsgängen der *Helix*-Leber liegt das Glykogen in dicken Klumpen in den zur Ausfüllung der Wellenberge dienenden Plasmazellen, während es im Epithel selber nur in Form eines feinen, zierlichen Bogens erscheint. Bei starker Vergrößerung sieht man, daß in bestimmer Höhe der Zellen kleine Glykogenmengen eingelagert sind, deren Gesamtheit den Bogen bildet." (Barfurth, p. 311.)

Diese Erfahrungen zeigen ganz augenscheinlich, daß aus dem bei verschiedenen Schneckengattungen so sehr wechselnden Glykogengehalt der Darmepithelien nicht notwendig gefolgert werden darf, daß diese Zellen vorwiegend oder gar allein der Resorption der Kohlehydrate dienen, denn ebenso gut könnte man ja bei *Helix* dasselbe von den Bindesubstanzzellen behaupten, denen das Material zur Glykogenbildung unzweifelhaft nicht direkt, sondern durch Vermittlung der Säftezirkulation zugeführt wird. Auch kann es kaum befremden, daß fast jeder verfügbare Ort benutzt wird, um Glykogen aufzuspeichern, wenn man die eigentümlichen Ernährungsverhältnisse der

Schnecken berücksichtigt. Wechseln doch im Laufe des Sommers feuchte, der Nahrungsaufnahme günstige Perioden mit bisweilen wochenlanger Trockenheit ab, während deren die Tiere gar nichts fressen. Fällt dann endlich wieder Regen, wenn auch vielleicht nur ganz vorübergehend, so erwachen alsbald auch die Schnecken zu neuer reger Tätigkeit und nehmen nun in kurzer Zeit enorme Mengen von Nahrungsstoffen auf, die freilich nur zum geringsten Teil auch wirklich ausgenützt werden. Immerhin werden aber namentlich auch infolge der ausgiebigen Verzuckerung von Cellulose sehr beträchtliche Quantitäten von löslichen Kohlehydraten innerhalb einer solchen oft nur kurzen Freßperiode zur Resorption gelangen, um in Form von Glykogen in den verschiedensten Zellen und Geweben aufgespeichert, für die in der Regel wieder folgenden Hungerzeiten als Reservematerial zu dienen. Unter solchen Umständen wird es für das Tier sicher von größtem Vorteil sein, wenn die resorbierende Oberfläche eine möglichst große ist, und dürfte hierin wohl auch die Erklärung dafür zu suchen sein, daß gerade bei unseren Landpulmonaten die Leber neben ihrer Bedeutung als absondernde Drüse zugleich das eigentliche und wichtigste Resorptionsorgan geworden ist, welches vergleichbar der Lunge oder den Zotten- und Papillenbildungen des Wirbeltierdarmes die Aufnahme von Stoffen auf einer ungeheuren Oberfläche vermittelt.

Mit Rücksicht auf die im vorstehenden geltend gemachten Gesichtspunkte ist eine schon von Cl. Bernard gemachte ältere Beobachtung von größtem Interesse, da sie in einer ganz unzweideutigen Weise auf die resorptive Funktion der Schneckenleber hinweist. Da die betreffende Stelle schon oben (p. 963) ausführlich mitgeteilt wurde, so möge es verstattet sein, hier nur die Tatsachen selbst in aller Kürze zu wiederholen. Cl. Bernard beschreibt, wie bei *Limax* nach Beendigung der eigentlichen Magenverdauung sich aus dem Ausführungsgang der Leber „eine farblose, zuckerreiche Flüssigkeit in den Magen ergießt, die denselben stark ausdehnt, in der Leber selbst anstaut und dann resorbiert wird. Ist diese Sekretion beendet, so ergießt sich erst die eigentliche Galle, das Lebersekret, in den Darm“.

Barfurth hat die Angaben Bernards durchaus bestätigen können, gelangte jedoch zu einer wesentlich anderen Auffassung als dieser. Ihm zufolge „ergießt sich der zuckerreiche Saft nicht aus der Leber in den Darm, sondern umgekehrt aus dem Darm in die Leber“. Barfurth fügt aber hinzu, daß es wohl freilich auch Fälle gibt, „wo die Cl. Bernardsche Auffassung zutrifft“.

Unsere eigenen Erfahrungen haben uns gelehrt, daß wenigstens bei *Helix hortensis* in der Tat beides nebeneinander besteht, indem, wie es scheint, der flüssige Inhalt des Magens und der nächst angrenzenden Darmabschnitte wiederholt in die Leber eingetrieben und hier teilweise resorbiert wird, während der Rest zurückfließt, um hierauf neuerdings denselben Kreislauf zu beginnen, bis schließlich der größte Teil der gelösten Verdauungsprodukte aufgenommen ist. Für ein derartiges Verhalten sprechen in einer sehr augenfälligen Weise vor allem die allmählichen Veränderungen, welche der Mageninhalt im Laufe der ersten Verdauungsstunden erfährt. In dem Maße, wie die festen, noch ungelösten Nahrungsbestandteile sich mindern, füllt sich der Magen und Blindsack mit einer farblosen, klaren Flüssigkeit,

in der schließlich nur wenige feste Bröckel schwimmen. Anfangs ist die Färbung des Inhaltes noch blaßgelblich durch Reste von Lebersekret. Später verschwindet das aber vollkommen, indem, wie wir glauben, eine völlige Resorption desselben stattfindet. Wäre dem nicht so, so müßte ja wohl auch der Inhalt des eigentlichen Darmes braun oder wenigstens bräunlich gefärbt erscheinen, wenn man eine farblose Nahrung wie etwa Stärke verfüttert. Doch ist dies niemals der Fall. Dagegen finden sich, wie oben schon erwähnt wurde, nicht eben selten gelbe oder bräunliche Tropfen in den Resorptionszellen der Leber, die man ihrem ganzen Aussehen und Verhalten nach wohl für aufgenommenes Lebersekret halten könnte. Es scheint, daß auch die Eiweißstoffe des normalen Lebersekretes (Magensaftes), deren eigentliche Bedeutung übrigens ebenso wenig klar ist, wie jene des Pankreassaftes der Wirbeltiere, wieder resorbiert werden, und man darf annehmen, daß auch dies in der Leber geschieht. Der farblose Saft, welcher sich in späteren Verdauungsstadien im Schneckenmagen ansammelt und nachweislich auch die ganze Leber reichlich durchtränkt, enthält keine durch Säurezusatz fällbaren Eiweißstoffe; er trübt sich auch nicht wie der normale braune Magensaft nach Zusatz von Essigsäure beim Kochen. Dagegen erhält man mit Kalilauge und Kupfersulfat eine deutliche Rotfärbung (Albumosenreaktion), desgleichen wird Fehlingsche Lösung reduziert (Zucker). Die Reaktion auf Lackmus ist deutlich sauer, während Lackmoïd gebläut wird. Daß es sich hier nicht um ein besonderes Sekret der Leber handelt, dürfte wohl kaum bezweifelt werden, zumal die Leber in erster Linie dazu bestimmt erscheint, die aufgenommenen Nährstoffe zu speichern, nicht aber solche in löslicher Form nach dem Magen hin auszuscheiden.

Sicherlich ist das Glykogen nicht die einzige Form, in der Kohlehydrate in der Schneckenleber gespeichert werden. Schon Frenzel hatte vergeblich versucht, Glykogen in der Mitteldarmdrüse von *Limnaeus, Paludina, Cerithium* und *Aplysia* mikrochemisch nachzuweisen (wie es ja auch bei den Cephalopoden ganz zu fehlen scheint).

Bei mehreren großen Aplysien versuchte Frenzel auch schon vergebens eine direkte Darstellung von Glykogen aus den Lebern. Diese wurden ganz frisch in kochendes, essigsäurehaltiges Wasser geworfen. Das nach $^1/_2$-stündigem Kochen erhaltene Filtrat gab ebensowenig eine Jodreaktion, wie der durch Fällung der wässerigen Extraktionsflüssigkeit mit Alkohol erhaltene Niederschlag. Auch das Brückesche Verfahren ergab ein negatives Resultat. Da es ihm auch nicht gelang, aus Lebern von *Arion* Glykogen darzustellen, so bezweifelte er schließlich überhaupt, „daß sich echtes Glykogen als normaler und integrierender Bestandteil in der Mitteldarmdrüse der Mollusken vorfinde“. Einen Schritt weiter führten die Untersuchungen Röhmanns an *Aplysia* (145). Auch ihm gelang es nicht, in der Leber Glykogen aufzufinden, nicht einmal Spuren davon waren zu entdecken.

Nach Durchspülung des Darmes wurde die Mitteldarmdrüse einer *Aplysia* in siedendes Wasser geworfen und in diesem eine Zeitlang gekocht. Dann wurde das Ganze abgepreßt und zentrifugiert. „Ueber dem Niederschlag stand eine vollkommen klare, braune Flüssigkeit. Sie wurde eingeengt und mit Alkohol gefällt. Der Nieder-

schlag wurde abfiltriert, das alkoholische Filtrat eingeengt und noch einmal mit Alkohol versetzt. Die geringe Fällung wurde abfiltriert und der Rückstand mit essigsaurem Phenylhydrazin versetzt. Es entstand kein Osazonniederschlag. Die Mitteldarmdrüse enthielt also weder Glykogen noch Traubenzucker.“ (Röhmann.) An Stelle des Glykogens tritt bei *Aplysia* als Reservestoff ein linksdrehendes, nicht reduzierendes Kohlehydrat, welches sich nicht mit Jod färbt, dagegen die Salzsäure- und Phloroglucinreaktion in der für Pentosen charakteristischen Weise gibt und beim Kochen mit Säuren reduzierende, nicht gärungsfähige, in Osazone überführbare Produkte liefert. Nach Röhmann hat man es mit einem Pentosan, und zwar einem Methylpentosan zu tun. Die Untersuchung der Spaltungsprodukte des in einem Wasserextrakte der Leber durch Alkohol entstehenden Niederschlages, der sich leicht wieder in Wasser löste, ergab, daß es sich um ein Rhamnosan handelt, welches neben Stärke in den Ulvenblättern enthalten ist.

Auch Bottazzi (25) fand in der Mitteldarmdrüse von *Aplysia* niemals Glykogen, wohl aber eine in Wasser lösliche, durch Alkohol fällbare Substanz, welche beim Kochen mit Säure eine Pentose liefert. Gegenüber den Angaben Röhmanns behauptete er aber, daß man den betreffenden Körper nicht ein Pentosan nennen dürfe, und daß er nicht identisch sei mit dem aus *Ulva lactuca* gewonnenen, sondern vermutlich erst ein bei der Verdauung entstandener Abkömmling des Pentosans der *Ulva*. Durch Röhmanns Untersuchung darf aber die Identität beider Körper als völlig sichergestellt gelten.

Ungeachtet des Fehlens von Glykogen in diesem Falle wird, wie schon früher erwähnt wurde, die in den Ulven enthaltene Stärke auch bei *Aplysia* sehr rasch vollkommen verdaut, und es läßt sich dementsprechend in den fadenförmigen Exkrementen mit Jodlösung keine Spur von Stärke nachweisen (im Gegensatz zu *Helix*). Offenbar wird aber der gebildete Traubenzucker mit derselben Geschwindigkeit, mit der er entsteht, auch resorbiert. So erklärt sich, daß auch bei frisch gefangenen Aplysien kein Zucker in der Mitteldarmdrüse nachzuweisen ist.

„Die Verdauung, im besonderen die der Stärke, verläuft also bei den im Wasser lebenden, pflanzenfressenden Schnecken (*Aplysia*) ganz ebenso wie bei den Landpulmonaten. Ein Unterschied besteht nur darin, daß erstere unter natürlichen Verhältnissen anscheinend nicht in die Lage kommen — es vielleicht nicht nötig haben — den Traubenzucker der Nahrung in Form von Glykogen zu speichern, und kein Fett aus Kohlehydraten bilden.“ (Röhmann.)

8. Die Schneckenleber als Exkretionsorgan.

Mit der resorbierenden Funktion der Mitteldarmdrüse steht wie bei den Crustaceen, so auch bei den Schnecken eine exkretorische in nächster Beziehung. Durch Injektion verschiedener löslicher Farbstoffe gelangte Cuénot (47, 50) zu der Ueberzeugung, daß dabei in erster Linie die „Fermentzellen“ Barfurths („Sekretionszellen“) beteiligt sind, und er betrachtet daher diejenigen Elemente, die ich und Moritz als Resorptionszellen bezeichnet haben (Barfurths „Leberzellen“, „Körnerzellen“ nach Frenzel), als die eigent-

lichen Fermentzellen. Injiziert man einer *Helix* in die Leibeshöhle eine Lösung von Indigokarmin, Säurefuchsin, Orange III Poirier, Echtrot E, Tropäolin D, Alizarinrot S oder Bismarckbraun in Schneckenblut, so findet man nach einiger Zeit außer der Niere auch die Leber mehr oder weniger stark gefärbt, und zwar ausschließlich die Fermentballen der Sekretionszellen („cellules vacuolaires" nach Cuénot). Dagegen gelangen eine Reihe anderer Farbstoffe (Methylgrün, Brillantgrün, Kristallviolett) hauptsächlich in gewissen anderen kleinen Zellen der Leber („cellules cyanophiles" Cuénot) zur Ausscheidung, die in ihrem Inneren einen farblosen oder schwach gelblich gefärbten Körper einschließen, der jene Farbstoffe größtenteils oder (Dahlia) ausschließlich speichert. Cuénot behauptet, daß man auch bei langer Beobachtungsdauer niemals auch nur eine Spur der injizierten Farbstoffe in das Blut übertreten sieht, daß dieselben vielmehr in das Lumen des Verdauungskanales gelangen und ausgeschieden werden. Er fand stets die Exkremente entsprechend gefärbt, während der Magensaft (Lebersekret) fast nie Farbstoff enthält. Mit diesen Angaben stehen nicht nur unsere Beobachtungen, sondern auch die anderer Autoren (Enriques, Barfurth u. a.) insofern in Widerspruch, als es unzweifelhaft feststeht, daß die braune Färbung des normalen Mageninhaltes durch das farbige Sekret der „Sekretionszellen" bedingt wird, während Cuénot die an sich ganz farblosen Resorptionszellen dafür verantwortlich macht und als die eigentlichen Sekretionszellen deutet, die eine Absonderung liefern sollen, welche „constitue le liquide brun et acide, qui saccharifie les féculents et peptonise les albuminoïdes". An sich erscheint es nicht eben überraschend, daß Zellen, welche als Drüsenzellen fungieren, wie es von unseren „Sekretionszellen" als ausgemacht gelten darf, auch gelöste Farbstoffe ausscheiden, es lassen sich dafür nicht nur bei Wirbellosen, sondern auch bei Wirbeltieren zahlreiche Beispiele anführen, auch kann die endgültige Ausscheidung mit den Exkrementen nicht befremden, da es sich ja um körperfremde, nicht weiter verwertbare Stoffe handelt. Dagegen wäre natürlich unter allen Umständen das Vorhandensein der betreffenden Pigmente im „Magensaft" vorauszusetzen, was bei der intensiven Eigenfarbe desselben freilich nicht immer ganz leicht nachzuweisen sein wird.

Auch wenn einer der genannten Farbstoffe nicht vom Blute her in die Leber gelangt, sondern mit der Nahrung verfüttert wird, wird er, wie es nach dem früher Mitgeteilten ja selbstverständlich ist, zunächst in die Drüse aufgenommen und hier von den betreffenden Zellen zunächst gespeichert. Dies läßt sich namentlich auch an im Wasser lebenden Pulmonaten sehr schön zeigen, wenn man dieselben in schwach gefärbtes Wasser setzt. Sie nehmen dann mit den Algen, von denen sie sich ernähren, allmählich Farbstoff auf, und die Leber erscheint schließlich stark pigmentiert. (Cuénot.) Dabei ist es sehr bemerkenswert, daß gewisse Farbstoffe (Lackmus, Ammoniakkarmin) sich dann in Form kleiner Körnchen in den Resorptionszellen („cellules hépatiques à ferments" nach Cuénot) finden, während andere (Dahlia) ausschließlich von den „cellules cyanophiles" Cuénots und wieder andere (Indigkarmin, Methylenblau, Fuchsin u. a.) von denjenigen Elementen gespeichert werden, die wir als „Sekretzellen" bezeichnet haben; es geht schon daraus hervor, daß kein Grund vorliegt, besondere „Exkretzellen" in der Leber der Schnecken anzunehmen,

sondern daß Zellen von an sich sehr verschiedener Funktion der Speicherung von Farbstoffen sozusagen im Nebenamte dienen können. So wenig wie sich bei Wirbellosen in so vielen Fällen Sekretion und Resorption gegenseitig ausschließen, steht nichts der Annahme im Wege, daß dieselben Elemente auch gleichzeitig der Sekretion und Exkretion dienen, und zwar um so weniger, als eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Vorgängen sich naturgemäß überhaupt nicht ziehen läßt. Von diesem Standpunkte aus sind auch die kritischen Bemerkungen zu beurteilen, welche Cuénot seinerzeit über die Arbeit von mir und Moritz veröffentlicht hat (50).

D. Die Muscheln (Lamellibranchier).

Ein großer Sprung kennzeichnet den Uebergang zur Betrachtung der Ernährungsverhältnisse bei der 3. Gruppe der Mollusken, den Muscheln, indem unsere derzeitigen Kenntnisse davon noch so

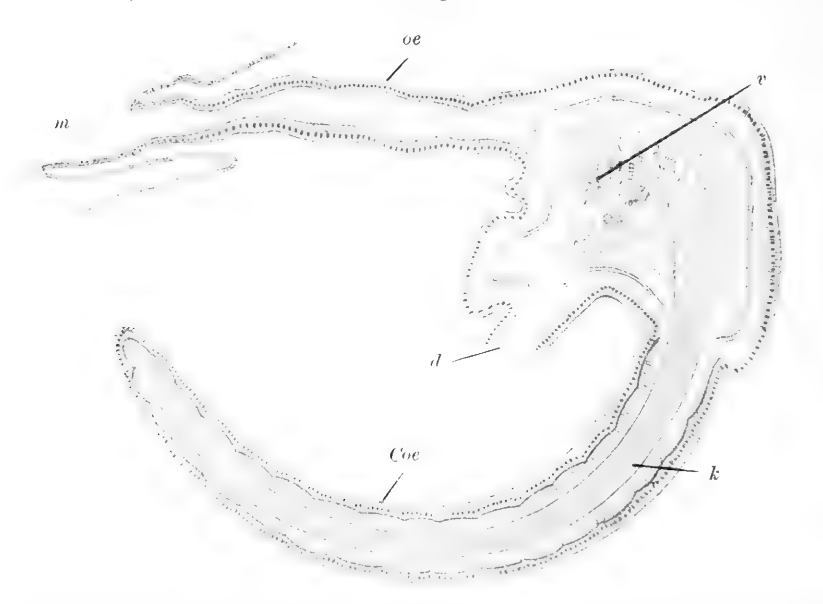


Fig. 313. *Donax trunculus.* Schnitt durch den Magen mit dem den Kristallstiel (*k*) enthaltenden Coecum (*Coe*). *v* Magen mit Inhalt, *m* Mund, *oe* Oesophagus, *d* Darmanfang (nach Barrois).

unvollständig sind, daß es ganz unmöglich erscheint, ein auch nur einigermaßen abgerundetes Bild davon zu geben. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als hier in vieler Beziehung besonders interessante Verhältnisse gegeben sind, deren Erforschung außerdem nicht ohne praktische Bedeutung ist, da eine genaue Kenntnis der Muschelernährung die notwendige Grundlage jeder rationellen Austernzucht bilden muß.

1. Anatomisches.

Von der allgemeinen Anatomie des Verdauungskanales der Lamellibranchier war schon früher die Rede (p. 910 f). Es bleibt nur noch übrig, einige Besonderheiten und

die feinere Struktur zu besprechen. Der gänzlich unbewehrte Mund führt bei den Muscheln in eine kurze, wie der ganze Darmkanal flimmernde Speiseröhre, die sich sehr bald zu dem sehr geräumigen Magen erweitert, der zwischen der zweilappigen Lebermasse (Mitteldarmdrüse) eingebettet liegt, die durch wenigstens vier Ausführungsgänge ihr Sekret in den Magen ergießt (vgl. Fig. 286); es spielt sich demgemäß die chemische Verdauung vor allem in diesem Teil des Verdauungstraktus ab.

Bei einer ganzen Anzahl von Muscheln (Arten der Gattung *Pholas* und *Donax*) zeigt der Magen eine blindsackartige Ausstülpung (Fig. 313), in der sich bei frisch eingefangenen Tieren ein eigentümlicher, durchsichtiger Körper findet, den man als den „Kristallstiel“ zu bezeichnen pflegt, dessen breiteres, oft dreieckig zugespitztes Ende gewöhnlich in die Höhlung des Magens hineinragt. In der Mehrzahl der Fälle fehlt aber ein solches Coecum, und dann erstreckt sich der Kristallstiel aus dem Magen direkt in den Darm. So ist es unter anderen bei den Najaden und bei den Austern.

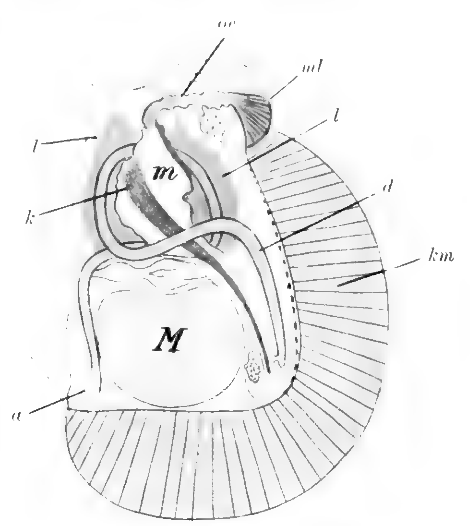
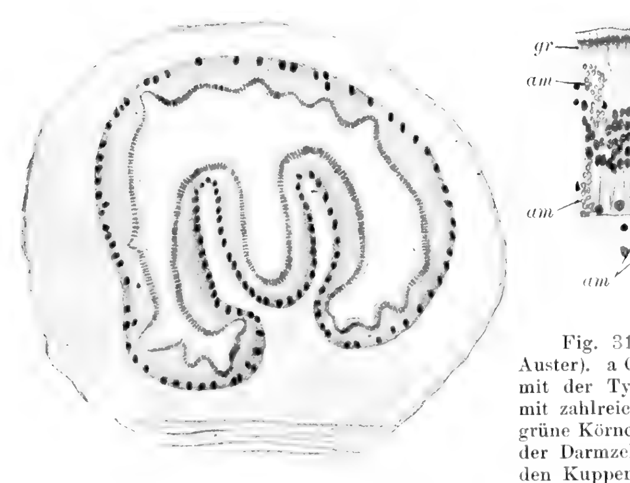


Fig. 314. Schnitt durch eine grüne Auster parallell zur Ebene der Schalen (halbschematisch). *ml* Mundlappen, *oe* Oesophagus, *l* Leber, *m* Magen, *M* Schließmuskel, *k* Kristallstiel, *d* Darm, *a* Anus (nach CARAZZI).

Bei diesen letzteren endet der Kristallstiel nicht frei im Lumen des Darmes, sondern in einem Coecum, welches durch einen ganz kurzen und engen seitlichen Gang mit dem eigentlichen Mitteldarm in Verbindung steht (Fig. 314).



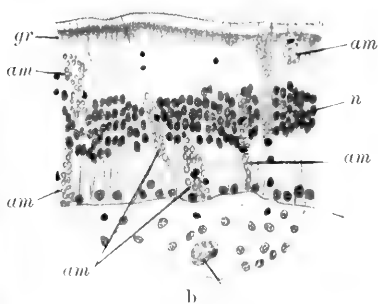


Fig. 315. *Ostrea edulis* (grüne Auster). a Querschnitt durch den Darm mit der Typhlosolis. b Darmepithel mit zahlreichen Amöbocyten (*am*), die grüne Körnchen einschließen. *n* Kerne der Darmzellen, *gr* grüne Zone unter den Kuppen der Flimmerzellen (nach CARAZZI).

Auf die Struktur und wahrscheinliche Bedeutung dieses Gebildes wird später noch zurückzukommen sein.

Hinter dem Magensack verengt sich der Darm bedeutend und verläuft dann in fast gleichbleibender Dicke bis zum Ende, wobei er sich in mehr oder weniger zahlreiche Windungen legt. Die Schleimhaut desselben, die, wie die des Magens, von einem flimmernden Epithel überzogen wird, erscheint im eigentlichen Darm meist quer gefaltet (bei *Anodonta*) und bildet auf der Bauchseite einen Wulst, eine Art von „Typhlosolis“ (Fig. 315 a), die nach Vogt und Yung wahrscheinlich dazu dient, ihre Absorptionsfläche zu vergrößern. In der Mundhöhle und im Schlund sind (bei den Najaden) die Zellen klein, und die Bewegung ihrer Wimpern erzeugt einen nach hinten gerichteten Strom, so daß die Nahrungsteilchen (Infusorien, Diatomeen) nach dem Magen hin getrieben werden. Ueberall finden sich zwischen den schlanken Flimmerzellen, wenn auch nur spärlich, sezernierende Elemente (Schleimzellen) in verschiedenen Entwicklungsstadien eingestreut.

Die oft außergewöhnliche Länge des Darmes läßt es kaum zweifelhaft erscheinen, daß er als Resorptionsorgan eine wichtige Rolle spielt, doch bietet die histologische Beschaffenheit seines Eipithels für eine solche, wohl sehr berechtigte Vermutung keinerlei sichere Anhaltspunkte, indem geformte Einschlüsse, wie sie sonst so häufig im Darmepithel bei Wirbellosen gefunden werden, hier immer zu fehlen scheinen.

Die mächtige Entwicklung der Leber und ihr im allgemeinen übereinstimmender Bau machten es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß diesem Organ auch bei den Muscheln, wie bei allen anderen Mollusken sehr wichtige Funktionen zukommen, doch darf zurzeit nur ihre Bedeutung als sekretliefernde Verdauungsdrüse als sichergestellt gelten, und bleibt zu untersuchen, inwieweit sie auch der Resorption von Verdauungsprodukten dient.

Nach Vogt und Yung ist sie bei den Najaden nach dem Typus der traubenförmigen Drüsen gebaut. „Jedes Läppchen enthält eine Anzahl blind geschlossener, manchmal verzweigter und aneinander geklebter Röhrchen, deren Absonderungsprodukt sich in ein Sekretionskanälchen entleert, welches von einem zylindrischen Epithel ausgekleidet ist. Sämtliche Kanälchen vereinigen sich in einigen kleinen, in den Magen geöffneten Sammelgängen, wie bereits erwähnt wurde.“ Die Drüsenröhrchen werden durch ein feines, äußeres Häutchen gebildet, welches große Zellen verschiedener Art umschließt. „Die einen enthalten eine stark lichtbrechende Flüssigkeit mit vielen Kalkkörnern, die anderen Fetttröpfchen und Pigmentkörperchen; noch andere sind sternförmig verzweigt und scheinen keine Hülle zu besitzen.“ (Vogt und Yung.) Nach Joh. Frenzel hätte man auch in der Mitteldarmdrüse der Muscheln wie bei den übrigen Mollusken „Körnerzellen“ und „keulenförmige Fermentzellen“ zu unterscheiden, während „Kalkzellen“ zu fehlen scheinen. Die Körnerzellen sollen braune oder grünlichbraune kugelige Körper mit glatter Oberfläche einschließen, neben welchen sich auch gelegentlich „Fettkugeln“ und „Eiweißballen“ finden. „Die keulenförmigen Fermentzellen konnten oft nicht aufgefunden werden und mögen auch in manchen Fällen fehlen. Wo sie vorhanden sind, enthalten sie entweder einen kräftig gefärbten, kompakten Fermentklumpen (*Pecten*) oder kleinere kugelige und meist schwach gefärbte, wie Fetttropfen aussehende Gebilde.“ Wenn diesen Elementen wirklich die ihnen von Frenzel zugeschriebene Bedeutung zukäme, so wäre ihre „geringfügige morphologische Entwicklung“ nicht recht verständlich. Bei dem schwankenden Charakter der von Frenzel in der Molluskenleber unterschiedenen Zellarten empfiehlt es sich aber wohl überhaupt, von seinen Bezeichnungen ganz abzusehen und eine funktionelle Deutung nur in solchen Fällen zu versuchen, wo ein eingehenderes Studium dafür genügende Anhaltspunkte liefert.

Enriques (62), welcher die „Leber" der Auster in der Folge histologisch untersucht hat, findet in derselben nur einerlei Zellen, welche teilweise schwach gelbbraun gefärbte Tropfen einschließen, die ohne Zweifel als Sekret zu deuten sind.

2. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Ziemlich übereinstimmend wird angegeben (es liegen zurzeit nur ganz wenige Beobachtungen vor), daß die Nahrung der Muscheln, wie ja schon auf Grund der anatomischen Verhältnisse und der Lebensweise zu folgern ist, aus kleinsten pflanzlichen und tierischen Organismen, namentlich Infusorien und Diatomeen, besteht, welche hauptsächlich durch die Tätigkeit der weitverbreiteten Flimmerzellen zugeführt werden. „Alle Wimperung der Mantelhöhle und der Kiemen, wie auch die stärkere Wasserströmung bei der auf Kontraktion der Siphonen und den Schalenschluß folgenden Erweiterung dienen der Ernährung mit. Angewachsene Muscheln, wie Austern, sind deutlich allein auf solche Zufuhr angewiesen, aber auch die nicht angewachsenen, selbst diejenigen, deren Mantel weit gespalten und deren Fuß gut ausgebildet ist und welche ziemlich lebhaft den Ort wechseln, graben sich doch meist in den Kies, Schlamm oder Sand ein und empfangen nun den Nahrungsstrom durch den hintersten Teil der Mantelspalte oder die dort abgegrenzte Ingestionsöffnung. Man findet seltener Reste größerer Pflanzen, meist allerlei Detritus, Trümmer organischer Substanz im Magen und Darm, welche dabei in der Regel mit feinem Schlamm reichlich gefüllt sind. Die Muscheln scheinen jedoch zuweilen größere Tiere, vielleicht mit Schalenschluß, zu bewältigen, und einige sollen an Angelköder anbeißen." (Pagenstecher, Allgem. Zool., Bd. 2.)

Ob sich die letzterwähnten Angaben Pagenstechers auf eigene oder fremde Beobachtungen beziehen, ist nicht zu ersehen, sie erscheinen mir aber an sich wenig glaubhaft. Von *Teredo navalis* (Schiffsbohrwurm) wird angegeben, daß sein Darmkanal in der Regel mit Holzpartikeln erfüllt ist.

Genauere Angaben über die Nahrung der Austern hat neuerdings Redeke (144) gemacht, und es ergibt sich aus denselben, daß, wie man schon früher vermutet hat, Diatomeen fast ausschließlich in Betracht kommen. Nach Lotsy (123) spielen pelagisch lebende Formen dabei die Hauptrolle, während Redeke bei den von ihm untersuchten holländischen Austern fast ausschließlich solche Arten im Darme fand, welche am Boden leben (*Navicula*, *Rhaphoneis*, *Licmophora*, *Pleurosigma*, *Melosira*, *Fragilaria* u. a.).

Besonders häufig fanden sich kleine *Navicula*-Arten sowie auch *Licmophora* (*Lyngbyei*). Selten kamen Rhabdonemen vor. Von echt pelagischen Formen konnten gelegentlich *Lithodesmium undulatum* und *Biddulphia mobilensis* nachgewiesen werden. Nicht selten fanden sich im Darminhalt Fragmente von Tangen (*Polysiphonia*, *Ceramium*, *Cladophora*), Sporangien von Farnen und Coniferenpollen, die wohl nur als zufällig hineingeratene Bestandteile gelten können. Das gleiche dürfte von tierischen Resten gelten (Teile von Copepoden, Radiolarien und Tintinnoïden und kleine Gasteropodenlarven). Eine wesentliche Bedeutung als Austernnahrung kommt allen diesen Resten kaum zu.

Die Nahrungsaufnahme scheint sich hauptsächlich auf die Herbst- und Wintermonate zu begrenzen. Während um diese Zeit Magen und Darm meist wohlgefüllt gefunden werden, ergaben die im März unter-

suchten Exemplare regelmäßig einen leeren Verdauungskanal; vom April bis Juni scheint dann wieder eine reichlichere Nahrungsaufnahme zu erfolgen, um zur Fortpflanzungszeit ganz aufzuhören.

Auch bei *Mytilus* fand Redeke hauptsächlich Diatomeen im Darm, doch scheinen hier auch regelmäßig kleine pelagische Crustaceen (namentlich Copepoden) aufgenommen zu werden, und einigemal fanden sich auch Larven von Balaniden. Im übrigen enthielt der dunkelgrau gefärbte Darminhalt massenhaft Sand- und Schlammpartikel, während die Auster fast nur organische Substanzen (Diatomeen) aufnimmt, die man im Mageninhalt in verschiedenen Stadien der Verdauung findet.

Im Darm der Flußperlmuschel (*Margaritana margaritifer*) fand Carl (38) eine schwarzgraue erdige Masse, welche aus mineralischen Teilchen bestand, untermischt mit organischem Detritus, wie er sich im Wasser des Baches fand, in welchem die Muscheln lebten. Es waren das meist aus dem Pflanzenreich stammende Partikel: feine Würzelchen, Teile von grünen Pflanzen, deren Zellstruktur noch erkennbar war, gelbgrüne schollige Massen sowie Pflanzenfasern. Endlich in beträchtlicher Zahl einzellige Algen, welche das Chlorophyll noch unversehrt enthielten, sowie ganz vereinzelt sehr kleine, kugelrunde Infusorien.

Carl hat auch mit Erfolg den Versuch gemacht, die Tiere künstlich zu füttern, und zwar mit Gries, den sie „mit Gier aufnahmen“. Die Fütterung gestaltete sich sehr einfach. Es wurde etwas Gries dicht um den Schalenspalt des im Sande steckenden Tieres angehäuft, worauf meist sehr bald das Futter in kräftigem Strahle zusammen mit etwas Sand eingezogen wurde. Dabei entstand an dem Platze, wo der Gries gelegen hatte, eine sichtbare, scharf umschriebene Vertiefung im Sande. Carl glaubt daher, daß auch unter normalen Verhältnissen an ihrem natürlichen Standorte die Muscheln nicht nur von den im Wasser suspendierten schwebenden Teilchen leben, sondern wenigstens zum Teil auch von Stoffen, „die sie von der obersten Bodenschicht wegnehmen oder mit dieser einstrudeln. Gerade die letztere dürfte aber wohl etwas mehr organische, besonders pflanzliche, Substanz enthalten, als das Wasser des Baches, speziell vielleicht einzellige Algen, in größerer Zahl, wie sie im Darmkanal des Tieres angetroffen werden.“ (Carl.)

Eine solche direkte Aufnahme von Schlamm erfolgt nach Gilman Drew (58) auch bei *Nucula* und läßt sich besonders gut bei *Yoldia limatula* beobachten, welche ihre Mundanhänge weit vorstreckt und, indem sie deren Spitze in den Schlamm einsenkt, durch Flimmerbewegung große Mengen desselben in den Mund befördert (Fig. 316).

3. Der Verdauungsvorgang.

Ueber den Verdauungsvorgang selbst und die dabei tätigen Enzyme liegen außer einigen höchst fragwürdigen Angaben von Krukenberg (103) fast gar keine Beobachtungen vor. L. Fredericq (66) untersuchte die Lebern von *Mya arenaria* und *Mytilus edulis*, welche nach Alkoholbehandlung getrocknet, gepulvert und dann mit Wasser, verdünntem HCl oder auch mit Sodalösung extrahiert wurden. Sowohl die sauren wie die alkalischen Auszüge vermochten Fibrin unter Bildung von „Peptonen“ zu verdauen.

Krukenberg fand das Lebersekret von *Ostrea edulis* meist neutral, selten schwach sauer. Er untersuchte hauptsächlich Glyzerinextrakte der Lebern verschiedener Muscheln und will sich überzeugt haben, daß in denselben ein „peptisches“ Enzym enthalten ist, welches sich aber im Vergleich zu den entsprechenden, von ihm angeblich nachgewiesenen Proteasen anderer Mollusken (Schnecken, Cephalopoden) als spezifisch geartet dadurch auszeichnen soll, daß es von 2-proz. Oxalsäure rasch zerstört wird. Er schlug daher vor, es nach Analogie seines (bekanntlich nicht existierenden) „Helicopepsins“ als „Conchopepsin“ zu bezeichnen. In der Leber von *Mytilus edulis* soll es „ziemlich rein“ vorkommen. Es soll bei Anwesenheit von HCl, Essigsäure, Milchsäure, Weinsäure rohes wie auch gekochtes Fibrin rasch verdauen. Einige vorläufige Versuche, die ich schon vor längerer Zeit in bezug auf diese Frage an *Anodonta* anstellte, haben zu keinem Resultat geführt, so daß ich glaube, es wird das Schicksal des „Conchopepsins“ wohl dasselbe sein, wie jenes des „Helicopepsins“. In einigen wenigen Fällen will Krukenberg bei Muscheln auch ein tryptisches Enzym im Lebergewebe nachgewiesen haben (*Pecten Jacobaeus*, *varius* und *glaber*, sowie *Scrobicularia piperata*). In direktem Widerspruch zu dieser Angabe wird kurz darauf behauptet, daß „die Eigenschaften der Leberglyzerinextrakte der Pectiniden die des Conchopepsins von *Mytilus edulis* sind“, was sich „durch die verdauende Wirkung auf gekochtes Fibrin bei Essigsäurezusatz und durch die Zerstörbarkeit der enzymatischen Wirkung durch Oxalsäure dokumentiert“.

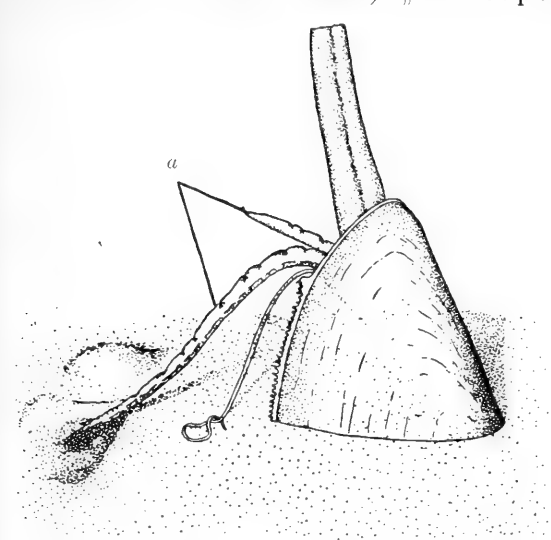


Fig. 316. *Yoldia limatula* mittels ihrer Mundanhänge (*a*) Schlamm aufnehmend (nach Gilman-Drew).

Freilich sagt Krukenberg weiterhin, es gebe „keinen Grund, Spuren eines tryptischen Enzyms bei *Mytilus* in Abrede zu stellen“. Ich glaube nicht, daß es notwendig oder überhaupt nur zulässig ist, hier näher auf weitere Widersprüche in Krukenbergs Arbeiten über diesen Gegenstand einzugehen, sondern halte seine Behauptungen einfach für indiskutabel.

Es bleibt, da neuere und zuverlässigere Untersuchungen zurzeit nicht vorliegen, nichts anderes übrig, als, gestützt auf die anatomischen und histologischen Analogien der Mitteldarmdrüse der Lamellibranchier mit dem gleichen Organ bei den übrigen Molluskengruppen, anzunehmen, daß aller Wahrscheinlichkeit nach auch die physiologischen Eigenschaften des Sekretes im wesentlichen übereinstimmende sein werden.

Der Kristallstiel. Einer besonderen Besprechung bedarf noch jenes eigentümliche Gebilde, welches als „Kristallstiel" schon erwähnt wurde und anscheinend dem Magendarmkanal der Muscheln allein zukommt. Seit seiner Entdeckung durch A. v. Heide (1686) sind über die mögliche Bedeutung desselben eine Menge von Hypothesen aufgestellt worden, ohne daß es aber bisher gelungen wäre, eine wirklich einwandfreie Deutung zu geben. Nur soviel darf wohl mit Sicherheit behauptet werden, daß der Kristallstiel irgendwie an den Verdauungs- und Assimilationsvorgängen beteiligt sein muß. Im allgemeinen hat er eine zylindrische Form und läuft nach hinten verdünnt zu. Bei *Mytilus* ist der hintere Teil des Kristallstieles stets an seiner Oberfläche gezackt, und es läßt sich feststellen, daß diese Zacken Einbuchtungen des Darmepithels der betreffenden Region entsprechen. (Haseloff, 79.) Schon Poli (138) fand, daß der Stiel an seinem vorderen Ende, welcher in den Magen hereinragt, gewöhnlich dreieckig zugespitzt erscheint, und nennt daher diesen Fortsatz den dreigezackten Pfeil („sagittam tricuspidem"). (Fig. 313.) Im allgemeinen zeigt er eine gallertartige Beschaffenheit und ist ziemlich fest und elastisch. Wie Mitra (130) hervorhebt, erscheint das in den Magen vorspringende breite Ende fast regelmäßig von Nahrungsmaterial (Algen u. a.) umgeben und durchsetzt (Fig. 317) und

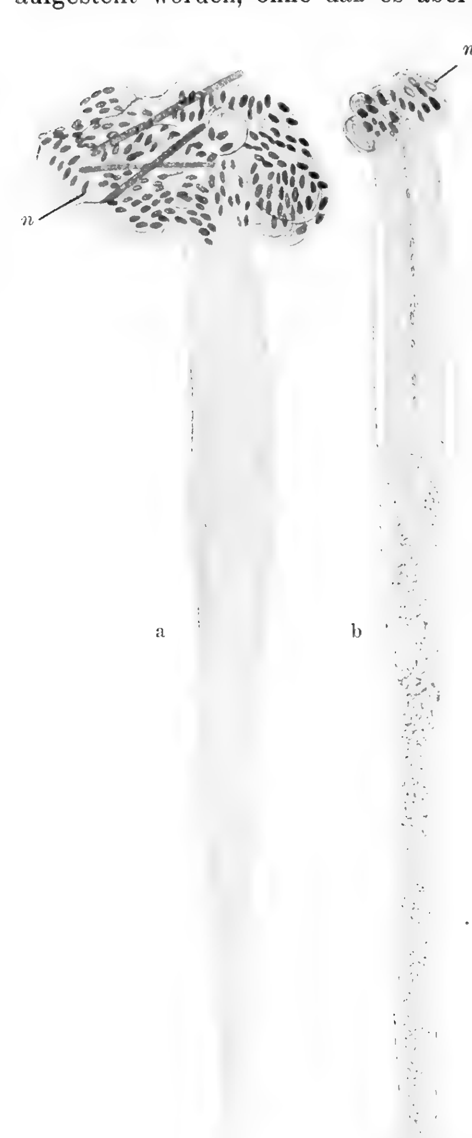


Fig. 317. *Anodonta.* Kristallstiele. a zeigt das Magenende (*n*) in Auflösung begriffen, mit zahlreichen eingelagerten Nahrungspartikeln (Algen); das andere Ende (*c*) durch Wasser gelöst. b Die bei a durchwegs deutliche Schichtung geht nach hinten in eine körnige flüssige Masse über; die Nahrungspartikel (*n*) erstrecken sich in die Achse des Stieles (nach Mitra).

anscheinend in Verflüssigung begriffen. Auf ein sehr bemerkenswertes Strukturverhältnis hat (bei *Anodonta*) derselbe Beobachter hingewiesen, indem er zeigte, daß der Stiel den Darm nicht gleichmäßig ausfüllt, sondern nur die eine Häfte des Lumens einnimmt; die andere durch

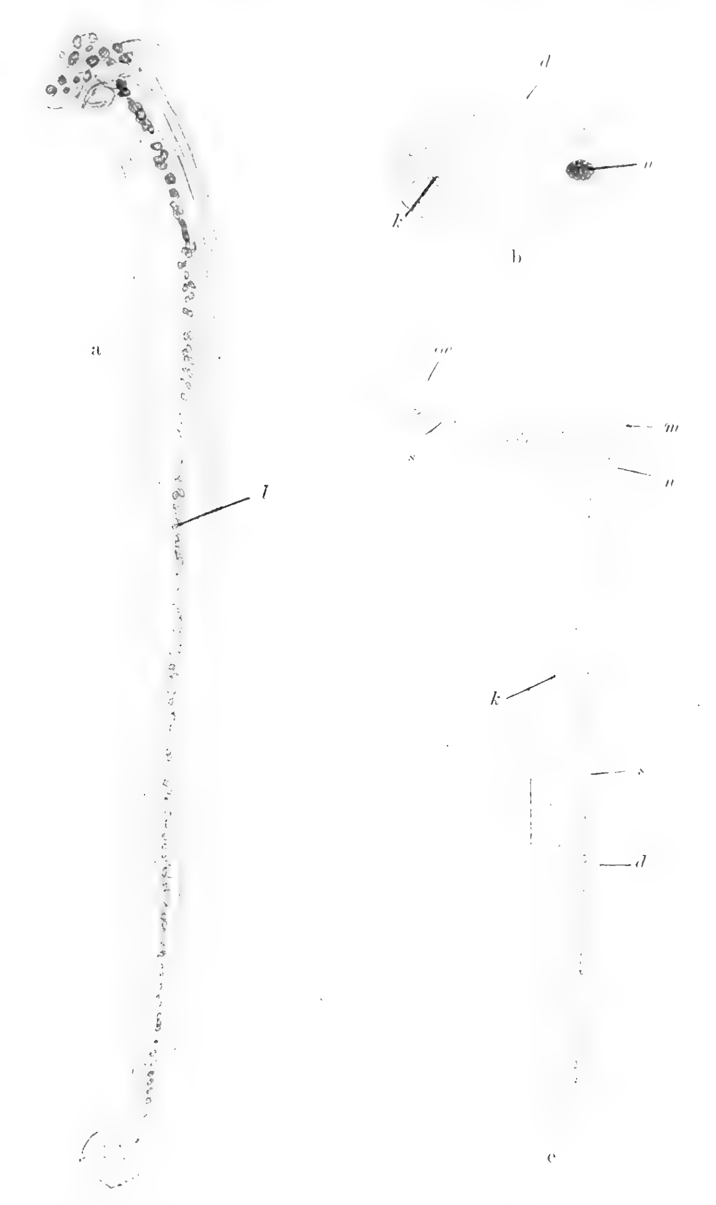


Fig. 318. *Anodonta.* a Kristallstiel, in dessen Achse pigmentierte Zellen aus der Leber (l) liegen. b Querschnitt durch den Anfangsteil des Darmes, dessen Lumen durch Verdickungen der Darmwand in zwei Hälften geteilt erscheint, deren eine den Kristallstiel (k), die andere dagegen Nahrungspartikel (n) enthält. c Oesophagus (oe), Magen (m) und Anfangsdarm (d) mit dem Kristallstiel (k) und Nahrungspartikeln (n), die im Oesophagus und Darm zu Streifen geordnet sind (s). (Nach MITRA.)

Verdickungen der Wand getrennte Hälfte (Fig. 318 b, c) vermittelt den Verkehr zwischen dem Magen und dem jenseits des Kristallstieles gelegenen Darmabschnitt, und man findet sie an in Verdauung begriffenen Tieren mit Nahrungspartikeln erfüllt, die, von der Seite gesehen, einen zusammenhängenden Streifen neben dem Kristallstiel bilden.

Ueber die Struktur und chemische Beschaffenheit sind wir namentlich durch Untersuchungen von Hazay (80, 81), Haseloff (79), Barrois (8) und Mitra (130) einigermaßen unterrichtet. Bei der Mehrzahl der Seemuscheln zeigt der Kristallstiel eine blaßgelbliche Färbung, während er bei den Najaden in der Regel völlig farblos und durchsichtig wie Glas erscheint. Bei großen Exemplaren von *Anodonta* erreicht er oft die Länge von 7—8 cm. Bei *Cardium edule* fand ihn Barrois orangegelb gefärbt und, wenn isoliert, leicht zerfließlich. Doch scheinen diese Eigenschaften auf die Zeit der Fortpflanzung beschränkt zu sein. (Wie Barrois angibt, zeigt auch der Kristallstiel von *Unio pictorum* zuweilen eine orangerote Färbung.) Bei den Najaden, Miesmuscheln und Austern zeigt er eine weiche gelatinöse Beschaffenheit, während er bei *Cardium*, *Solen*, *Donax* und *Pholas* mehr fest und elastisch ist. Bei den meisten Muscheln (Austern) verschwindet der Kristallstiel sehr bald, wenn man sie von ihrem normalen Standort entfernt, und es ist wohl darauf zu beziehen, daß manche Autoren sein Vorhandensein hier überhaupt leugneten. An Querschnitten läßt sich (namentlich deutlich bei *Pholas*) die Zusammensetzung aus konzentrischen Schichten auf das deutlichste nachweisen (Fig. 318 b), die im Innern dicker, nach der Peripherie hin sich mehr und mehr verschmälern. In der Achse findet sich (bei *Pholas*) ein oft spiralig gedrehter Strang stark lichtbrechender Granula, die in länglichen Anhäufungen auch zwischen den einzelnen Schichten eingelagert sind. Von besonderem Interesse ist diese Markmasse bei den Najaden. Siebold (156) beschreibt in derselben kleine Körnchen (*Unio*) oder Stäbchen (*Anodonta*), während Hazay (l. c.) den Kristallstiel der Najaden „oft ganz klar, gleichartig, oft durch Schlammteilchen etwas verunreinigt fand, selten zeigte das Innere eine weißliche Markmasse". Bei *Unio tumidus* erscheint diesem Beobachter zufolge der gallertige Inhalt des Magens oft lebhaft rot gefärbt, was durch eine große Menge rubinroter rhomboëdrischer Kriställchen bedingt wird. Aehnliche, aber farblose Kristalle finden sich nach Barrois auch in der Marksubstanz des Kristallstieles der Najaden und entsprechen offenbar den „Stäbchen", welche Siebold beschrieben hat. („Ils ont la forme des rhomboèdres irrégulières, c'est-à-dire que la pyramide supérieure a son axe vertical beaucoup plus grand que celui de la pyramide inférieure. De chaque coté de la pyramide inférieure sont disposées transversalement deux autres cristaux semblables au principal, mais plus petits: ce sont les corpuscules jumeaux de Hazay.") Ueber die chemische Natur dieser Kristalle ist nichts bekannt; sie sind in Wasser und Alkohol unlöslich und werden auch von Essigsäure nicht angegriffen. Im übrigen gibt Barrois als Bestandteile der weicheren Marksubstanz des Kristallstieles der Najaden neben Sandkörnchen auch noch verschiedene unverdauliche Nahrungsreste, wie Diatomeenschalen und Fragmente des Chitinskelettes von Rotiferen, an. Entsprechende Beobachtungen machte auch Mitra (bei *Anodonta*). In allen den Fällen, wo der

Stiel in einem besonderen Coecum eingeschlossen, bleibt er stets frei von Nahrungsteilchen.

Für die funktionelle Bedeutung des Kristallstieles ist, wie ich glaube, vor allem anderen der Nachweis von Wichtigkeit, daß er der Hauptmasse nach aus Eiweißsubstanzen besteht, wie schon HAZAY und HASELOFF wußten. Der erstere gibt an, daß bei den Najaden sowohl die gallertige Füllmasse des Magens („Knorpelstiel") wie deren Fortsetzung in den Darm (der „Darmkörper") in Wasser löslich sind und von verdünnter HCl gelbgrün gefärbt werden. In H_2SO_4 wird der eigentliche Kristallstiel (Darmkörper) weiß und undurchsichtig, um später (nach etwa 2 Tagen) eine violette Farbe anzunehmen. HASELOFF fügt dem noch hinzu, daß eine wässerige Lösung durch Pikrinsäure sowie durch Essigsäure und Ferrocyankalium gefällt wird. Genauere Angaben über das chemische Verhalten finden sich bei BARROIS (l. c.). Bei *Cardium edule* ergab die quantitative Untersuchung der Substanz des Kristallstieles:

Wasser	87,11	Proz.
organische Substanz	12,03	„
anorganische „	0,86	„

Beim Verbrennen entsteht der charakteristische Geruch nach verbranntem Horn. Konzentrierte HCl bewirkt rasche Lösung und Violettfärbung, MILLONS Reagens Koagulation und beim Erwärmen Rotfärbung; die Xanthoproteïnreaktion, die Reaktion von ADAMKIEWICZ sowie die Biuretprobe liefern gleichfalls ein positives Resultat. Glykogen war nicht nachweisbar, dennoch erfolgte beim Kochen mit 2-proz. H_2SO_4 eine Spaltung unter Freiwerden einer reduzierenden Substanz (Zucker), wie etwa bei Mucin. Wird durch eine verdünnte wässerige Lösung der Stiele Kohlensäure geleitet, so entsteht eine Fällung, die durch Zusatz einer Spur Essigsäure noch verstärkt wird und sich sofort wieder löst, wenn etwas konzentrierte NaCl-Lösung zugefügt wird. Es weist dies auf das Vorhandensein von Globulinkörpern hin. Durch Eintragen von $MgSO_4$ in Substanz bis zur Sättigung läßt sich eine Lösung von Kristallstielen vollständig aussalzen. Beim Erhitzen einer verdünnten wässerigen Lösung tritt eine nur unbedeutende Trübung ein, während die Kristallkörper selbst unter gleichen Umständen koagulieren (wohl wegen des größeren Salzgehaltes, B.). Beim Befeuchten des durch $MgSO_4$ erhaltenen Niederschlages mit Wasser quillt er fast sofort zu einer gelatinösen Masse auf. Ich kann nicht finden, daß die erwähnten Reaktionen zu der Annahme berechtigen, es handle sich um eine mucin- oder gar knorpelartige Substanz, wie dies LAMBLING, der auf BARROIS' Veranlassung die chemische Untersuchung vornahm, für wahrscheinlich hält, und glaube vielmehr, daß in der Tat ein globulinartiger Eiweißkörper die Hauptmasse der Kristallstiele ausmacht, dessen besondere Eigenschaften weiterer Prüfung bedürftig sind.

Gibt man dies aber zu, dann erscheint die Deutung, welche zuerst HAZAY dem fraglichen Gebilde gegeben hat, nicht gerade unwahrscheinlich. Aus dem Umstande, daß bei den Süßwassermuscheln (Najaden) der Kristallstiel sowie die mit ihm zusammenhängende gallertige Füllmasse des Magens im Frühjahre ganz fehlt oder doch nur rudimentär entwickelt erscheint und im

Herbst (Oktober—November) seine größte Ausbildung erreicht, sowie mit Rücksicht auf seine chemische Beschaffenheit schließt Hazay, daß es sich im wesentlichen um gespeichertes Reservematerial, einen Vorrat für den Winter, handelt. Die gleiche Ansicht hat, wie Haseloff (l. c. p. 30) mitteilt, schon früher auch Möbius in seinen Vorlesungen vertreten und darauf hingewiesen, daß bei den ins Binnenland versandten Austern der Kristallstiel sehr bald aufgelöst wird.

Als nicht weiter in Betracht kommend möge erwähnt sein, daß v. Heide und Cailland den Kristallstiel zur Fortpflanzung in Beziehung setzten, während andere (Carus, Garner) in demselben eine Art von Endoskelett erblickten. Nach Poli (138) sollte er zum temporären Verschluß wenigstens einiger Lebermündungen dienen und so den Eintritt der Galle in den Magen beschränken. Meckel Garner und Balfour hielten ihn für ein Analogon der Radula der Cephalophoren, also für ein Kauorgan (!). Eine ähnliche Auffassung vertrat auch Sabatier (148), indem er meinte, daß die Nahrungsteilchen zwischen dem Kristallstiel und der Cilienbekleidung des ihn umschließenden Darmabschnittes mechanisch zerkleinert werden. Auch Leuckart verglich ihn zunächst mit der bei Gastropoden so häufigen Magenbewaffnung; später jedoch änderte er seine Ansicht und vermutete in dem Kristallstiel, wie auch Sedgwick, einen Reservestoffbehälter „für bestimmte Substanzen, die späterhin zu diesem oder jenem Zwecke verwendet werden". O. Schmidt neigte zu der Annahme, daß es sich um nichts anderes handle als um ein zur Umhüllung des Gefressenen dienendes Darmsekret, durch welches die Verdauung ermöglicht werde, und gründete diese Meinung hauptsächlich auf den Befund verschiedener Nahrungsbestandteile in der Achse (Marksubstanz) des Stieles. Nach Milne-Edwards soll der Kristallstiel dazu bestimmt sein, die Nährstoffe, solange sie der Tätigkeit der gastrischen Säfte ausgesetzt sind, hin und her zu bewegen. Seiner Auffassung nähert sich diejenige, welche Krukenberg (l. c.) vertrat.

Er glaubte, daß dem Kristallstiel eine „Bedeutung für das Resorptionsgeschäft" zukomme, indem er „den Chymus zwingt, in nahen Kontakt mit dem resorbierenden Epithel des Darmes zu treten". („Während sonst im Tierreiche einem gesteigerten Resorptionsbedürfnis durch Faltenbildungen, durch blindsackförmige Anhänge, durch rhythmische Kontraktionen der Darmmuskulatur oder auch wohl durch eine Zunahme der Darmlänge entsprochen wird, gelangt der Organismus der Muscheln einfach dadurch zu demselben Resultate, daß ein elastischer Stempel aus toter Materie das Zentrum des Darmrohres verschließt und der Nahrung nur einen verzögerten Durchtritt an den peripheren Teilen gestattet.") Diese Ansicht erledigt sich, wie auch jene von Milne-Edwards und Sabatier, einfach dadurch, daß in allen den Fällen, wo der Kristallstiel in einem wohlentwickelten Coecum liegt, er, abgesehen von seinem Magenende, mit der Nahrung, die niemals in den Blindsack eindringt, überhaupt nicht in unmittelbare Berührung kommt. Weit mehr Beachtung verdient die Auffassung Hazays, der sich auch Haseloff angeschlossen hat. Der letztgenannte Beobachter stützt sich dabei hauptsächlich auf die Erfahrung, daß der Kristallstiel bei *Mytilus* durch Nahrungsentziehung (in filtriertem Seewasser) zum Schwinden ge-

bracht wird. Er gibt weiter an, daß durch erneute Zufuhr von Nahrung schon nach einigen Tagen eine Neubildung des Organes erfolgt war, woraus er schließt, „daß es sich um das Produkt einer chemischen Transformation der vom Tier aufgenommenen überschüssigen Nahrung handelt, bewirkt durch enzymatische Verdauungssekrete“.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß Barrois im Widerspruch mit Hazay auch in den Frühlingsmonaten den Kristallstiel bei Anodonten erhalten fand, auch soll derselbe bei *Cardium* im Hungerzustande viel länger erhalten bleiben als bei *Mytilus*. Es bleibt aber demungeachtet die Tatsache bestehen, daß es sich um ein vergängliches Gebilde handelt, welches unter gewissen, noch genauer festzustellenden Bedingungen schwindet und sich wieder regenerieren kann. Barrois gelangt zu dem Resultat, daß der Kristallstiel die Aufgabe hat, das Darmepithel vor mechanischen Insulten durch die aufgenommenen festen Nahrungsteilchen zu schützen, indem er, durch die Verdauungssäfte verflüssigt dieselben einhüllt und auf diese Weise unschädlich macht. („La substance propre de la tige ainsi liquefiée s'amalgame avec les residus du bol alimentaire, en forme d'une sorte de pâte visqueuse, onctueuse, au sein de laquelle les corps étrangers englobés traversent l'intestin sans les blesser. C'est donc également un rôle de protection, que joue le stylet cristallin, quoique d'une façon indirecte.“)

Auch gegen diese Deutung lassen sich schwerwiegende Bedenken nicht unterdrücken. Zunächst wäre darauf hinzuweisen, daß es eine Menge Fälle gibt, wo der ganze Darm prall mit Stoffen angefüllt wird, die unvergleichlich mehr geeignet wären, mechanisch schädigend zu wirken, als die mikroskopischen Organismen, welche vorwiegend die Nahrung der Muscheln ausmachen und wo wir dennoch nichts Aehnliches finden. Es sei nur an die sand- und erdefressenden Echinodermen (Holothurien, gewisse Seeigel) und Würmer (*Arenicola*, *Lumbricus*) erinnert. Der reichlich abgesonderte Schleim genügt, wie es scheint, in allen solchen Fällen vollkommen zum Schutz. Auch muß gerade die chemische Beschaffenheit des Kristallstieles Bedenken erwecken. Denn es erscheint doch höchst auffallend, daß ein für den Stoffwechsel der Tiere sicher sehr wertvolles Material lediglich einer so untergeordneten Funktion dienen sollte, wenngleich Barrois (Lambling), wie mir scheint, mit Unrecht, den mucinartigen Charakter der Masse des Kristallstieles besonders betont.

Meiner Ansicht nach ist es eine Frage von größtem Belang, ob es sich bei dem fraglichem Organ wirklich um etwas handelt, was den Lamellibranchiern ausschließlich zukommt und für dieselben sozusagen charakteristisch ist, oder ob sich nicht auch bei anderen wirbellosen Tieren wenigstens vergleichbare Bildungen nachweisen lassen. In dieser Beziehung liegen schon aus der älteren Literatur Angaben vor. 1829 beschrieb, wie ich der Arbeit von Barrois entnehme, Collier (44) als „crystalline stylet“ einen durchsichtigen, gallertartigen Stab, welcher bei gewissen Schnecken (*Strombus*, *Trochus* und *Murex*) in einem dem Oesophagus parallel verlaufenden Blindsack des Magens eingeschlossen liegt. Auch bei *Pteroceras* enthält nach Huxley ein aus dem Pylorusabschnitt entspringendes Coecum einen richtigen Kristallstiel, von dem er glaubte, daß er im Magen die Rolle einer Reibplatte spiele.

Wenn es in diesen Fällen kaum zweifelhaft sein kann, daß man es wirklich mit einem Analogon des Kristallstieles zu tun hat, so liegt die Sache nicht ebenso klar bei einer Masse, welche man bisweilen während des Winters im Darm von *Helix pomatia* findet und die von Yung (174) für etwas dem Kristallstiel der Lamellibranchier Ähnliches angesehen wurde. „Dans les mois de Février et de Mars, on trouve fréquemment l'intestin obstrué par une sorte de bouchon composé de cellules endothéliales, enveloppées dans des écailles cuticulaires detachées de la paroi à la suite d'une véritable mue. Ces paquets de cellules abondent surtout dans l'intestin proprement dit, en arrière du coecum, mais on en rencontre également dans l'estomac. Le bouchon est quelquefois si volumineux et si compact, qu'il est moulé sur la lumière de l'intestin, ressemblant à la tige crystalline des Lamellibranches .... La transparence de cet exsudat n'est jamais parfaite, et en le délayant dans l'eau on y constate toujours des débris de cellules et de nombreux noyaux. Durci dans l'alcool et coupé transversalement en tranches minces, on y voit des couches concentriques ... Ces couches ou strates correspondent sans doute aux périodes de plus grande activité des cellules sécrétoires.“ (Yung.)

Viel nähere Beziehungen zu dem Kristallstiel scheint mir die Inhaltsmasse des Mitteldarmes gewisser Insektenlarven im Hungerzustande zu bieten. Es war in einem früheren Abschnitt schon davon die Rede, daß der Darm des Mehlwurmes unter diesen Umständen stets von einer gelbbraun gefärbten klaren Masse von schleimig-salziger Konsistenz ausgefüllt wird, die, vorn fast ganz flüssig, nach hinten zu immer konsistenter wird und sich hier leicht als zusammenhängender Zylinder isolieren läßt. Im Wasser lösen sich die weicheren Partien vollkommen auf, während der weitaus größere Teil als farblos-durchsichtiger Zylinder zurückbleibt, der einen deutlich geschichteten Bau erkennen läßt (Fig. 234). Zwischen den aus einer chitinartigen fibrillären Substanz bestehenden einzelnen Lamellen liegt eine sehr eiweißreiche Masse eingeschlossen, die ohne Zweifel der Hauptsache nach als das Sekret der den Darm auskleidenden Epithelzellen anzusehen ist. Doch sind auch diese letzteren selbst an der Bildung des Darmzylinders wesentlich beteiligt, wie schon aus dem massenhaften Vorkommen der charakteristischen Kernkristalloïde klar hervorgeht, die offenbar durch periodische Abstoßung des Epithels frei werden. Die Zellen scheinen sich dann allmählich in blasse, homogene Schollen umzuwandeln, die sich am zahlreichsten im mittleren Teil des Darmes finden. Die physiologische Bedeutung der ganzen wurstförmigen Masse ist nun im vorliegenden Falle keineswegs eine einheitliche. Einmal liefern die an sich unverdaulichen konzentrischen Lamellen die schon früher erwähnte membranöse Hülle des Darminhaltes („membrane peritrophique“) resp. der Exkremente; ferner ist der gallertige oder flüssige Anteil des Darmzylinders immer reich an wirksamen Verdauungsenzymen, die hier gewissermaßen gespeichert bereitliegen, um neu aufgenommene Nahrung alsbald anzugreifen, und endlich spielt der globulinartige Eiweißkörper, der wohl in erster Linie als Bestandteil des Sekretes aufzufassen ist (auch das Lebersekret der Cephalopoden und Schnecken ist wie der Pankreassaft der Wirbeltiere reich an Eiweiß), in gewissem Sinne die Rolle eines Reservestoffes. Wie die Kernkristalloïde, die in ver-

schiedenen Stadien der Verdauung im Darminhalt gefunden werden, ist auch das gelöste Eiweiß im gegebenen Falle als Produkt des Darmepithels aufzufassen und sicher nicht zur Ausscheidung bestimmt. In unzähligen Fällen sehen wir, daß resorbiertes Nahrungseiweiß bei wirbellosen Tieren zunächst im Darmepithel teils in Form von Kristallen, teils in Gestalt von Körnern oder Tropfen abgelagert wird, die wohl mit demselben Rechte als Reservematerial (Vorratseiweiß) bezeichnet werden dürfen, wie etwa Stärkekörner, Glykogen oder Fett in pflanzlichen oder tierischen Zellen. Ich kann es nur auf eine nicht genügende Kenntnis der betreffenden Tatsachen beziehen, wenn MITRA das Gegenteil behauptet: „à proteïd matter (like that of the style) reserved as a food material in an adult animal is practically unknown in the animal kingdom“. Es steht nun meiner Ansicht nichts im Wege, auch dann von Vorratseiweiß zu sprechen, wenn, wie es beim Mehlwurm und offenbar auch bei den Muscheln der Fall ist, ein eiweißreiches Sekret im Darmlumen gallertig erstarrt, um allmählich wieder aufgelöst und verbraucht zu werden. Tatsächlich fungiert der aus Sekret und abgestoßenem Epithel bestehende Darmzylinder bei der Larve von *Tenebrio molitor* zurzeit der Verpuppung als Material für den Neuaufbau der Gewebe des sich entwickelnden Insektes; auch kann, wie sich namentlich aus den Untersuchungen von MITRA (l. c.) ergibt, nicht daran gezweifelt werden, daß der Kristallstiel der Muscheln an dem frei in die Höhlung des Magens hereinragenden dickeren Vorderende fortdauernd verflüssigt und bei dem Verdauungsvorgang verbraucht wird, ferner darf es wohl als sicher gelten, daß er unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen mehr oder weniger rasch eingeschmolzen und resorbiert wird. Dafür hat gerade MITRA sehr überzeugende Erfahrungen gesammelt (130, p. 593), indem er zeigen konnte, daß der Kristallstiel immer nur dann gut entwickelt gefunden wird, wenn die Muscheln Nahrung aufgenommen haben und sich im Verdauungszustand befinden. Es ergab sich bei seinen Versuchen auch, daß das Verschwinden und die Neubildung sich unerwartet schnell vollziehen.

Es kommt dazu noch der Umstand, daß ganz übereinstimmend mit dem Darmzylinder der Mehlwurmlarven die Substanz des Stieles reich ist an Verdauungsenzymen. Schon COUPIN (46) hat in einer allerdings sehr kurz gehaltenen Mitteilung die Ansicht ausgesprochen, daß der Kristallstiel als eine „Fermentanhäufung“ anzusehen sei. „On peut donc conclure, que la tige cristalline des Acephales est un suc digestif une sorte de comprimé de diastases, contenant beaucoup d'amylase, le tout noyé dans une matière muqueuse.“ Er konstatierte das Vorhandensein einer Amylase und einer Invertase (kein eiweißverdauendes Enzym). MITRA (l. c.) hat dies durchaus bestätigen können. Eine wässerige Lösung einiger Stiele verzuckerte Stärkekleister oder Glykogen in wenigen Minuten. Dagegen vermißte auch er auffallenderweise jede Wirkung auf Eiweißkörper. Seine Auffassung, daß der Globulinkörper des Kristallstieles dem amylolytischen Enzym selbst identisch sei, halte ich für ganz verfehlt. Der Umstand, daß die Temperatur, bei welcher die enzymatische Wirkung vernichtet wird, mit der zusammenfällt, bei welcher Koagulation des Eiweißkörpers eintritt, kann dafür durchaus nicht als beweisend gelten. An die Erfahrung, daß der Kristallstiel

der Lamellibranchier enzymhaltig ist, knüpft sich naturgemäß die Frage nach seiner Entstehung. Wenn man berücksichtigt, daß im Epithel des ganzen Verdauungstraktus sich, abgesehen von spärlichen, wahrscheinlich Schleim produzierenden Zellen, nur flimmernde Elemente finden, deren Sekretionstätigkeit mehr als zweifelhaft ist, lenkt sich die Aufmerksamkeit naturgemäß auf die Mitteldarmdrüse („Leber"), von der es als sicher gelten darf, daß sie ein wahrscheinlich wie bei anderen Mollusken eiweißreiches Sekret liefert. Nach Mitra läßt sich übrigens in der „Leber" (bei *Anodonta*) auch ein amylolytisches Enzym nachweisen. Im übrigen liegen ja freilich unsere Kenntnisse über die fermentativen Wirkungen des Lebersekretes der Muscheln noch sehr im argen. Immerhin erscheint die Vermutung wohl berechtigt, daß der Kristallstiel nicht sowohl als ein Sekret des Darm- resp- Cöcalepithels aufzufassen ist, sondern sozusagen ein Kondensationsprodukt der von der Mitteldarmdrüse gebildeten Absonderung darstellt. In allen den Fällen, wo der Stiel im Darm selbst, d. h. in der direkten Verlängerung des Magens, in den sich das Lebersekret ergießt, gelegen ist, steht einer solchen Deutung keinerlei Schwierigkeit entgegen, und es darf zugunsten derselben auch auf eine Beobachtung von Mitra hingewiesen werden, der einmal die ganze Achsenbildung des Kristallstieles bei *Anodonta* von durch ihr gelbes Pigment leicht kenntlichen Leberzellen durchsetzt fand (Fig. 318a). Aber auch dann, wenn der Stiel in einer besonderen Aussackung des Magens (Coecum) liegt, erscheint es ganz wohl denkbar, daß sich in diesem Divertikel das Sekret anhäuft und unter Voraussetzung einer gewissen Periodizität der Absonderung in konzentrischen Schichten ablagert. Bei der Untersuchung junger, neugebildeter Stiele von *Anodonta* fand Mitra die Schichtung nur im Vorderteil deutlich ausgeprägt, während die hinteren zwei Drittel innerhalb einer homogenen Scheide eine zähe, körnige Flüssigkeit enthielten, die offenbar erst ganz allmählich fest wird (Fig. 317 b).

Die „grünen" Austern. Für die Fragen der Muschelernährung und namentlich der Resorption sind eine Reihe von Erfahrungen von großem Interesse, welche man an den sogenannten „grünen Austern" von Marennes gemacht hat. Es handelt sich dabei um gewöhnliche Austern, welche gegen Ende September in die „Parks" bei Marennes eingesetzt werden, wo sie sehr bald „ergrünen". Schon im Oktober merkt man die ersten Anfänge, und dann nimmt während des Winters die grüne Farbe, die sich auf die Mundlappen, den Oesophagus, den größten Teil des Darmes (mit Ausnahme des Magens und desjenigen Darmteiles, welcher den Kristallstiel enthält), die Leber und die Kiemen erstreckt (Fig. 314) mehr und mehr zu, um dann im Frühling (März, April) wieder zu verschwinden. Da, wie schon erwähnt wurde, die Austern nur im Herbst und Winter Nahrung aufnehmen, so liegt es sehr nahe, die eigentümliche Verfärbung hiermit in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Man hat denn auch in der Tat eine besondere grüne Diatomeenform (*Navicula fusiformis* var. *ostrearia*) dafür verantwortlich machen wollen, welche in den Parks von Marennes in Masse vorkommt. (Del Puységur, (142), und Ray-Lankester, (111, 112). Der letztere will sich auch durch spektroskopische Untersuchung überzeugt haben, daß der grüne Farbstoff der Diatomeen (für den er

den Namen „Marennin") vorschlägt, und der der grünen Austern identisch ist.

Bei der histologischen Untersuchung der grün gefärbten Teile findet man im Epithel der Mundlappen, des Oesophagus, des Darmes und der Kiemen stets nur den dicht unter den Cilien gelegenen Teil der Flimmerzellen grün gefärbt, während die Schleimzellen immer farblos bleiben (Fig. 315 b). In der Leber, deren grüne Farbe in der Regel erst nach Alkoholbehandlung, wobei ein braunes Pigment extrahiert wird, deutlich hervortritt, sind die Befunde verschieden je nach der Zeit, in der man untersucht. Im Beginn des Ergrünens, wo die vorher genannten Flimmerzellen fast sämtlich schon kleine, grüne Körnchen im Vorderende erkennen lassen, findet man in den Leberzellen noch keine Spur des grünen Pigments, dagegen beobachtet man sehr häufig teils im Lumen der einzelnen Lobuli, teils im umgebenden Bindegewebe amöboïde Wanderzellen, die mit grünen Körnchen dicht erfüllt sind. Hat die grüne Färbung der Organe das Maximum erreicht, so erscheinen solche Granula auch in Menge in den eigentlichen Leberzellen, und zwar teils frei, teils noch eingeschlossen in Amöbocyten, so daß es den Anschein gewinnt, daß der Farbstoff in der Leber nicht autochthon entsteht, sondern von Phagocyten eingeschleppt wird. Grüne Amöbocyten sind denn auch keineswegs auf die Leber beschränkt, sondern kommen in großer Menge in der Epithelschicht des Darmes und der Kiemen, sowie im subepithelialen Bindegewebe vor (Fig. 315 b).

Was nun die Ursache des Ergrünens der Austern von Marennes betrifft, so sind darüber sehr verschiedene Ansichten geäußert worden. Die verbreitetste Anschauung war die, daß der grüne Farbstoff der Nahrung entstammen sollte, die der Hauptsache nach aus jenen Diatomeen besteht. Diese Meinung vertraten Puységur, Ray-Lankester und die meisten anderen Beobachter. Nach Pelseneer (137) und De Bruyne (32) wird das ziemlich grobkörnige grüne Pigment der Diatomeen bei der Verdauung frei, worauf es im Blute (wie es hineingelangt, ist nicht recht klar) von Leukocyten (Phagocyten) aufgenommen und durch Auswanderung derselben an der Körperoberfläche zur Ausscheidung gebracht wird. („Le pigment insoluble des *Navicula* passe dans le sang . . . les granulations pigmentaires insolubles constituent un produit naisible dans le sang . . . . elles sont mangées par les corpuscules sanguin. Ceux-ci passent dans les branchies et les palpes . . . . pénètrent alors entre les cellules de él'pithélium ou détruisent certaines d'entre elles de façon à arriver à la surface extérieure de l'organe.")

Daß tatsächlich bewegliche, mit grünen Körnchen beladene Zellen aus dem Oberflächenepithel auswandern, hat schon Ray-Lankester beobachtet, doch hielt er die betreffenden Elemente für einzellige Drüsen (Schleimzellen).

Von anderer Seite (Herdmann) wurde auch die Ansicht geäußert, daß das Ergrünen der Austern lediglich eine Krankheitserscheinung sei, die von der Leber ausgehe, was wohl sicher unzutreffend ist. Carazzi (35—37), der neuerdings den Gegenstand wieder ausführlich behandelte, kommt zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung und hält es für ausgeschlossen, daß das Ergrünen der Austern von Marennes mit der Aufnahme jener Diatomeen etwas zu tun habe. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die Tatsache, daß sich bei in-

tensiv gefärbten Exemplaren durchaus nicht immer grüne Diatomeen im Darme finden. Die große Beständigkeit der Färbung aber, die er im Gegensatze zu Puységur und Pelseneer fand, läßt diese Schlußfolgerung keineswegs als zwingend erscheinen. Er vertritt die Meinung, daß es sich bei dem Ergrünen lediglich um die Folge einer besonderen (chemischen) Beschaffenheit des Bodens resp. des darüber stehenden Wassers handelt, in das die gewöhnlichen Austern gebracht werden, dessen Eisengehalt dabei wesentlich in Betracht kommen soll. Seiner Ansicht nach liegt der „Marennin“-Bildung ein typischer Assimilationsprozeß zugrunde (? B.), bei welchem primär in den flimmernden Epithelzellen der sich färbenden äußeren und inneren Teile aus gelöst aufgenommenen Substanzen ein eisenhaltiger organischer Körper unbekannter Zusammensetzung gebildet wird, der dann weiterhin durch Vermittlung amöboïd beweglicher Zellen (Phagocyten) in die Leber gelangt. Hier sollen die von den Leberzellen aufgenommenen grünen Körnchen sehr eingreifende Umwandlungen (intracellulare Verdauung) erleiden, die darauf hinzudeuten scheinen, daß der gefärbten Substanz die Bedeutung eines Nährstoffes zukommt. Carazzi hat seine Folgerungen später auch noch durch Versuche gestützt, bei welchen Austern längere Zeit in Seewasser gehalten wurden, dem in entsprechendem Verhältnis Eisensalze ($FeSO_4$) zugesetzt worden waren und wobei sich herausstellte, daß zwar kein Ergrünen stattfand, wohl aber Eisen an gleichen Stellen in den Geweben nachweisbar war.

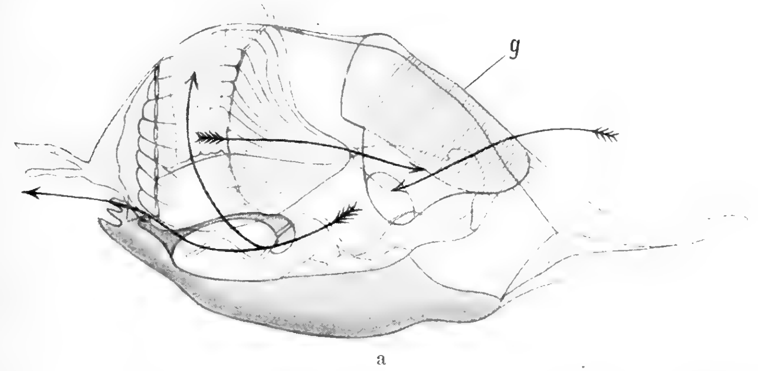
Sollte es sich herausstellen, daß die erwähnte Auffassung Carazzis (die ich freilich noch für durchaus unbewiesen halte) Berechtigung hat, dann läge hier ein Vorgang vor, der in doppelter Hinsicht geeignet wäre, unser volles Interesse in Anspruch zu nehmen. Einmal hätte man es mit einem unzweifelhaften Fall zu tun, wo entsprechend den Anschauungen von Pütter ein durch seine Färbung leicht kenntliches Assimilationsprodukt lediglich auf Kosten gelöster Substanzen des umgebenden Wassers nicht nur von Zellen des Verdauungstraktus, sondern auch vom Oberflächenepithel der Kiemen gebildet wird, wiewohl gleichzeitig auch geformte Nahrung aufgenommen wird. Andererseits aber würde es sich um ein sehr klares Beispiel dafür handeln, daß amöboïde Wanderzellen unter Umständen beim Transport von Assimilationsmaterial eine wesentliche Rolle spielen.

Ehe wir aber nichts Näheres über die chemische Beschaffenheit des „Marennins“ wissen, und ehe nicht durch Versuche mit filtriertem, Diatomeen-freiem Wasser von Marennes die Bedeutung derselben für das Ergrünen sicher ausgeschlossen ist, scheinen mir Zweifel durchaus berechtigt, um so mehr als von Lankester die Identität des Marennins mit dem grünen Austernpigment durch spektroskopische Untersuchung gut gestützt wurde.

Anhang: Die Tunicaten (Manteltiere).

Die Beziehungen, welche im Bau und der Entwicklung der Tunicaten zu den Wirbeltieren bestehen (sowie andererseits eine gewisse Aehnlichkeit mit siphoniaten Muscheln), mögen es rechtfertigen, wenn dieselben hier anhangsweise noch kurz besprochen werden.

Es handelt sich um eine Tierklasse, die in vieler Beziehung unser ganzes Interesse in Anspruch nimmt, und es gilt dies nicht zum mindesten auch von ihrer Ernährung, insbesondere der Art ihrer Nahrungsaufnahme. Was zunächst die freischwimmenden Salpen betrifft, so gibt STEUER (159a) an, daß sich im Darm hauptsächlich Diatomeen und Peridineen finden, doch sollen auch Radiolarien, Foraminiferen und sogar kleine Crustaceen aufgenommen werden. Einige Exemplare von *Salpa africana-maxima* aus dem stark verunreinigten Hafenwasser von Triest hatten den Darm derart mit Kohlenstaub gefüllt, daß der „Nucleus" (d. h. der Knäuel, in welchem Darm, Herz und Geschlechtsorgane zusammengedrängt liegen) nicht ohne Gefahr für das Messer in Schnitte zerlegt werden konnte (l. c.) Als typische Planktonfresser müssen nach LOHMANNS Untersuchungen



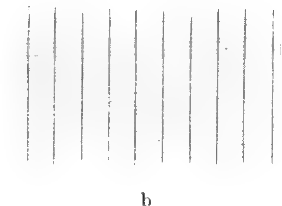


Fig. 319. a Seitenansicht eines Gehäuses von *Oikopleura albicans*. Der rechte Pfeil deutet die Bahn des eintretenden Wassers an; die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk (*g*), nach außen abgeschlossen. Der linke Doppelpfeil gibt die Bahn des die „Schwanzkammer" durchströmenden Wassers an, welches zum Teil (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung das Gehäuse als Strahl verläßt und es vorwärts treibt. zum Teil (obere Pfeilsspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den „Fangapparat" fließt und hier seiner Schwebekörper beraubt wird. Der mittlere Pfeil bezeichnet die Bahn des in den Kiemenkorb der Appendicularie eintretenden Nahrungsstromes. b Ein Teil des Gitters stark vergrößert (nach LOHMANN).

(122a) auch die ebenfalls freischwimmenden Appendicularien gelten, deren Vorderende von einem ungemein zarten, gallertigen Gehäuse umschlossen wird, welches von den Tieren ohne Schädigung verlassen werden kann und als ein richtiges feinstes Planktonfilter fungiert, so daß der genannte Forscher solche Appendiculariengehäuse direkt als bestes bis jetzt unübertroffenes Mittel zur Orientierung über das kleinste Plankton und zur Kritik anderer Methoden empfehlen konnte. Die beistehende Figur (Fig. 319a) zeigt nach LOHMANN die Seitenansicht eines solchen Gehäuses von *Oikopleura albicans*, in welches die Appendicularie in ihrer normalen Lage eingezeichnet ist. Die Pfeile geben die Hauptbahnen des im Gehäuse zirkulierenden Wassers an.

Von der Feinheit des Gitters, welches die Einströmungsöffnungen verschließt, gibt die Fig. 319b eine Vorstellung, welche einen Teil

desselben von einem 8 mm langen Gehäuse von *Oikopleura rufescens* darstellt. Bei den Arten dieser Gattung schwankt die Breite der Löcher zwischen 9—46 μ, die Länge zwischen 65—127 μ.

Infolge der Feinheit des Reusenapparates beschränkt sich der Tang der Appendicularien nur auf sehr kleine kugelige oder ei- bis spindelförmige Formen von durchschnittlich 3—20 μ Durchmesser. Man findet im Fangapparate vorwiegend und in großer Zahl nackte Chrysomonadinen, Gymnodinien, Monadinen und andere nackte Protisten, außerdem skelettragende Coccolithophoriden, Ruhesporen von *Chaetoceras*, kleinste Thalassiosiren und *Navicula*, ganz vereinzelt einmal einen Silicoflagellaten oder eine Radiolarie. Auffallend ist die große Zahl von Amöben, die in den Gehäusen gefunden wird. Lohmann zählte in einem einzigen nicht weniger als 1674 Stück. Von den gefangenen Organismen wird nur ein Teil mit dem Munde aufgenommen und verdaut, während der Rest im Fangapparat verbleibt und mit jedem abgeworfenen Gehäuse verloren geht. Im Darm fand Lohmann nur noch die Skelette, „die in eine feinkörnige bräunliche oder grünliche Masse eingebettet sind", von den bei weitem in der Ueberzahl aufgenommenen nackten Formen waren dagegen naturgemäß keine nachweisbaren Reste im Darm zu sehen. Es liefern, wie Lohmann sehr richtig bemerkt, diese Befunde, bei welchen ein unmittelbarer Vergleich zwischen der lebendigen Nahrung vor der Aufnahme in den Mund und den im Darm befindlichen Nahrungsresten möglich ist, einen sehr beachtenswerten Hinweis darauf, wie wenig es berechtigt ist, wenn Pütter in seinen Arbeiten über die Ernährung der Wassertiere immer wieder Gewicht legt auf die fehlenden oder unzureichenden Darmbefunde. Um welche Mengen von Mikroplankton es sich aber in Wirklichkeit handelt, geht am besten aus der quantitativen Untersuchung des Inhaltes frischer Appendicularien-Gehäuse hervor. Lohmann konnte feststellen, daß der Inhalt des Fangapparates annähernd nur den Rückstand von weniger als 100 ccm Wasser repräsentiert. Bei Untersuchung von 5 Gehäusen in Syrakus, von denen jedenfalls 2 zu *Oikopleura albicans* gehörten, fanden sich:

Individuenzahl pro Gehäuse	1	2	3	4	5
1. Skelettragende Organismen	1260	513	327	158	109
2. Skelettlose	660	1440	576	2004	1151
in Summa	1920	1953	903	2162	1260

Man sieht, daß die skelettlosen Formen meist bedeutend die skelettragenden an Zahl übertreffen. Dasselbe ergab sich auch bei Planktonzählungen in Kiel. Am 7. September 1905 fand Lohmann hier die Zahl der für *Oikopleura dioica* in Betracht kommenden planktonischen Mikroorganismen pro Kubikzentimeter Wasser 560; davon entfallen auf skelettragende Formen 111,5, für nackte 449,5. Rechnet man nun 2000 Zellen als Normalinhalt eines Fangapparates von *O. albicans*, so würde, wenn man eine gleiche Dichtigkeit der Nahrung wie bei Kiel annimmt, in dem gegebenen Falle eine *Oikopleura* schon nach Filtrierung von 4 ccm Wasser diesen Inhalt erreicht haben.

Literatur.

Mollusken.

1. **Baglioni, S.**, *Zur Kenntnis der physiologischen Wirkung des Cephalopodengiftes. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1908).*
2. — *Zur Physiologie des Geruchssinnes und des Tastsinnes der Seetiere (Versuch an Octopus). Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1909).*
3. **Barfurth, D.**, *Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Arch. f. mikrosk, Anat., Bd. 25 (1885), p. 259.*
4. — *Ueber den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 22 (1883), p. 473.*
5. — *Die Exkretionsorgane von Cyclostoma elegans. Zool. Anz., 1884, No. 175, p. 474.*
6. — *Der phosphorsaure Kalk der Gastropodenleber. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1884), p. 435.*
7. — *Die Leber der Gastropoden, ein Hepatopankreas. Zool. Anz., Bd. 3 (1880), p. 499.*
8. **Barrois, Th.**, *Le stylet cristallin des Lamellibranches. Revue biolog. du Nord de la France, Lille, T. 2 (1889/90), p. 209.*
9. **Bauer, Victor**, *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 19 (1909).*
10. **de Bellesme, Jousset**, *Recherches sur la foie des Mollusques céphalopodes. Compt. rend. Paris, T. 88 (1879), p. 304.*
11. — *Recherches sur la digestion chez les Mollusques céphalopodes. Compt. rend. Paris, T. 88 (1879), p. 428.*
12. **Bergh, L.**, *Beiträge zur Kenntnis der Acolidiaden. 4. Teil 1877. 5. Teil 1885, 8. Teil. Verhandl. d. Bot.-zool. Ges. zu Wien, Bd. 26, 27 u. 35 (1876).*
13. **Bergonzini, C.**, *Sulle glandole salivali degli Helix. Spallanzani, Riv. Sc. med. e nat., Modena, (2) Vol. 9 (1880).*
14. **Bernard, Cl.**, *Recherches sur une nouvelle fonction du foie. Ann. de Sc. nat. Zool., (3) T. 19 (1853), p. 331.*
15. — *Mémoire sur le pancréas. Suppl. aux Compt. rend. Paris, T. 1 (1856), p. 545.*
16. — *Leçons de Physiol. expér., 1856, T. 1, p. 101; T. 2, p. 487.*
17. **Bert, P.**, *Mémoire sur la physiologie de la Seiche. Extr. de Mém. de la Soc. de Sc. phys. et nat. de Bordeaux, T. 5 (1857); Compt. rend. Paris, T. 65 (1867), p. 300.*
18. **Biedermann, W.**, *und* **Moritz, P.**, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. II. Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersekret der Schnecken. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 219.*
19. — *III. Ueber die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken. Pflügers Arch., Bd. 75 (1899), p. 1.*
20. **Bojanus** *(als Anonymus), Okens Isis, Jena 1827, Taf. 9. (Kristallstiel von Anodonta.)*
21. **Bonardi, E.**, *Intorno all' azione saccarificante della saliva e della glicogenesi epatica in alcuni Molluschi terrestri. Boll. Sc. Pavia, Anno 5 (1883), p. 83.*
22. — *Contribuzione all' istologia del sistema digerente dell' Helix pomatia. Atti Accad. Sc. Torino, Vol. 19 (1883), p. 17.*
23. — *Ueber die saccharifizierende Wirkung des Speichels und über das Leberglykogen bei einigen Landschnecken. Zool. Jahresber., 3. Abt., 1883, p. 31.*
24. **Bottazzi, F.**, *e* **Enriques, P.**, *Sulle proprietà osmotiche delle glandole salivari posteriori dell' Octopus. Dal Labor. di Fisiol. della Stazione zool. di Napoli. Milano (Soc. Editrice Libraria) 1900.*
25. — *Contributions à la physiologie comparée de la digestion. Arch. ital. de Biol., Vol. 35 (1901), p. 317. — Lo Sperimentale, Anno 55, p. 75.*
26. **Bourquelot, E.**, *Recherches relatives à l'action des sucs digestifs des Céphalopodes sur les matières amylacées. Compt. rend. Paris, T. 93 (1881), p. 978.*
27. — *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Mollusques céphalopodes. Arch. de Zool. expér., (2) T. 3 (1882), p. 385.*
28. — *Recherches relatives à la digestion chez les Mollusques céphalopodes. Compt. rend. Paris, T. 95 (1882), p. 1174.*
29. **Briot, A.**, *Sur le rôle des glandes salivaires des Céphalopodes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 58 (1905).*
30. — *Sur le mode d'action du venin des Céphalopodes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 58 (1905).*
31. **Brüel, L.**, *Ueber die Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla mediterranea. Habilit.-Schrift Halle a. S., 1904.*

32. **de Bruyne, C.**, *De la phagocytose observée sur le vivant dans les branchies des Mollusques lamellibranches. Compt. rend. Paris, T. 116 (1893), p. 65.*
33. **Cadiat, L. O.**, *Sur la structure du foie des Invertébrés. Gazette méd. de Paris, 1878, p. 170.*
34. **Carazzi, D.**, *Sulla fagocitosi nei Lamellibranchi. Monit. Zool. ital., Anno 6 (1895), p. 52.*
35. — *Contributo all' istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. I. Ricerche sulle ostriche verdi. Mitteil. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 12 (1897), p. 381.*
36. — *II. Ricerche sull' assorbimento del ferro nell' Ostrea edulis. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 14 (1897), p. 117.*
37. — *Manuale di Ostricultura e Mitilicultura, Milano 1893.*
38. **Carl, S.**, *Die Flußperlmuschel und ihre Perlen. Verhandl. d. Naturwiss. Vereins Karlsruhe, Bd. 22 (1910).*
39. **Cattaneo, G.**, *Influenza del letargo sulle forme e i fenomeni delle cellule ameboidi negli invertebrati. Boll. Mus. Zool. Anat. Genova, 1892, No. 1.*
40. **Chatin, A.**, et **Muntz, A.**, *Étude chimique sur la nature et les causes du verdissement des Huitres. Compt. rend. Paris, T. 118 (1894) p. 17.*
41. **Chatin, J.**, *Du siège de la coloration chez les Huitres vertes. Compt. rend. Paris, T. 116 (1893), p. 1156.*
42. **Cohnheim, O.**, *Der Mechanismus des Darmresorption bei Octopoden. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 35 (1902).*
43. — *Weitere Mitteilungen über Eiweißresorption (Versuch an Octopoden). Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 35 (1902).*
44. **Collier, J.**, *General observations on Univalves. The Edinburgh New Phil. Journ., Vol. 6 (1829), p. 225.*
45. **Coste, P.**, *Voyage d'exploration sur le litoral de la France et de l'Italie. Industrie de Marennes, 2me éd., Paris 1861, p. 109.*
46. **Coupin, H.**, *Sur les fonctions de la tige cristalline des Acéphales. Compt. rend., T. 130 (1900), p. 1214.*
47. **Cuénot, L.**, *La fonction excrétrice du foie des Gastéropodes pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann et Moritz. Arch. de Zool. expér., (3) T. 7, Notes, p. 25—28.*
48. — *Études sur le sang et les glandes lymphatiques. Part. I: Arch. de Zool. expér., (2) T. 7 (1889), p. 1; Part. II: Ibid. T. 9 (1891), p. 13.*
49. — *Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. Arch. de Biol., T. 12 (1892), p. 1.*
50. — *Fonction absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. Arch. de Zool. expér., (4) T. 7 (1907), p. 227.*
51. — *L'excrétion chez les Mollusques. Arch. de Biol., T. 16 (1899), p. 49.*
52. **Dastre, A.**, *La chlorophylle du foie chez les Mollusques. Journ. de Physiol. et de Pathol. générale, T. 1 (1899), p. 111.*
53. — et **Floresco, N.**, *Fonction martiale du foie. Arch. de Physiol., (5) T. 10 (1898), p. 177.*
54. — — *Pigments hépatiques chez les invertébrés. Arch. de Physiol., (5) T. 10 (1898), p. 288.*
55. — — *Recherches sur les matières colorantes du foie et de la bile, Paris (G. Steinheil) 1899.*
56. **Deflendre, C.**, *La fonction adipogénique du foie dans la série animale. Journ. de l'Anat. et Physiol. Paris, T. 40 (1904).*
57. **Dietl, M.**, *Ueber die Speicheldrüsen von Eledone moschata. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., 1878, p. 58.*
58. **Drew, Gilman A.**, *The life history of Nucula delphinodonta. Quart. Journ. of Microsc. Sc., N. S. Vol. 44 (1901), p. 356.*
59. **Edwards Milne, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, V, Paris 1859.*
60. **Egger, E.**, *Ioannetia Cumingii, Inaug.-Diss. Wiesbaden, 1887. (Kristallstiel.)*
61. **Ellermann, W.**, *Ueber die Struktur der Darmepithelzellen von Helix. Anat. Anz., Bd. 16 (1899).*
62. **Enriques, P.**, *Il fegato di Molluschi e le sue funzioni. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 15 (1901), p. 281.*
63. **Falloise, A.**, *Contribution à la physiologie de la digestion. Arch. internat. Physiol., T. 3 (1906).*
64. **Fischer, H.**, *Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, publ. par Giard, T. 24 (1892), p. 1.*

65. ***Fredericq, L.***, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, (2) T. 46 (1878), p. 761; Arch. de Zool. expér., T. 7 (1878), p. 578.*
66. — *La digestion des matières albuminoïdes chez quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér., T. 7 (1878), p. 213.*
67. — *Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulg.). Arch. de Zool. expér., T. 7 (1878), p. 578.*
68. ***Frenzel, Joh.***, *Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. 2. Teil, 1. Hälfte: Spezielle Morphologie des Drüsenepithels der Lamellibranchiaten, Prosobranchier und Opisthobranchier. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 60 (1893) p. 317.*
69. — *Ueber die sogenannten Kalkzellen der Gastropodenleber. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883), p. 323.*
70. — *Ueber die Mitteldarmdrüse der Mollusken. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 25 (1885), p. 48.*
71. — *Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken. Nova Acta Leop.-Carol., 1. Teil, Bd. 48 (1886), p. 84.*
72. ***v. Fürth, O.***, *Vergleichend-chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903. p. 182—222.*
73. ***Gartenauer, H. M.***, *Ueber den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden, Inaug.-Diss. Straßburg, 1875.*
74. ***Geddes, P.***, *On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 10 (1879), Part 11.*
75. ***Geyer, D.***, *Die Weichtiere Deutschlands. Naturwiss. Wegweiser, Sammlung gemeinverständl. Darstellungen, herausgeg. von K. Lampert, Bd. 6 (1910), Stuttgart (Strecker & Schröder).*
76. ***Griffiths, E.***, *Chemico-physiological investigations on the Cephalopod-liver and its identity as a true pancreas. Chem. News, Vol. 51 (1885), p. 160; vgl. auch Chem. News, Vol. 48, p. 37.*
77. — *On the nephridia and liver of Patella vulgata. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 42 (1887), p. 392.*
78. — *The salivary gland of Sepia offic. and Patella. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 44 (1888), p. 327.*
79. ***Haseloff, J.***, *Ueber den Kristallstiel der Muscheln nach Untersuchung verschiedener Arten der Kieler Bucht, Inaug.-Diss. Kiel, 1888.*
80. ***Hazay, J.***, *Die Molluskenfauna von Budapest. III. Biol. Teil. Malakol. Blätter von L. Pfeiffer, Cassel, N. F. Bd. 4 (1881).*
81. — *Die Molluskenfauna von Budapest, mit besonderer Berücksichtigung auf die embryologischen und biologischen Verhältnisse. II. Biol. Teil, Cassel 1881, p. 159.*
82. ***Hecht, E.***, *Contributions à l'étude des Nudibranches. Mém. Soc. zool. France, T. 8 (1895).*
83. ***Hedon, E.***, *Dictionnaire de Physiologie par Richet, Article „Digestion", T. 4 (1900), p. 939.*
84. ***Heinrich, H.***, *Ueber den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden. Ztschr. f. Naturwiss., Stuttgart, Bd. 77 (1904).*
85. ***Henri, V.***, *Études des ferments digestifs chez quelques invertebrés. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903).*
86. ***Henze, M.***, *Ueber den Kupfergehalt der Cephalopodenleber. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 33 (1901).*
87. — *Ueber das Vorkommen freier Asparaginsäure im tierischen Organismus. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 34, p. 348.*
88. — *Chemisch-physiologische Studien an den Speicheldrüsen der Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905).*
89. ***St. Hilaire, C.***, *Untersuchungen über den Stoffwechsel in der Zelle und in den Geweben. I. Travaux de la Soc. Imp. d. Nat. de St. Pétersbourg, T. 33 (1903), p. 173.*
90. — *Sur la fonction de foie des Crustacées et des Mollusques. Revue Sc. nat. St. Pétersbourg, Année 4 (1893), p. 114.*
91. ***Hoek, P. P. C.***, *De voortplantingsorganen van de Oester etc. Tijd. Nederl. Dierk. Ver., Suppl. Deel 1 (1883), p. 113.*
92. ***Huxley, Th.***, *Morphology of the cephalous Mollusca. Philos. Transact., 1853, p. 60, pl. 5, fig. 16—17.*
93. — *Manual of the anatomy of invertebrate animals, London 1877.*
94. ***Hyde, Ida***, *Beobachtungen über die Sekretion der sogenannten Speicheldrüsen von Octopus macropus. Ztschr. f. Biol., Bd. 35 (1897), p. 26.*
95. ***v. Jhering, H.***, *Zur Kenntnis der Saccoglossen. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 58 (1892), p. 35.*

96. **Joubin, L.**, *Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires. Arch. de Zool. expér., (2) T. 5, Suppl. 1887—90.*
97. — *La seiche officinelle (Sepia offic.). Zool. descriptive; anat., histol. et dissection des formes typiques d'invertébrés, Paris, T. 2 (1900), p. 508.*
98. **Jourdain, S.**, *Sur les causes de la viridité des Huitres. Compt. rend. Paris, T. 116 (1893), p. 408.*
99. **Karsten, H.**, *Disquisitio microscop. et chimica hepatis ac bilis Crustaceorum et Molluscorum. Nova Acta Leop.-Carol., (21) Bd. 1 (1845), p. 318.*
100. **Krause, R.**, *Die Speicheldrüsen der Cephalopoden. Ctbl. f. Physiol., Bd. 9 (1895), p. 273.*
101. — *Ueber Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden. Sitz.-ber. d. Berl. Akad., 1897, p. 1085.*
102. **Krukenberg, F. W.**, *Vergleichend-physiologische Vorträge, I, Heidelberg 1886.*
103. — *Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchiern. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 402.*
104. — *Die Verdauungsvorgänge bei einigen Cephalopoden und Pulmonaten. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 2.*
105. — *Ueber die Enzymbildung in den Geweben und Gefäßen der Evertebraten. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 338—365.*
106. — *Notizen zur Literatur über die vergleichende Physiologie der Nutritionsprozesse. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 418.*
107. — *Weitere Studien über die Verdauungsvorgänge bei Wirbellosen. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 1. Abt., 1879, p. 58.*
108. — *Untersuchungen bitter schmeckender Evertebratenlebern resp. deren Sekrete auf Gallensäuren. Vergl.-physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abt., 1882, p. 175.*
109. **Lacaze-Duthiers, H.**, *Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé (Pleurobranchus aurantiacus). Ann. d. Sc. nat., (4) T. 11 (1857), p. 199.*
110. **Lange, A.**, *Ueber Bau und Funktionen der Speicheldrüsen bei den Gastropoden. Anat. Hefte v. Merkel-Bonnet, Bd. 19 (1902).*
111. **Lankester-Ray, E.**, *Phagocytes of green Oysters. Nature, Vol. 48 (1893), p. 75.*
112. — *On green Oysters. Quart. Journ. Microsc. Sc., (2) Vol. 26 (1885), p. 71.*
113. **Lebert, H.**, *Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. Müllers Arch., 1846, p. 435.*
114. **Leuckart, J.**, *Lehrb. der Anatomie der wirbellosen Tiere, 1847.*
115. — *und* **Bergmann**, *Anat.-physiol. Uebersicht des Tierreiches, 1855.*
116. **Leussen, J.**, *Système digestif de la Neritina fluviatilis. La Cellule, T. 16, p. 177.*
117. **Levy, M.**, *Zoochemische Untersuchungen der Mitteldarmdrüse (Leber) von Helix pomatia. Ztschr. f. Biol., Bd. 27 (1890), p. 398.*
118. **Leydig, F.**, *Ueber Cyclas cornea. Müllers Arch., 1855, p. 47; Lehrb. d. Histol., 1857.*
119. — *Ueber Paludina vivipara. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 2 (1850), p. 125.*
120. **Livon, Ch.**, *et* **Briot, A.**, *Le suc salivaire des Céphalopodes est un poison nerveux pour les Crustacées. Compt. rend. Soc. Biol., T. 58 (1905), p. 878.*
121. — *Recherches sur la structure des organes digestifs des Poulpes. Journ. de l'Anat. et Physiol. Paris, T. 17 (1881).*
122. **List, F.**, *Die Mytiliden. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, 27. Monogr. (1902).*
122a. **Lohmann, H.**, *Ueber den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresuntersuchungen. N. F. Abt. Kiel, Bd. 7 (1902).*
123. **Lotsy, J. P.**, *The food of the Oyster, Clam and Ribbed Mussel. U. St. Comm. Fish and Fisheries Rep. for the year ending June 30 1893, p. 375.*
124. **MacMunn, C. A.**, *On the gastric gland of Mollusca and decapod Crustacea, its structure and fonction. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 64 (1899), p. 436.*
125. — *Ueber Enterochlorophyll und andere Pigmente. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 35, p. 132 u. 378; Vol. 38, p. 132.*
126. — *On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crustacea, its structure und function. Philosoph. Transact., Vol. 193 (1900), p. 1—34.*
127. — *Observations on the colouring matters of the so called bile of Invertebrates. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 35 (1883), p. 132; Vol. 38, p. 319.*
128. **Maly, R.**, *Notizen über die Bildung freier H_2SO_4 und einige andere chemische Verhältnisse der Gastropoden, besonders von Dolium. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 81 (1880).*
129. **Meckel, H.**, *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch., 1846, p. 11.*
130. **Mitra, J. B.**, *The cristalline style of Lamellibranchia. Quart. Journ. microsc. Sc., N. S. Vol. 44 (1901), p. 591.*

131. **Möbius, K.**, *Trypanosoma Balbiani im Kristallstiel schleswig-holsteinischer Austern. Zool. Anz., Bd. 6 (1886).*

132. **Monti Rina,** *Sulla fina struttura dello stomaco dei Gasteropodi terrestri. Rend. Ist. Lomb. Sc. Milano, Vol. 32, p. 1086.*

133. — *Struttura delle ghiandole salivari dei Gasteropodi. Mem. del R. Ist. Lomb. di Sc. e Lettere, (3) Vol. 18 (1899), Fasc. 7, p. 115.*

133a. **Müller, Erich,** *Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darmkanale. Pflügers Arch., Bd. 83 (1901), p. 619.*

134. **Panceri, P.**, *Gli organi e la secrezione dell' acido solforici nei Gasteropodi. Atti della Reale Accad. Napoli, Vol. 4 (1869), No. 10.*

135. — *Nouvelles observations sur la salive de Mollusques gastéropodes. Ann. de Sc. nat.. Zool., (5) T. 10 (1868), p. 89.*

136. — *et* **de Luca,** *Recherches sur la salive et sur les organes salivaires de Dolium. Compt. rend. Paris, T. 65 (1867), p. 577 et 712; Ann. de Sc. nat., Zool., (5) T. 8 (1867), p. 82.*

137. **Pelseneer, P.**, *La phagocytose défensive chez les huitres vertes. Bull. Soc. Malak. Belgique, T. 27 (1892), p. LXII.*

138. **Poli, J. H.**, *Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome, Parmae, T. 1 et 2 (1791—1827).*

139. **Preyer, W.**, *Die Schwefelsäureausscheidung bei Meeresschnecken. Naturwiss. Wochenschr., Berlin, Bd. 5 (1890), p. 481.*

140. — *Ueber das für Speichel gehaltene Sekret von Dolium galea. Sitz.-ber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. in Bonn, 1866, p. 6.*

141. **Prouho, H.**, *Observations sur les mœurs de l'Italia elegans. Arch. de Zool. expér., (3) T. 1 (1893), p. 105.*

142. **Puységur, G.**, *Notice sur la cause du verdissement des Huitres. Revue marit. colon. Paris, T. 64 (1880), Livre 221.*

143. **Rawitz, B.**, *Ueber den feineren Bau der hinteren Speicheldrüsen der Cephalopoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 39 (1892), p. 596.*

144. **Redeke, H. C.**, *Het voedsel der Zeeuwsche oesters. Rapp. over de oorzaken van den achter uitgang in hoedanigkeit van de Zeeuwsche oester uitgebracht door den Wetenschappelijken adviseur in Visscherijzaken, Dr. P. P. Hoeck, 1902, p. 104. s'Gravenhage, Gebr. van Cleef.*

145. **Röhmann, E.**, *Einige Beobachtungen über die Verdauung der Kohlehydrate bei Aplysien. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13 (1899), p. 156.*

146. **Ryder, J.**, *Supplementary note on the coloration of the blood corpuscles of the Oyster. 10 Rep. U. S. Comm. Fish and Fisheries 1882, 1884, p. 801.*

147. — *On the cause of the greening of the Oysters. Proceed. Acad. N. Sc. Philadelphia, 1892, p. 352.*

148. **Sabatier, A.**, *Anatomie de la Moule commune. Ann. de Sc. nat., Paris, (6) T. 5 (1877).*

149. **Schlemm, J.**, *De hepate ac bile Crustaceorum et Molluscorum, Berlin 1844 (Diss.).*

150. **Schmidt, O.**, *und* **Marshall, W.**, *Brehms Tierleben, 3. Aufl., Bd. 10 (1893).*

151. **Schoenlein, R.**, *Ueber Säuresekretion bei Schnecken. Ztschr. f. Biol., Bd. 36 (1898), p. 523.*

152. **Schulze, F. E.**, *Bau und Bedeutung des sogenannten Kristallstieles der Lamellibranchier. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1890, p. 42.*

153. **Semon, R.**, *Ueber den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1890), p. 80.*

154. **Semper, C.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8 (1857), p. 340.*

155. — *Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1868).*

156. **v. Siebold, C. Th.**, *Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Tiere, Berlin 1848.*

157. **Simroth, H.**, *Ueber den Verdauungskanal der Weichtiere. Ber. d. Naturforsch. Ges. zu Leipzig, 1899/1900, p. 41.*

158. — *Bemerkungen zu H. Semons Aufsatz über die Ausscheidung freier H_2SO_4 bei Schnecken. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1890), p. 287.*

158a. — *Gastropoden und Acephalen. Erg. d. Plankton-Exped., Bd. 2, F. d u. e (1895 u. 1896).*

159. **Stahl, E.**, *Pflanzen und Schnecken. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 22 (1888), p. 575.*

159a. **Steuer, A.**, *Planktonkunde, Leipzig (B. G. Teubner) 1910.*

160. **Stübel, H.**, *Zur Frage der Eiweißverdauung der Landpulmonaten. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1909), p. 1.*

161. **Swammerdam, J.**, *Bibel der Natur, Leipzig 1752, Kap. 2. u. 7.*

162. **Trinchese, S.**, *Anatomie della Caliphylla mediterranea. Mem. Accad. di Sc. Bologna, (3) Vol. 7 (1876).*
163. — *Un nuovo genere della famiglia degli Eolididaei. Ann. Mus. civ. Genova, Vol. 2 (1872), p. 95.*
164. **Troschel, F. H.**, *Ueber den Speichel von Dolium galea. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 63 (1854), p. 170; Monatsber. d. Berliner Akad., 1854, p. 486; Ann. d. Physik u. Chem., Bd. 93 (1854), p. 614.*
165. — *Das Gebiß der Schnecken, Berlin 1856—1858.*
166. — *und* **Bödecker,** *Pharmakol. Ctbl., 1854, p. 771.*
167. **Vigelius, E.**, *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden. Verhandel. d. Koninklijke Akad. van Wetenschappen, Bd. 22 (1881); Zool. Anz., 1881, p. 431.*
168. **Vigier, P.**, *Sur le rôle de salivaires glandes des Céphalopodes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 58 (1905).*
169. **Vogt, C.** *und* **Yung, E.**, *Lehrb. d. prakt. vergl. Anat., Bd. 1 (1888).*
170. **Voit, C.**, *Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 10 (1860). p. 470.*
171. **Vulpian, J.**, *Sur la présence de cristaux d'oxalate de chaux dans la tige crystalline de la Moule (Mytilus). Compt. rend. Soc. Biol., (4) T. 4 (1867), p. 115.*
172. **Willem, V.**, *Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. Bull. Sc. France-Belgique, T. 31 (1898).*
173. **Will, J. G. Fr.**, *Ueber die Gallenorgane wirbelloser Tiere. Müllers Arch., 1848, p. 502.*
174. **Yung, E.**, *Contribution à l'histoire physiologique de l'escargot 1887. Mémoires couronnées et Mém. des Savants étrangers publ. par l'Acad. Roy. de Bruxelles, T. 49 (1887), p. 1—116.*
175. **Ziegler, H. E.**, *Die Entwicklung von Cyclas cornea. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, p. 551.*

Elfter Teil.

Die Ernährung der Fische.

Indem wir uns nun der ersten Klasse der Wirbeltiere zuwenden, muß gleich von vornherein bemerkt werden, daß, wenn man von den karnivoren und omnivoren Säugetieren absieht, unsere Kenntnisse der Ernährungsphysiologie hier kaum minder dürftig und lückenhaft sind als bei den Wirbellosen, ein Umstand, der um so bedauerlicher ist, als viele Fragen der Ernährungsphysiologie des Menschen aufs innigste mit solchen bei niederen Wirbeltieren verknüpft sind. Entsprechend dem Plane des vorliegenden Handbuches werde ich mich im folgenden hauptsächlich auf diese letzteren beschränken und von den Säugetieren nur die Pflanzenfresser ausführlicher behandeln.

A. Anatomie.

Schon bei der untersten Klasse der Wirbeltiere, den Fischen, tritt der sehr einheitliche Bau des Verdauungsapparates klar hervor, und bei aller Verschiedenheit im einzelnen finden wir hier doch nicht annähernd so weitgehende Differenzen, wie bei den Wirbellosen. In schematisch einfacher Weise finden wir den Darmkanal bei *Amphioxus* entwickelt; er entspringt am schädellosen Vorderende mit einer spaltförmigen äußeren Oeffnung (Mund), die von einem Kranz starrer Cirren umstellt erscheint, sonst aber unbewehrt ist, und endet in geradem Verlaufe ganz hinten seitlich von der Medianlinie in dem kleinen After (Fig. 320). Der weiteste vordere Abschnitt des Darmrohres ist zum Atmungsorgan (Kiemendarm) umgebildet und dementsprechend links und rechts von zahlreichen Kiemenspalten durchbrochen, zwischen denen elastische Stäbe ein festes Gerüst bilden. Auf der rechten Seite des Tieres bildet der Darm etwa in der Mitte seines Verlaufes einen gelbgrünlich gefärbten Blindsack, die Leber.

Auch bei den Cyclostomen durchzieht der Verdauungskanal in ziemlich gleichförmiger Entwicklung (ohne Magenbildung) den Körper in gerader Richtung von vorn nach hinten. Mittels des auf der Bauchseite des Kopfes gelegenen Mundes können sich diese Tiere an andere Fische festsaugen, wobei der Mund völlig kreisrund begrenzt erscheint („Cyclostomen"). Die weite, trichterförmige Mundhöhle ist mit (bei *Petromyzon*) dunkelgelb gefärbten Hornhöckern (sogenannten „Zähnen") ausgekleidet (Fig. 321) und führt nach hinten in den engen Pharynx. Im Grunde des Mundtrichters liegt die Zunge, die, ebenfalls mit spitzen Hornzähnchen bewaffnet, wie der Stempel einer Spritze vor- und rückwärts bewegt

werden kann und so das Ansaugen ermöglicht. Ihre Form ist die eines langen Zylinders, der durch ein außerordentlich kompliziertes System von Muskeln bewegt wird, bezüglich dessen Einzelheiten auf die ausgezeichnete Arbeit von Fürbringer (26) verwiesen werden muß. Im weiteren Verlauf ist der Darm zunächst ganz von der sehr mächtig entwickelten Leber eingehüllt und zeigt in seinem ganzen Verlauf eine longitudinale Einstülpung der Schleimhaut (Typhlosolis), die namentlich jenseits der Leber stark hervortritt und die Darmhöhle fast ausfüllt. Sie entspricht dem „Spiraldarm" der Selachier.

Bei diesen finden wir zum erstenmal den sonst für alle Wirbeltiere charakteristischen, zum Erfassen der Nahrung geeigneten Kieferapparat, der, aus einem Visceralbogen (Kieferbogen) hervorgegangen, sich mit dem Schädel immer so verbindet, daß ein unterer Abschnitt (Unterkiefer, Mandibulare) freibeweglich bleibt (Fig. 322 A, *u*), während der obere (Palato-Quadratum) als Oberkiefer (*o*) meist mit der Unterfläche des Schädels artikuliert, aber auch mit der gleichfalls am Schädel beweglich eingelenkten oberen Hälfte (Hyomandibulare) des zweiten Visceralbogens (*II*, Zungenbeinbogen) verbunden ist, dessen untere Hälfte als Zungenbein bezeichnet wird. Vor dem Kieferbogen (*I*) liegen Knorpelstücke: ein Paar zusammengehöriger, in Ober- und Unterlippe eingebettet (*b*, *c*), und ein vor diesen liegender oberer (*a*) erscheinen als Rudimente anderer Visceralbogen (Lippenknorpel). Sowohl das Palatoquadratum, wie der Unterkiefer tragen speziell bei den Haien eine außerordentlich kräftige Zahnbewaffnung. Bei den Stören (Ganoiden) erscheint der Oberkiefer-Gaumenapparat (Palatoquadratum) nebst dem Unterkiefer ganz vom

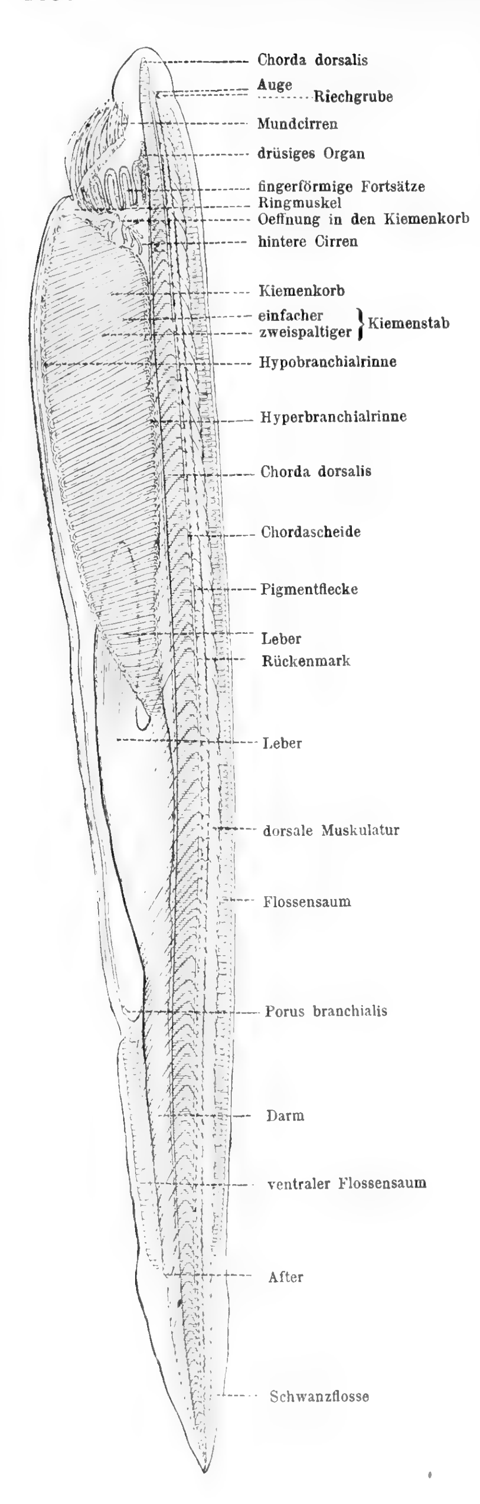


Fig. 320. *Amphioxus lanceolatus*, junges Tier (nach einem mikroskopischen Präparat gezeichnet). (Nach Kükenthal.)

Schädel losgelöst und hängt nur durch Vermittlung des Hyomandibulare, das nun eine Art Stiel bildet (Kieferstiel) mit demselben zusammen (Fig. 322 B).

Im Gegensatze zu den Cyclostomen erscheint der Darmkanal bei den Selachiern schon äußerlich deutlich gegliedert, und ist namentlich die Magenabteilung meist sehr entwickelt. Man pflegt bei den Haifischen am Magen zwei Partien zu unterschieiden, den ausgedehnten voluminösen absteigenden Schenkel, in welchem sich die Nahrung oft in sehr großer Menge anhäuft, und den aufsteigenden engen Schenkel, welcher durch den gut ausgebildeten Pylorus in den Darm weiterführt; dieser aufsteigende Schenkel ist verschieden gut ausgebildet, gewöhnlich fast leer, bei *Raja* enthält er hier und da ebenfalls, aber wenig Nahrungsbrei, ebenso wie bei *Torpedo*; auch ist er bei diesen relativ kurz und weit im Vergleich zu *Scyllium*. (WEINLAND, 127.) Der Darm, in welchen der Pylorus überleitet, ist mit einer „Spiralklappe“ im Innern ausgestattet (Fig. 323a, b, c).

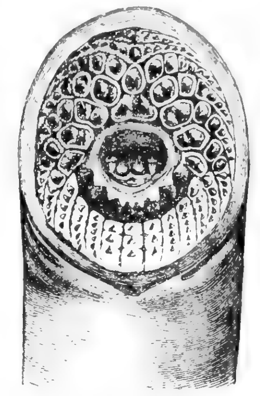


Fig. 321. Mund von *Petromyzon marinus* mit Hornzähnen, im Hintergrund die Zunge (nach GEGENBAUR).

Es ist bemerkenswert, daß bei den Selachiern der Magen etwa ebenso lang ist wie der Darm, während bei den meisten Wirbeltieren sonst das Darmrohr ein Vielfaches der Körperlänge mißt. Dieser Unterschied wird vielleicht durch die Spiralklappe oder Falte im Darm der Selachier ausgeglichen. (WEINLAND.)

Auch bei vielen Teleostiern (Knochenfischen) zeigt der Verdauungstraktus eine ganz entsprechende Anordnung (Fig. 323 d), nur mit dem Unterschiede, daß hier wie bei den Ganoiden oft am Pylorus am Uebergang vom Magen zum eigentlichen Darm eine große Zahl dickwandiger Blindsäcke (Appendices pyloricae) entwickelt sind. Eine sehr bemerkenswerte Ausnahme bilden die Cyprinidae (Karpfen), indem hier ein Magen vollständig fehlt. Im vordersten Teil sehr eng (Oesophagus), erweitert sich das Darmrohr plötzlich, ohne weiterhin durch Einschnürungen oder durch sonst verschiedenen Bau eine Magenbildung anzuzeigen.

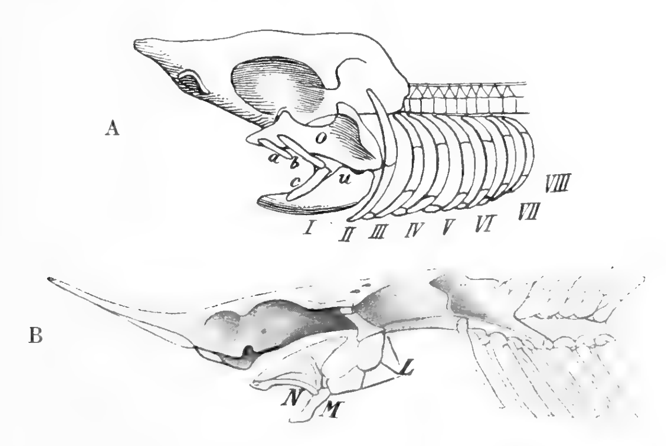


Fig. 322. A Selachierschädel (Schema). *o* oberer, *u* unterer Abschnitt des Kieferbogens (*I*), *II* Zungenbeinbogen, *III—VIII* Kiemenbogen (nach GEGENBAUR). B *Acipenser ruthenus*. Schädel und Anfang der Wirbelsäule nach Entfernung der Hautknochen. *M* Unterkieferstück *N* Palato-Quadratum (Oberkiefergaumenapparat), *L* Hyomandibulare (nach J. MÜLLER).

Hier, wie überhaupt bei allen Fischen, welche keinen gesonderten Magen besitzen, fehlen auch Appendices pyloricae. Die Zahl solcher in den Dünndarm mündenden Divertikel schwankt in den einzelnen Fällen innerhalb weiter Grenzen (2 bis mehrere Hundert, vgl. Oppel, 72, I und II, p. 543). Bei manchen Fischen (besonders Scomberoïden) verbinden sich zahlreiche Blinddärmchen nicht nur allmählich zu einer geringen Anzahl in das Duodenum einmündender Stämme, sondern die Coeca selbst werden oft noch durch Bindegewebe und Gefäße so innig zusammengehalten, daß ihre Masse das Aussehen einer Drüse erhält (*Acipenser*).

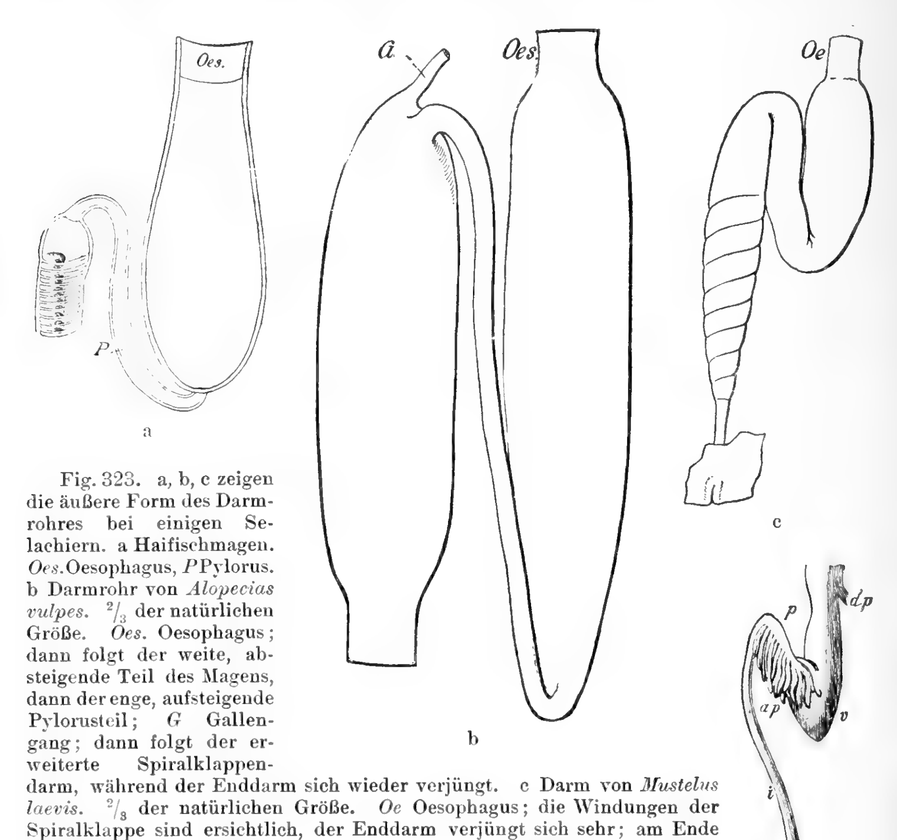


Fig. 323. a, b, c zeigen die äußere Form des Darmrohres bei einigen Selachiern. a Haifischmagen. *Oes.* Oesophagus, *P* Pylorus. b Darmrohr von *Alopecias vulpes.* $^2/_3$ der natürlichen Größe. *Oes.* Oesophagus; dann folgt der weite, absteigende Teil des Magens, dann der enge, aufsteigende Pylorusteil; *G* Gallengang; dann folgt der erweiterte Spiralklappendarm, während der Enddarm sich wieder verjüngt. c Darm von *Mustelus laevis.* $^2/_3$ der natürlichen Größe. *Oe* Oesophagus; die Windungen der Spiralklappe sind ersichtlich, der Enddarm verjüngt sich sehr; am Ende des Darmes ein Stück der äußeren Haut mit der Oeffnung der Kloake. d Darm von *Trachinus radiatus* (nach Gegenbaur). *v* Magen, *p* Pylorus, *dp* Ende des Schwimmblasenganges, *ap* Appendices pyloricae, *i* Dünndarm.

Wie überall ist auch bei den Fischen die Länge des Darmes in sehr auffälliger Weise abhängig von der Art der Nahrung, und es erscheint dies namentlich bei den Cypriniden im Vergleich z. B. zu den Salmoniden sehr auffällig. Der Darm verläuft bei jenen nicht gerade, sondern liegt, in mehreren Windungen aufgerollt, in der Leibeshöhle, was an sich schon darauf hindeutet, daß die Karpfen nicht ausschließlich Fleischfresser sind, sondern sich auch von Pflanzenkost nähren. Im übrigen ist der Darmkanal bei den meisten Fischen verhältnismäßig sehr kurz; so beträgt beispielsweise das Verhältnis der Körper- zur Darmlänge beim Hecht, *Abramis Brama*, Rotauge, Schlei, Döbel 1 : 1, beim Zander, Barsch, Aal 3 : 2, bei der Karausche 2 : 3, bei *Pelecus cultratus* 6 : 5, dem Wels 11 : 8. Nur bei wenigen

Arten übertrifft der Darm den Körper erheblich an Länge, so bei *Cyclopterus lumpus* der Ostsee um das 6—10-fache.

Besonderer Erwähnung bedarf noch der überaus komplizierte, der Nahrungsaufnahme dienende Kieferaparat der Knochenfische. Auch hier werden der Unterkiefer (*mld* Fig. 324 A u. B) und indirekt auch die als Oberkiefer neu hinzugekommenen Teile (Maxillare *i* und Praemaxillare *g*) von einem Kieferstiel getragen, welcher aus der Verschmelzung zweier Knochen hervorgeht, von denen der eine aus dem Palatoquadratknorpel (der noch bei den Ganoïden als Oberkiefer fungiert) entsteht, während der andere (Hyomandibulare) dem oberen Stück des primitiven Zungenbeinbogens der Selachier entspricht und die Artikulation des Kieferstieles mit dem Schädel vermittelt. Im weiteren Sinne sind an der Bildung des Kieferapparates auch noch die Flügelbeine (Pterygoïde) beteiligt.

Eine viel größere Verbreitung als bei den Selachiern, wo eigentliche Zähne auf die beiden Kiefer (Palatoquadratum und Mandibulare) beschränkt sind, erlangen Zahnbildungen bei den Teleostiern. Außer den Kieferknochen (Maxillare und Praemaxillare) können hier die Gaumenbeine, der Vomer, das Parasphenoïd, das Zungenbein und selbst die Kiemenbogen Zähne tragen. Von der Wirkung dieser unzähligen Zahnspitzen kann man sich am besten eine Vorstellung bilden, wenn man den Finger in das geöffnete Maul eines toten Raubfisches, etwa eines Hechtes, einführt. Man fühlt dann leicht bei dem Versuch, ihn wieder herauszuziehen, wie die nach rückwärts gerichteten Zähne sich dagegenstemmen. So wird es begreiflich, daß ein Entfliehen der einmal gepackten Beute aus dem zähnestarrenden Rachen eines Haifisches oder eines räuberischen Teleostiers kaum möglich ist. Man wird daher die Bedeutung der Fischzähne vor allem in dem Erfassen und Festhalten lebender Beutetiere erblicken müssen, sie dienen nicht der mechanischen Zerkleinerung der Nahrung (dem Kauen), sondern es handelt sich zumeist um typische „Fangzähne“, wie etwa unter den Reptilien bei den Krokodilen oder unter den Säugetieren bei den Zahnwalen. Doch scheinen Ausnahmen vorzukommen, wie denn schon der erstaunliche Formenreichtum der Fischzähne auf sehr mannigfaltige Anpassungen ihrer Funktion hinweist. Von breiten, plattenartigen Gebilden bis zu langen und feinen stachel- oder borstenartigen Formen finden sich alle Uebergangsstufen, ja selbst bei demselben Tier können die einzelnen Zahngruppen verschiedene Formen besitzen (Fang- oder Hundszähne, Mahlzähne, Wimper- oder Bürstenzähne und Hechelzähne). Bei manchen Fischen, unter den Süßwasserfischen beim Hecht, können die großen Zähne bei geschlossenem Maul nach innen umgeklappt werden.

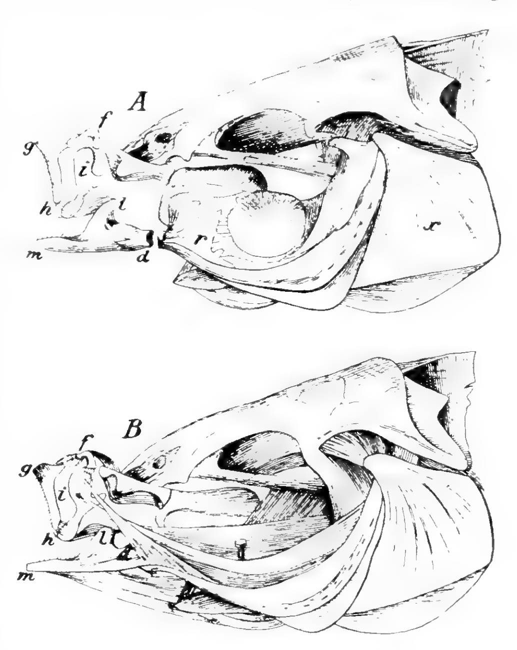
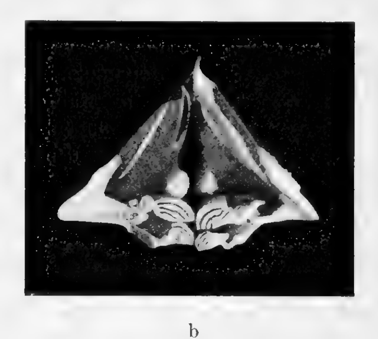


Fig. 324. A Kopfskelett des Karpfens. *gh* Zwischenkiefer (Praemaxillare), *i* Oberkiefer, *f* Zwischenstück, *mld* Unterkiefer, *hl* Bandverbindung, *r* Quadratbein, *k* Kiemendeckel. B Muskeln des Kieferapparates (nach V. Graber).

Bei den Karpfen fehlen Zähne am Kieferapparat, dagegen finden sich solche in einer, zwei oder drei Reihen am unteren Schlundknochen, dem gegenüber am Gaumen ein festes elastisches Polster aus verhornten Zellen liegt, gegen welches die Schlund knochen beim Kauen arbeiten (Fig. 325).



a



b

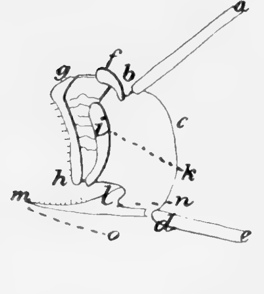


c

Fig. 325. Schlundknochen verschiedener Cypriniden: a von *Scardinius erythrophthalmus,* b von *Cyprinus carpio,* c von *Leuciscus virgo* (nach Lampert).

Bei den Ganoïden und Teleostiern wirken die auf den Seiten der Kiemenbogen sitzenden Zähne als ein Gitterwerk (Kiemenfilter), welches den Austritt festerer Teile durch die Kiemenspalten verhütet (vgl. später). Zähne mit breiten Kauflächen, welche sich bei manchen Fischen ganz hinten am Eingang in den Schlund (auf dem hintersten Kiemenbogen) finden und die man daher als Schlundkiefer bezeichnen könnte, sollen, wie V. Graber (28) meint, dazu dienen, die zwischen ihnen befindlichen festen Nahrungskörper mit großer Gewalt so lange zu drücken und zu pressen, bis sie das Schlundrohr bequem passieren können.

Die Art der Bewegung des Maules, welches bei den Knochenfischen, wenn geschlossen, meist nicht gerade nach vorn, sondern mehr oder weniger nach aufwärts gerichtet erscheint, läßt sich aus der Vergleichung der beistehenden Figuren (Fig. 326) leicht erkennen. Das Oeffnen geht von einem zwischen Unterkiefer und Zungenbein, welches letztere mit dem Hyomandibulare in Verbindung steht, ausgespannten Muskel (*mo*) aus, der zunächst den Unterkiefer herabzieht. Indem sich dieser senkt, zieht er zugleich den Ober- und Zwischenkiefer (Maxillare und Praemaxillare), die unter sich sowie mit dem Unterkiefer durch eine äußerst elastische Haut verbunden sind, nach vorn, und zwar mittels eines



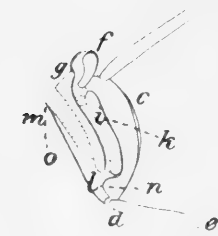


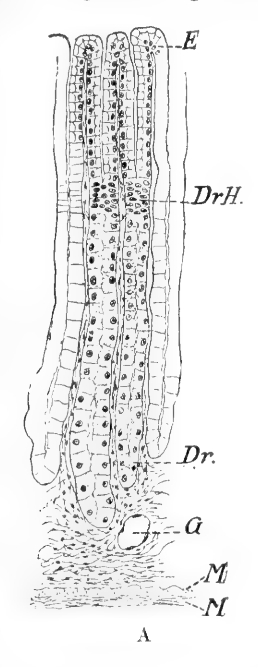
Fig. 326. Zur Erläuterung des Oeffnens und Schließens des Fischmaules. *hg* Zwischenkiefer, *i* Oberkiefer, *f* Zwischenstück, *ba* und *de* Schädel, *ml* Unterkiefer, *mo* Herabzieher des Unterkiefers, *ik* Rückzieher des Oberkiefers (nach V. Graber).

Ligamentes, welches (beim Karpfen) einen hakenförmigen Fortsatz des Unterkiefers (*l*) mit dem unteren Ende des Oberkiefers und andererseits wieder mit dem Praemaxillare verknüpft. Dabei wird die an sich schon bedeutende Erweiterung der Mundhöhle noch durch die ansaugend wirkende Lüftung der Kiemendeckel unterstützt, welche mit dem Kieferapparat eng verbunden sind. Das Maul schließt sich dann um die gefaßte Beute fest zusammen, indem, wie bei allen Wirbeltieren, der Unterkiefer durch einen besonderen Muskel (*nl*) wieder gehoben wird, der an dem erwähnten Fortsatz ansetzt und weit hinten am Hyomandibulare und Flügelbein inseriert. Derselbe Muskel besorgt aber auch das Einklappen der oberen Kieferteile, wobei die genannte Bandverbindung wesentlich ist. Doch gibt es für dieselben auch noch besondere Schließ- oder Anziehmuskeln (*ki*).

B. Histologie.

a) Magen und Darm.

Die histologische Untersuchung des Darmkanales beansprucht gerade bei den Fischen besonderes Interesse, weil es in vielen Fällen nur mit ihrer Hilfe gelingt, physiologisch ungleichwertige Abschnitte, deren Abgrenzung sich äußerlich nicht



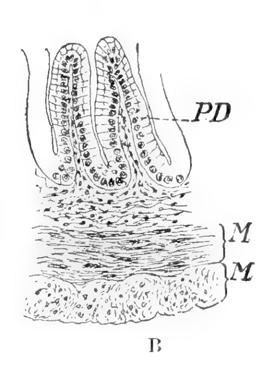


Fig. 327. Magen vom Fuchshai (*Alopecias vulpes*). A Fundusdrüsenregion. *E* Epithel, *DrH* Drüsenhalszellen, *Dr* Drüsengrundzellen, *G* Gefäß, *M* Ring- und Längsschicht der Muscularis mucosae. B Pylorusdrüsenregion. *PD* Pylorusdrüsen (nach OPPEL.)

oder nur wenig ausprägt, zu unterscheiden. Den primitivsten Verhältnissen begegnen wir naturgemäß wieder beim *Amphioxus*, bei welchem der ganze Darm einschließlich des die Leber vertretenden Blindsackes mit Flimmerepithel ausgekleidet erscheint. Jede Zelle trägt nur eine Geißel, und man findet sie oft erfüllt von hellen Körnern verschiedener Größe, die nach C. SCHNEIDER (107) als Assimilationsprodukte zu deuten wären. Nach demselben Autor lassen sich auch Drüsenzellen unterscheiden, die aber nur im sekreterfüllten Zustande (runde Körner) deutlich zu erkennen sind. Die Zellen der im Leben grünlich gefärbten Leber unterscheiden sich nur durch etwas beträchtlichere Größe. Das Darmepithel der Cyclostomen setzt sich nach SCHNEIDER aus drei verschiedenen Zellarten zusammen: Stäbchen-, Wimper-

und Drüsenzellen (mehrzellige Drüsen fehlen). Erst bei den Selachiern erscheint die Schleimhaut des „Magens“ in der für alle höheren Wirbeltiere charakteristischen Weise differenziert, indem in derselben dicht nebeneinander stehende Schlauchdrüsen auftreten, die sich, nur kürzer und schmäler, auch noch im Pylorusabschnitt finden (Fundusdrüsen und Pylorusdrüsen nach Oppel, 72, I). Die Fundusdrüsen, welche den ganzen weiten Teil des Magens einnehmen, lassen (beim Fuchshai *Alopecias vulpes*) einen Drüsenhals (Fig. 327) und einen Drüsengrund erkennen und münden in tiefe Gruben, welche vom Oberflächenepithel ausgekleidet werden. Die Halszellen sind viel kleiner als die stark körnigen Drüsengrundzellen. Was das Oberflächenepithel betrifft, so handelt es sich hier wie bei allen Wirbeltieren um das charakteristische „Pfropfepithel“, d. h. Zylinderzellen, von denen jede im vorderen Abschnitt chemisch differenziert erscheint, in Form einer hyalinen Kappe, die gegen die untere Partie der Zelle nur undeutlich abgegrenzt ist. Demgegenüber ist der vor dem Magen gelegene kurze Darmabschnitt (Oesophagus) durch den Mangel aller drüsigen Gebilde (abgesehen von schleimsezernierenden Becherzellen) ausgezeichnet, was damit in Uebereinstimmung steht, daß die aufgenommene Nahrung bei den Selachiern, wie bei fast allen im Wasser lebenden niederen Wirbeltieren, bis zum Verlassen des Oesophagus keinerlei chemisch verändernd wirkenden Einflüssen ausgesetzt erscheint. „Die Zähne erfassen die Beute, zertrümmern die harten Schalen der Mollusken, die Panzer der Kruster; Schleim wird sezerniert und umhüllt die verschiedenen Bestandteile der Nahrung, die durch den lediglich die Rolle eines muskulösen Zuleitungsschlauches spielenden Oesophagus in den Magen gleitet, wo sie der ersten Phase der Verdauung unterliegen.“ (Petersen, 76.) Im Spiraldarm macht sich immer eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung durch Bildung von Falten, Zotten und Krypten geltend, welche mit einem durchwegs gleichartigen Zylinderepithel, untermischt mit Schleimzellen, überkleidet sind. Drüsen fehlen vollkommen.

Während der Magen der Selachier und Ganoïden ausnahmslos durch wohlentwickelte Drüsen charakterisiert erscheint, fehlen solche in manchen Fällen bei Teleostiern (Cyprinoiden, Labriden, Gobiiden, Blenniiden, *Syngnathus* und *Cobitis*), welche demnach als magenlos gelten müssen. Die Ausführungsgänge der Leber und des Pankreas münden in solchem Falle gleich hinter dem Kiemendarm, so daß also der Schlund unmittelbar in den Darm übergeht. Von diesem aus erstreckt sich bei den Cyprinoiden (Karpfen) nach vorn über den Abschnitt, der bei andern Fischen dem Magen entspricht, eine kontinuierliche Schicht gewöhnliches Zylinderepithel mit schön entwickeltem Cuticularsaum und zahlreichen zwischengelagerten Becherzellen.

Im übrigen zeigen die Magendrüsen der Knochenfische im allgemeinen gleichen Bau, wie jene der Selachier, auch macht sich, wie bei diesen, meist ein deutlicher Unterschied zwischen „Fundus- und Pylorusdrüsen“ bemerkbar, welche letztere sich in der Regel dadurch auszeichnen, daß die Zellen in ihrem Aussehen mehr dem Oberflächenepithel gleichen (Fig. 328), während die Elemente der Fundusdrüsen eine mehr rundliche Form haben und zahlreiche Granula enthalten. Eine Differenzierung in zwei Zellarten wie bei Säugetieren (Haupt- und Belegzellen) ist in keinem Falle zu konstatieren, es sei denn, daß man die sogenannten „Halszellen“ in diesem Sinne deuten wollte. Zwischen dem Oberflächenepithel und den eigentlichen Drüsenzellen finden sich nämlich, wie bei Selachiern, so auch bei vielen Knochenfischen besondere Zellen entwickelt, die Oppel als „Halszellen“ den „Drüsengrundzellen“ gegenübergestellt hat, welche letztere wohl als die eigentlichen sezernierenden Elemente bezeichnet werden müssen.

Gestützt auf die äußere Aehnlichkeit der Drüsengrundzellen der niederen Wirbeltiere (speziell des Frosches) mit den Belegzellen der Säuger, sprach zuerst Heidenhain die Ansicht aus, daß beide Zellarten sich auch funktionell entsprechen.

In der Tat bestehen solche Aehnlichkeiten, dieselben sind jedoch keine so tiefen, daß sie für einen Beweis, daß Grund- und Belegzellen identisch sind, als ausreichend angesehen werden könnten. Demungeachtet versuchte neuerdings OPPEL (73, 74) mit Berücksichtigung der ganzen vorliegenden Literatur, sowie umfassender eigener Studien, den erwähnten Gedanken zur Basis einer Theorie zu machen, die allerdings geeignet erscheint, die sehr wechselnden Strukturverhältnisse der Fundusdrüsen

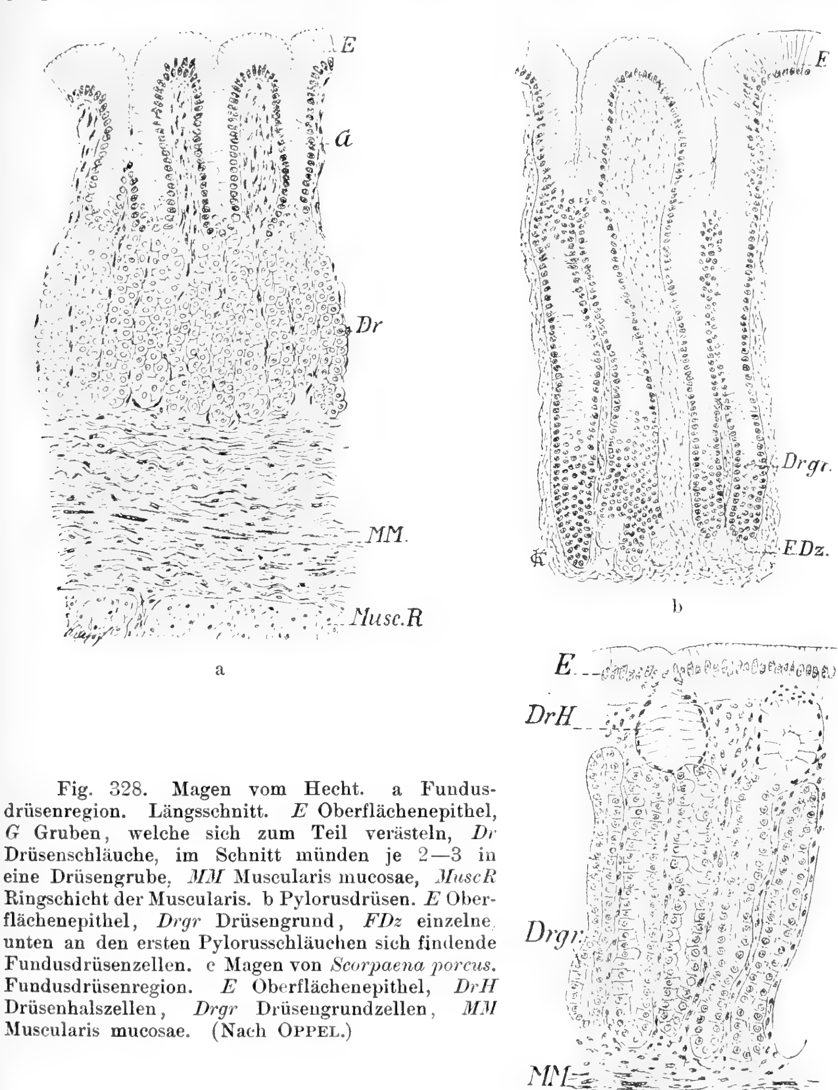


Fig. 328. Magen vom Hecht. a Fundusdrüsenregion. Längsschnitt. *E* Oberflächenepithel, *G* Gruben, welche sich zum Teil verästeln, *Dr* Drüsenschläuche, im Schnitt münden je 2—3 in eine Drüsengrube, *MM* Muscularis mucosae, *MuscR* Ringschicht der Muscularis. b Pylorusdrüsen. *E* Oberflächenepithel, *Drgr* Drüsengrund, *FDz* einzelne unten an den ersten Pylorusschläuchen sich findende Fundusdrüsenzellen. c Magen von *Scorpaena porcus*. Fundusdrüsenregion. *E* Oberflächenepithel, *DrH* Drüsenhalszellen, *Drgr* Drüsengrundzellen, *MM* Muscularis mucosae. (Nach OPPEL.)

verschiedener Tiere unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, obschon er selbst die großen Schwierigkeiten keineswegs verkennt, welche einer derartigen Auffassung von physiologischer Seite entgegenstehen. Kurz gesagt, würden hiernach die Hauptzellen der Säuger den Halszellen der niederen Wirbeltiere, die Belegzellen dagegen den Grundzellen entsprechen. Das

einfachste Verhalten bieten die Fische und Amphibien und die meisten Reptilien dar. Hier reihen sich an das die Magengruben bildende Oberflächenepithel die hellen Halszellen an, während die Grundzellen gekörnt sind. Bei den Selachiern sind die ersteren klein und niedrig (vgl. Fig. 326), bei Teleostiern dagegen oft groß, bisweilen blasig mit an die Basis gedrücktem Kern (becherzellenähnlich), so z. B bei *Scorpaeana porcus* (Fig. 328 c).

Beim Stichling (*Gasterosteus trispinatas*) soll nach Langley die Verteilung der Körnchen in den Drüsen- und Grundzellen im Hungerzustande und nach Nahrungsaufnahme verschieden sein, indem letzterenfalls die Granula aus den basalen Abschnitten der Zellen verschwinden und sich nach dem Lumen der Drüsen hin ansammeln. Nicht unbemerkt mag bleiben, daß bei *Uranoscopus scaber*, einem der Familie der Trigliden angehörigen Fisch, die Magendrüsen gruppenweise beisammenstehen; auch findet sich hier eine dicke, subepitheliale Bindegewebsschicht entwickelt (Oppel, 72, I, p. 82, Fig. 98), welche von den engen Ausführungsgängen durchsetzt wird.

Im Gegensatz zum „Magen" ist der Darm bei den Fischen immer drüsenlos. Bei vielen niederen Formen (abgesehen von *Amphioxus*) finden sich noch typische Flimmerzellen im Darmepithel, und sie müssen hier, wie Oppel bemerkt, soweit es sich um Befunde an erwachsenen Tieren handelt, „als uraltes Erbstück" aufgefaßt werden. Bei *Petromyzon Planeri* zeigt auch der Magen sowie der Darm und der Gallenblasengang ein deutliches Cilienspiel (nach Leydig, 58, wimpert auch der Darm von Haiembryonen); desgleichen finden sich bei *Petromyzon fluviatilis* im Dünndarm nur Flimmerzellen, die nach Edinger (18) in mehrfacher Schicht gelagert sein sollen. Auch im Darm einiger Teleostier finden sich noch Flimmerzellen, besonders auch in den Appendices pyloricae (*Rhombus aculeatus*, *Syngnathus acus*). Außerdem tragen die Zellen um die Mündungen der letzteren herum sehr häufig Flimmerhaare. Zwischen den Epithelzellen finden sich immer zahlreiche schleimabsondernde Becherzellen.

Sehr bemerkenswerte Verschiedenheiten machen sich im Darm der Fische bezüglich des Reliefs der Schleimhaut geltend, welches hier, wie überhaupt bei den Wirbeltieren, die resorbierende Oberfläche vergrößert. Es war daran zu denken, ob die zu beobachtenden Verschiedenheiten nicht hauptsächlich von der Verschiedenheit der Nahrung abhängen, wie es bei Vögeln und Säugetieren der Fall zu sein scheint. Eine darauf gerichtete, sehr eingehende Untersuchung von Eggeling (19) hat jedoch für eine solche Annahme zunächst keine Stütze geliefert. Es muß erwähnt werden, daß bei den Fischen eine eigentliche Zottenbildung nicht oder doch nur in unvollkommener Weise entwickelt vorkommt. In den meisten Fällen handelt es sich nur um ein mehr oder weniger ausgeprägtes Faltensystem, wobei Längsfaltung als die primitivste, auf Vergrößerung der Oberfläche gerichtete Einrichtung gelten darf. Bei Selachiern und zahlreichen anderen Fischen werden solche Längsfalten durch Querfalten unter Erzeugung von Kryptenbildung von wechselnder Form und Tiefe untereinander verbunden. Ihre höchste Ausbildung erreicht diese Art von Oberflächenentwicklung bei den Teleostiern. Die beistehenden Abbildungen (Fig. 329), zeigen an einigen Beispielen die großen Unterschiede, welche hier obwalten. Während bei *Perca fluv.*, *Scorpaena porcus*, *scrofa*, *Merlucius*, den Siluriden und *Anguilla* die Längsfaltung vorwiegt, sehen wir in der Mehrzahl der Fälle durch Entwicklung von mehr oder weniger zahlreichen Querverbindungen ein zierliches Gitterwerk entstehen (*Trigla*, *Box*, *Mullus*, *Cyprinus*, *Tinca* u. a.). Unter den Cypriniden zeichnet sich der Darm von *C. carpio* durch ein Faltennetz mit besonders tiefen und engen Maschen aus, wie es sich ähnlich auch noch bei *Tinca tinca* findet. Nach Pilliet (77) sollen bei Fischen, bei welchen die Magendrüsen rudimentär sind oder fehlen, die Falten der Darmschleimhaut besonders kompliziert sein. Eine

sehr starke Oberflächenentwicklung zeigt auch der Darm der Esocidae (Hechte). „Anscheinend handelt es sich um sehr hohe, netzförmig untereinander verbundene Schleimhautfalten, die dicht aneinander liegen, meist keine bestimmte Richtung erkennen lassen und am Beginne des Darmes durch tiefe Einschnitte in zottenähnliche Fortsätze gespalten sind; diese sind auch krausenartig in sich gefaltet.“ Ganz abweichende Verhältnisse bieten die Mugiliden. Hier finden sich keine Falten, sondern feine, zottenartige Erhebungen, die nach dem Ende des Darmes hin immer kürzer werden und im Rectum nur kurze, plumpe, kleine Dornen darstellen (Fig. 329 d). Solche zottenartige Bildungen sind außerdem noch bei vielen anderen Knochenfischen aus den verschiedensten Familien und mit der verschiedensten Ernährungsweise beschrieben worden (*Sargina*, *Echeneis naucrates*, Teuthidae, Ammodytidae u. a.). Es sind auch Fälle bekannt, wo die Darminnenfläche glatt oder fast ganz glatt erscheint (*Pagurus spinifer*, *Lethrinus bungus*, *Holocentrun*, *Echeneis remora*, *Cottus gobio*, *Gadus morrhua*, *Merlangus* u. a.), aber auch

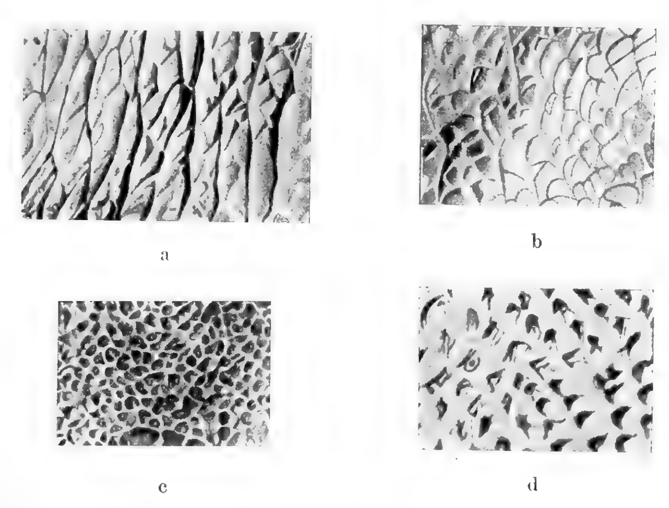


Fig. 329. Darmrelief verschiedener Fische. a Dünndarm von *Scorpaena scrofa*, b Dünndarm von *Trigla lyra*, c Dünndarm von *Cyprinus carpio*, d Enddarm von *Mugil cephalus* (nach EGGELING).

hier läßt sich eine Beziehung zur Ernährungsweise nicht erkennen. Demungeachtet kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die geschilderten Differenzen des Schleimhautreliefs mit der physiologischen Funktion in jedem einzelnen Falle zusammenhängen, nur sind wir vorläufig noch nicht in der Lage, dies genauer festzustellen, und bedarf es „noch weiter ausgedehnter Untersuchungen, die die gesamten überaus mannigfaltigen Verhältnisse des Darmkanales und die noch sehr unvollständig bekannten Vorgänge bei der Verarbeitung der Nahrung durch die Verdauungsorgane der Knochenfische berücksichtigen“, um hier klar zu sehen.

Wo bei den Fischen (Teleostier) Appendices pyloricae entwickelt sind, da müssen dieselben als echte Darmausstülpungen gelten, und dem entspricht auch ihr feinerer Bau, indem die sie innen auskleidende Schleimhaut nicht nur in bezug auf ihr Oberflächenrelief, sondern auch hinsichtlich der Beschaffenheit des Zylinderepithels durchaus mit der Schleimhaut des Darmteiles übereinstimmt, in welchen sie münden. Mehrfach hat man einen Flimmersaum beobachtet (vgl. OPPEL, 72, II, p. 549).

Der Enddarm zeigt bei den Fischen in der Regel keine erhebliche Verschiedenheit seines Baues (Ganoiden und Teleostier). Die Krypten werden bei

manchen tiefer und schmaler, bleiben aber bis fast zur Analöffnung mit Zylinderepithel und Becherzellen bedeckt. Bei den Selachiern dagegen schwindet das Zylinderepithel und wird durch geschichtetes Plattenepithel ersetzt, zwischen dessen Elementen Becherzellen eingestreut liegen.

b) Die äußeren Drüsen des Darmes.

Mundhöhlendrüsen (Speicheldrüsen) fehlen den Fischen gänzlich, wenn man von einzelligen Schleimdrüsen (Becherzellen) absieht. Nur für die Petromyzonten sind nach Oppel (72, III, p. 509) von neueren Forschern beglaubigte Angaben über Mundhöhlendrüsen gemacht worden, doch scheinen genauere Untersuchungen nicht vorzuliegen. Wie allen Wirbeltieren, kommt auch den Fischen ausnahmslos eine Leber zu und bildet in den meisten Fällen ein sehr voluminöses Organ, dessen äußere Form große Verschiedenheiten aufweist, während der feinere Bau die weitgehendste Uebereinstimmung zeigt. Wenn man von dem schon oben beschriebenen Leberdivertikel von *Amphioxus* absieht, dessen Struktur sich von der des Darmes nicht wesentlich unterscheidet, so läßt sich sagen, daß die Leber aller übrigen Fische (Cyclostomen, Selachier und Ganoiden) aus einem Netzwerk anastomosierender Schläuche besteht, „welche ein Balkenwerk bilden, durch dessen Maschen wir uns das Gerüst der Blutgefäße hindurchgesteckt denken müssen, so daß das eine Netzwerk die Lücken des anderen ausfüllt. Die Gallenkapillaren zeichnen sich durch ihre Feinheit aus, liegen streng axial in den Drüsenschläuchen und sind hin und wieder mit kleinen knopf- oder pilzförmigen Aussackungen besetzt.“ (Braus.)

Sehr eigenartige Verhältnisse bietet nach den vorliegenden Angaben die Leber der Petromyzonten dar, indem die bei der Jugend-(Larven-)Form (*Ammocoëtes*) vorhandene Gallenblase nebst dem Ausführungsgang beim erwachsenen Tier (*P. fluviatilis*) vollständig verschwinden soll, was schon Rathke (85, 86) und Joh. Müller fanden und alle späteren Beobachter bestätigten. Die grünlich gefärbte Leber von *Ammocoetes* zeigt in ausgezeichneter Weise tubulösen Bau [die Zellen sollen nach Renaut (90) in ihrer Innenzone reichlich Fetttröpfchen enthalten] (Fig. 330 A); bei der Umwandlung in *Petromyzon* verschwinden die Tubuli, die Zellen füllen sich mit Fett, und das ganze, aus einem kompakten Gewebe bestehende Organ nimmt eine rötlichgelbe Farbe an.

Wenn man die Gallenbereitung auch bei den Fischen als eine der wichtigsten Funktionen der Leber bezeichnen darf, so erscheint die letzterwähnte Tatsache in hohem Grade auffallend, und ich werde auf diesen Punkt später noch zurückkommen.

In noch höherem Maße als die Leber von *Petromyzon* ist die der Selachier und Ganoïden durch ihren enormen Fettgehalt ausgezeichnet. „Namentlich die Leber von *Chimaera*, von der schon Leydig berichtet, daß das Fett beimEinschneiden in Tropfen herausquillt, ist im wesentlichen ein großer Transack“ (Braus). Dies ist auch der Grund der großen Schwierigkeiten, welche der Untersuchung des feineren Baues entgegenstehen. Aehnlich wie bei Myxinoiden zeichnen sich auch bei den Selachiern die einzelnen Zellen der Leber durch ihre Größe aus und gehören jedenfalls zu den größten in der Wirbeltierreihe. Dabei sind sie außerordentlich arm an Protoplasma. Die Kerne liegen wandständig in einem schmalen Plasmasaum (bei *Acanthias vulgaris*); der übrige Zelleib setzt sich aus sehr dünnwandigen, großen oder auch winzigen Waben zusammen, die alle prall mit Fett gefüllt sind.“ (Braus.) Zwischen den Gefäßen liegen die der Größe der Zellen entsprechend dicken Leberschläuche, und in ihrem Zentrum erkennt man die feinen Lumina der Gallenkapillaren.

Günstigere Verhältnisse bieten die Knochenfische (besonders der Aal), deren Leber wieder sehr deutlich tubulösen Charakter mit axialen Gallenkapillaren zeigt. Auch bei manchen Knochenfischen (Schellfischarten) ist die Leber außerordentlich fettreich und gilt daher z. B. bei *Lota vulgaris* (Trüsch) als besonderer Leckerbissen. Die Leberzellen des Aales (Fig. 330 B) sind nach SHORE und JONES (110) von mittlerer Größe und namentlich am freien, dem Lumen der Gallenkapillaren zugewendeten Ende reich von Granulis durchsetzt. Beim Karpfen bildet die Leber drüsige Bänder, die sich in mannigfaltigen Schlingungen dem Darm anlegen, beim Barsch (*Perca fluviatilis*) wieder ist sie ein voluminöses Organ von brauner Farbe, das sich bis zum Ende des Magenblindsackes erstreckt; die Gallenblase, die den Fischen niemals fehlt, liegt hier der Hinterfläche an, ist birnförmig und durch ihre braune Farbe leicht kenntlich. Ihr Ausführungsgang mündet fast

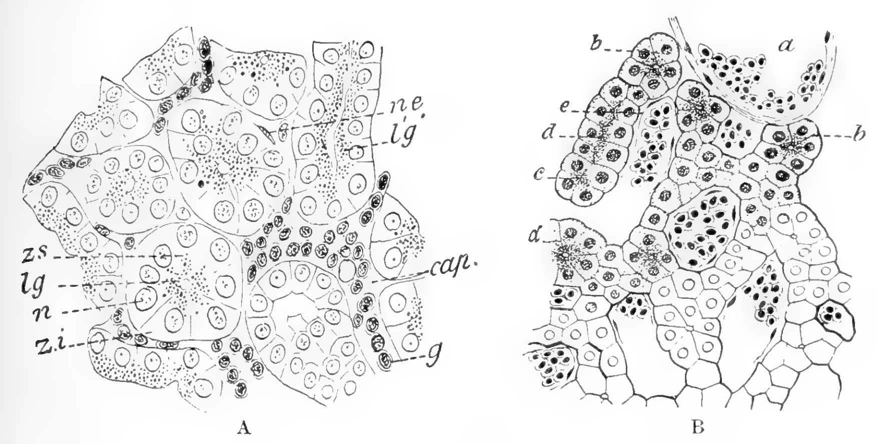


Fig. 330. A Leber von *Ammocoetes branchialis*. *lg* Leberzellenschläuche im Querschnitt, *l'g'* ebensolche im Längsschnitt, *n* Kern, *zs* gekörnte Innenzone, *zi* Außenzone der Leberzellen, *cap* Blutkapillaren, *g* rote Blutkörperchen derselben, *ne* Endothelkerne der intertrabekulären Blutkapillaren. (Nach RENAUT.) B Leber vom Aal. *a* Querschnitt eines größeren Blutgefäßes (wahrscheinlich Vena hepatica-Wurzel, *b* quergeschnittene Leberschläuche, *c* Lumen eines Leberschlauches, *d* Leberschlauch im Längsschnitt, *e* mit Kern versehene Endothelwand einer Blutkapillare. (Nach SHORE und JONES.)

unmittelbar hinter dem Pylorus, den Oeffnungen der Appendices gegenüber in den Darm. (Beim Hecht öffnet sich der Ductus choledochus 1—2 cm von der Valvula pylorica entfernt.) Von den Lebergängen, welche die Galle nach außen führen, mündet nur ein einziger in die Blase nahe ihrem Grunde, die übrigen münden in den Gallengang. (VOGT und YUNG.)

Pankreas. Sehr eigenartige, auch vom physiologischen Gesichtspunkte aus höchst interessante Verhältnisse bietet die Bauchspeicheldrüse der Fische. Entgegen früheren Anschauungen hat sich herausgestellt, daß sie denselben, wie überhaupt allen Wirbeltieren (abgesehen von *Amphioxus*) ausnahmslos zukommt, aber freilich oft in so eigentümlicher Anordnung, daß ihr früheres Uebersehen wohl entschuldbar ist, indem oft nur die genaueste mikroskopische Untersuchung ihr Vorhandensein enthüllt. „Bald finden wir sie als eine einheitliche, schon dem Makroskopiker ins Auge fallende Drüse, die mit einem oder mehreren längeren oder kürzeren Ausführungsgängen in den Darm mündet, bald tritt das Pankreas in Form von zahlreichen, durch die ganze Bauchhöhle zerstreuten kleinen und kleinsten Drüschen auf. (Vgl. OPPEL, 72, III, p. 832, Fig. 528.) In anderen Fällen kriecht es an den Blutgefäßen entlang, diese oft als Scheide umhüllend, ja es dringt mit den Blut-

gefäßen in die Leber ein und durchwächst minenartig die Substanz der Leber, den Gefäßen folgend, in den verschiedensten Richtungen. Im geraden Gegensatze zu diesem Fall steht, daß das Pankreas auch auf die unmittelbare Nähe seiner Mündungsstelle im Darm beschränkt sein kann, so daß es dann gewissermaßen zwischen Muscularis und Serosa des Darmes eingebettet liegt und so wieder ein ganz anderes Bild bietet.“ (Oppel.)

Ein solches „massives Pankreas“ scheint den Cyclostomen zuzukommen. Nach Maas (62, 63) findet sich bei *Myxine* und *Bdellostoma* um den Gallengang in der Darmserosa eingebettet ein in Läppchen geteiltes pankreasähnliches Organ (Oppel, III, p. 826, Fig. 522), dessen Zellen freilich nur wenig an die typischen Pankreaszellen höherer Wirbeltiere erinnern. Auch bei den Petromyzonten sind die Verhältnisse nicht hinlänglich aufgeklärt. Dagegen besitzen die Selachier (Rochen und Haifische) ein gut entwickeltes Pankreas, und fand Oppel die Drüsenelemente namentlich bei *Torpedo* charakteristisch entwickelt (Fig. 331).

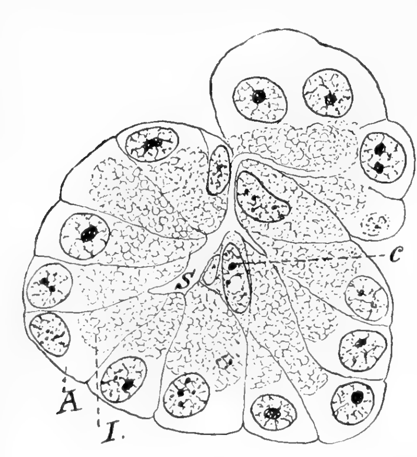


Fig. 331. Pankreas von *Torpedo marmorata*. Schnitt durch einen Drüsenschlauch. *A* Außenzone, *I* Innenzone der Drüsenzellen, *S* Drüsenlumen (Endgang), *c* zentroacinäre Zelle. (Nach Oppel.)

Was nun die Knochenfische betrifft, so erscheint hier das Pankreas fast niemals als ein kompakter Körper, sondern gewöhnlich als „diffuse“ oder „disseminierte“ Drüse im Sinne von Stannius (113), dessen Arbeiten im Verein mit den Untersuchungen von Brockmann (8) überhaupt erst Klarheit in die ganze Frage brachten, indem sie bei einer ganzen Anzahl Teleostier ein mit Ausführungsgängen versehenes Pankreas auffanden. Später (1873) hat dann namentlich Legouis (57) auf Grund ausgedehnter Untersuchungen die Ueberzeugung ausgesprochen, daß sämtlichen Knochenfischen ein ansehnliches Pankreas zukomme, und Laguesse (51—53) ergänzte die makroskopischen Befunde durch den histologischen Nachweis typischer Pankreaszellen. Ganz allgemein besteht die Drüse bei den Knochenfischen aus langen, verzweigten und untereinander anastomosierenden Schläuchen, und es läßt sich dies besonders leicht und klar bei *Gobius* und *Cyclopterus* erkennen, „wo die Schläuche in einem eleganten Netz an der Oberfläche des Mesenteriums verbreitet sind. Es genügt, das letztere auszuspannen und am lebenden Tier durch Besprengen mit 1-proz. Osmiumsäure zu fixieren“ (Oppel). Die im übrigen sehr verschiedene Art der Verteilung der dickeren Pankreasstränge am Darm läßt sich sehr gut an den beistehenden Figg. 332 A u. B nach Krüger (47) erkennen. Man sieht, wie sich die Schläuche vielfach fingerartig verästeln und auf diese Weise fester mit dem Darme verbinden. Charakteristisch für das ganze Pankreas der Knochenfische ist auch die enge Verbindung des Blutgefäßsystems mit dem Drüsengewebe. Jedes kleinste Blutgefäß im Mesenterium ist von einer weißlichgrauen, zunächst als Fett erscheinenden Pankreasscheide umgeben, ein Umstand, der leicht durch mikroskopische Untersuchungen eines feinen, diffusen Fadenkomplexes zu erkennen ist. Einen Pankreasstrang ohne Gefäßeinlagerung konnte Krüger niemals finden. Besonders reichlich ist die Vena portae und ihre Verzweigungen von Pankreasgewebe umhüllt, woraus sich die schon von Legouis und dann namentlich von Laguesse beobachtete Durchwachsung der Leber durch das Pankreas erklärt. Besonders interessant ist das intrahepatische

Pankreas bei *Crenilabrus melops*. Hier fehlt ein Magen, und die Ausführgänge von Leber und Pankreas münden nebeneinander in den Darm. „Jeder Zweig der Vena portae, der in die Leber eindringt, umgibt sich mit einer Scheide von Pankreasgewebe, welches den Verzweigungen bis zu dem Punkte folgt, wo dieselben in

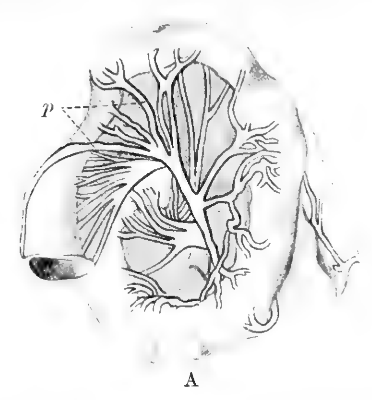




Fig. 332. A Darm von *Pleuronectes flesus* in dorsaler Ansicht mit dem reich verzweigten Pankreas (*p*). B Darm von *Salmo trutta* mit dem Pankreas (*p*), welches hier auch zwischen je zwei Appendices pylor. einen Fortsatz sendet (nach A. Krüger).

Kapillaren übergehen. Indem sich diese Zweige bis auf die konvexe Oberfläche der Leber erstrecken, bilden sie wahre, hohle, verzweigte Tunnels in der Lebersubstanz, ohne daß es irgendwo zum direkten Kontakt zwischen Lebersubstanz und Pankreas kommt... Dieses letztere umschließt muffartig jene Vene, die innere Wand des Muffes wird durch die dünne, bindegewebige Wand der Vene gebildet, die äußere durch eine außerordentlich dünne Bindegewebsmembran, zwischen beiden liegen in einer einzigen Schicht dichtgewundene, anastomosierende Pankreasschläuche (Fig. 333), die niemals mit den Leberschläuchen in Verbindung treten. Auch histologisch bleiben Pankreas- und Leberschläuche scharf geschieden und sind leicht zu unterscheiden an den bei stärkerer Vergrößerung hervortretenden charakteristischen Differenzen der beiden Zellarten sowie ihrer Anordnung.

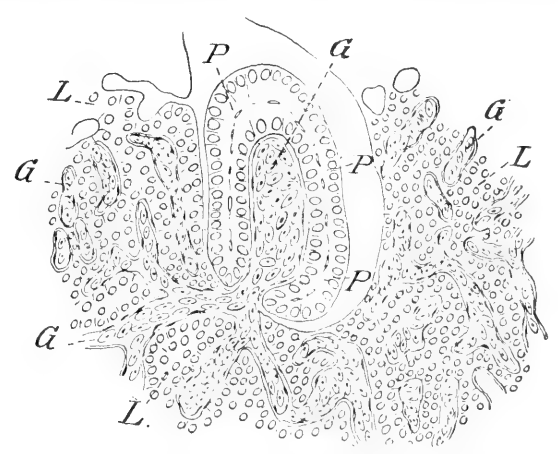


Fig. 333. Pankreasdrüsenschlauch in der Leber von *Syngnathus acus*. *G, G, G* Blutgefäße, *L, L, L* Leberzellenschläuche, *P, P, P* Pankreas. Die große Vene, welche im Schnitt von Pankreasgewebe umgeben wird, teilt sich an einer Seite, an der dann Pankreasgewebe fehlt, in mehrere Zweige. (Nach Oppel.)

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die Beziehungen der Appendices pyloricae zum Pankreas der Teleostier, zumal dieselben nach der Ansicht älterer

Autoren, die sich auf E. H. WEBER (126) stützten, der zuerst beim Karpfen die nach ihm benannten Gänge (in Wirklichkeit Pankreasgänge), aber angeblich kein Pankreas gefunden hatte, die Stelle des Pankreas bei den Knochenfischen vertreten sollten. Es kam dazu, daß sie bei den Plagiostomen, die eine leicht kenntliche Bauchspeicheldrüse besitzen, fehlen, und daß, wie schon WEBER gefunden hatte, auch bei *Silurus* und *Esox*, zwei Knochenfischen mit fehlenden Pförtneranhängen, ein Pankreas vorkommt. Dieser Theorie ist durch den Nachweis eines solchen bei allen daraufhin untersuchten Teleostiern ein Ende gemacht worden. Gleichwohl üben die Appendices unzweifelhaft einen gewissen Einfluß auf die Verteilung der Drüsensubstanz aus, wie die Fig. 332 B ohne weiteres erkennen läßt. Noch LEGOUIS hatte sich von dem Gedanken eines Vikariierens der Appendices und des Pankreas bezüglich der Funktion nicht ganz frei gemacht und betonte vor allem, daß die Massenentwicklung der Bauchspeicheldrüse in umgekehrtem Verhältnis zur Zahl der Appendices stehe. (Er hatte bei *Scomber scombrus* mit mehr als 100 Darmanhängen weniger Pankreas gefunden als bei *Caraux trachurus* mit nur 5 Appendices.) Daß auch diese Vorstellung nicht zutreffend ist, geht, wie KRÜGER (47) mit Recht betont, schon aus der ganz abweichenden Struktur beider Organe hervor. Die Appendices sind Ausstülpungen des Dünndarmes, die den Zweck haben, eine Oberflächenvergrößerung des Darmrohres (zwecks ausgiebigerer Resorption?) herbeizuführen. Sie stimmen demgemäß in ihrem Bau mit dem Darm überein, unterscheiden sich aber völlig von dem der Bauchspeicheldrüse. „Die Appendices geben durch ihr mehr oder minder reichliches Auftreten nur der Drüse geringeren oder größeren Raum zur Ausbreitung, so daß viele Appendices dünne Stränge und umgekehrt wenig Appendices dickere Stränge bedingen. In einem Falle ist also die Drüse nur feiner verteilt, während sie im anderen Falle mehr in kompakten Strängen auftritt und so den Anschein weit größerer Masse hervorruft.“ (KRÜGER.)



Fig. 334. a Pankreaszelle von *Gasterosteus* mit Fädchenstrukturen in der Innen- und Außenzone. *Z* Zymogenkörnchen. b Eine ebensolche von *Cottus scorpius* (nach KRÜGER).

Was nun den feineren Bau der Drüsenzellen selbst betrifft, so stimmen sie bei allen Fischen in allen wesentlichen Punkten mit den Pankreaszellen der höheren Wirbeltiere überein. Es gilt dies namentlich bezüglich der Verteilung von Körnchen (Granulis), die eine homogene oder fein längsstreifige Außenzone frei lassen (Fig. 334). Der Zellkern ist rundlich, meist oval mit ein bis zwei Nukleolen, ferner wird in der Pankreaszelle ein sogenannter Nebenkern (Paranucleus) beschrieben, dessen Form sehr wechselnd sein soll (halbmond-, stäbchen-, halbring- oder ringförmig), dessen Vorhandensein bei den Fischen aber wohl noch als zweifelhaft gelten muß, da ihn KRÜGER in keinem Falle nachzuweisen vermochte. Es wird auf dieses Gebilde und seine noch sehr fragwürdige funktionelle Bedeutung daher erst bei den höheren Wirbeltieren zurückzukommen sein. Nicht minder rätselhaft sind zurzeit auch noch die sogenannten „intertubulären Zellhaufen“, welche, zuerst im Pankreas der Säugetiere entdeckt, auch dem Fischpankreas nicht fehlen. Schon BROCKMANN und STANNIUS (l. c.) haben dieselben bei Knochenfischen gefunden (BROCKMANNsche Körper), doch hat erst DIAMARE (13, 14) sie mit den interlobulären Zellhaufen im Pankreas der höheren Wirbeltiere identifiziert. Nach seinen Angaben sind dieselben bei den Fischen im diffusen Pankreas immer groß, enthalten

sehr kleine Zellen, werden von zahlreichen Blutgefäßen durchzogen und besitzen eine dünne Bindegewebshülle. Stets sind sie vom Pankreasgewebe streng gesondert. Es besteht die Möglichkeit, daß es sich um Organe einer „inneren Sekretion" handelt, doch wird auch auf diese Frage zweckmäßig erst später einzugehen sein.

C. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

a) Nahrung.

Wie in allen Tierklassen, gibt es auch unter den Fischen Formen, welche als rein karnivor zu bezeichnen, und andere, die ebenso ausschließlich auf Pflanzennahrung angewiesen sind. Verhältnismäßig selten sind solche, die als omnivor gelten müssen. Zu den letzteren zählen beispielsweise die meisten Cyprinoiden (Karpfen), deren Ernährungsweise schon durch den Mangel der Zähne im Kieferapparat gekennzeichnet ist (von den „Schlundzähnen", welche hier vorkommen, war schon früher die Rede). In der bei weitem größten Zahl der Fälle sind die Fische typische Fleischfresser und nähren sich von verschiedenen niederen und höheren Tieren oder Resten von solchen. Dies gilt schon von den Cyclostomen, deren Nahrungsaufnahme, wie schon der eigentümliche, so sehr abweichende Bau des Mundes und Schlundes zeigt, sich sehr eigenartig gestaltet. Während des mehrere Jahre (3—4) dauernden Larvenstadiums (*Ammocoetes*) lebt *Petromyzon fluviatilis* in schlammigem und sandigem Boden der Gewässer, nach der Nahrung, welche aus kleinen Organismen besteht, wühlend. Auch von den fertig entwickelten Tieren sollen verschiedene Würmer, Fischbrut und Kerbtiere aufgenommen werden, doch stimmen alle Beobachter darin überein, daß die Lampreten sich außerdem (und wohl vorwiegend) von dem Fleisch und Blut anderer Tiere, insbesondere von Fischen, ernähren. „Das Ansaugen geschieht nur ausnahmsweise zu dem Zwecke, um sich an einem Gegenstande zu befestigen, in der Regel, um sich zu ernähren. Nachdem die Lampreten ihren Saugmund fest an die äußere Bedeckung eines Fisches geheftet haben, setzen sie ihre Raspelzähne in Tätigkeit, schaben und feilen die Bedeckung durch, bohren sich, weiter und weiter vordringend, immer tiefer ein, verschlingen die abgeschabten Stoffe und fressen so nach und nach einem Fische tiefe Löcher in den Leib, gleichviel ob derselbe lebend oder tot." (Brehms Tierleben.)

Myxine glutinosa lebt in großer Tiefe vorzugsweise in der Bauchhöhle toter Fische (Dorsche), von denen sie sich ernährt.

Allbekannt ist die enorme Gefräßigkeit und Raubgier der Haifische, und es erscheint fast wunderbar, daß sie sich vielfach mit verschiedenem Kleingetier begnügen. So gibt Yung (130) an, daß bei *Scyllium* der Magen meist *Octopus, Loligo*, aber auch verschiedene Krabben und Anneliden (*Spirographis*), sowie verschiedene kleinere Fische enthielt. Die vorwiegende Nahrung scheinen Cephalopoden zu bilden. Bei *Acanthias* fand er vorzugsweise Fische, desgleichen bei *Lamna*, deren Magen aber auch Reste von *Loligo* einschloß, welche neben *Octopus* und *Calmars* auch die Hauptnahrung von *Galeus* bilden. Der Magen von *Carcharias* enthielt *Octopus, Loligo*, verschiedene Crustaceen und Fische.

Fast in allen Fällen, namentlich bei *Scyllium* und *Acanthias*, finden sich im Magen zahlreiche Nematoden, welche trotz der sauren Reaktion des Sekretes hier normale Lebensbedingungen finden.

Auch die Rochen sind sehr gierig, begnügen sich aber mit kleineren Fischen, Krebsen und Mollusken, wie auch die durch ihre sehr bedeutende Größe ausgezeichneten Störe (*Acipenser huso* erreicht eine Länge bis zu 8 m und ein Gewicht von 1000—1500 kg). Als Nahrung sollen allerhand wirbellose Tiere dienen, welche den Schlamm und Moder der Gewässer bewohnen, doch werden gelegentlich auch Fische gefressen. Man findet den Magen der Störe oft von einer ganz einheitlichen Nahrung erfüllt. Im einen Falle nur *Amphioxus*, ein anderes Mal nur *Philine*, ein drittes Mal nur *Gebia*, und zwar immer in vielen Exemplaren. (Steuer, 114.)

Die Zitterrochen (*Torpedo*) lähmen, wie es scheint, zunächst ihre Beutetiere durch elektrische Schläge, welche sie aussenden. Weinland (128) meint, „daß *Torpedo* durch die feinen, spitzen Zähnchen ihrer Kiefer die Haut der kleinsten Fische, die sie fängt, einritzt und diese dadurch gegen die Einwirkung des elektrischen Schlages bedeutend empfindlicher macht“, indem er zugleich darauf hinweist, daß beim Einführen des Fingers in das Maul des Fisches kleine Schnittchen entstehen, wodurch der Schlag bedeutend empfindlicher gemacht werde. Hier liegen aber die Dinge doch wohl wesentlich anders als bei den im Wasser lebenden Fischchen, deren Widerstand gegen die Stromschleifen der *Torpedo* durch jene kleinen Verletzungen kaum erheblich vermindert werden dürfte.

Bei *Raja* kann man beobachten, wie die Nahrung (Krebse u. a.) mittels der pflasterförmigen Zähne des sehr kräftigen Kiefers richtig zerbissen wird. Von der Kraft, die dabei entfaltet wird, erhält man eine Vorstellung, wenn man sieht, wie ein zwischen die Zähne gebrachter Glasstab beim Zubeißen einer kräftigen *Raja* knirscht. (Weinland.)

Sehr große Verschiedenheiten bestehen bezüglich der Ernährung der Knochenfische.

Nach P. Schiemenz (105) kann man die Nahrung der einzelnen Fischarten einteilen in die Hauptnahrung, die Gelegenheitsnahrung und die Verlegenheits-(Not-)Nahrung. „Die Hauptnahrung besteht in denjenigen Organismen, welche die Fische mit Vorliebe fressen, von denen sie sich im allgemeinen ernähren und die sie, wenn sie überhaupt dazu in der Lage sind, aller anderen Nahrung vorziehen. Die Gelegenheitsnahrung ist diejenige, welche der Fisch frißt, weil er gerade eine passende, bequeme Gelegenheit dazu hat.“ So werden, wenn an einer Stelle viel Tobiasfische vorkommen, dieselben nicht nur von Flundern, Klieschen etc. gefressen, sondern auch von Schollen, welche sicher nicht als Raubfische bezeichnet werden können. Auch der Hering schluckt gelegentlich einmal einen Fisch hinunter, obgeich er ein typischer Fresser kleiner Planktonkrebschen ist. „Etwas Aehnliches gilt für unsere Rotfeder im Süßwasser; meist Pflanzenfresser, geniert sie sich doch nicht, gelegentlich einmal einen Fisch fortzuschnappen, und wird daher auch wohl an mit Fischen beköderten Angeln gefangen.“ (Schiemenz.) Als Verlegenheitsnahrung bezeichnet Schiemenz diejenige, welche der Fisch zu sich nimmt, weil er eine ihm zusagendere Nahrung nicht finden kann.

Ich halte es mit Rücksicht auf gewisse, neuerdings geäußerte Anschauungen über Fischernährung für notwendig, ausführlicher auf die betreffenden in der Literatur verstreuten Angaben einzugehen,

ohne selbstverständlich auf Vollständigkeit Anspruch zu erheben. Doch wird sich, wie ich hoffe, schon so ergeben, daß die biologische Uebersicht, welche PÜTTER seiner Abhandlung über Fischernährung (80) vorangestellt hat, denn doch etwas zu dürftig und vor allem zu einseitig ausgefallen ist.

Sieht man zunächst von den typischen Raubfischen ab, deren Nahrungserwerb ja unbestritten ist, so handelt es sich hauptsächlich um die sogenannten „Friedfische", von welchen vielfach angenommen wird, daß ihre hauptsächliche Nahrung in Planktonorganismen besteht. Dies gilt sicher für alle planktonisch lebenden Fischlarven und Jungfische, welche „konstante Planktonkonsumenten" (ARNOLD, 1a) sind. Neben diesen gibt es „temporäre Planktonfresser", die nur in der Jugend von Plankton leben, später aber zu der Ernährung mit Benthosformen übergehen: STEUER (114) rechnet zu diesen letzteren auch alle jene Fische, welche auch im erwachsenen Zustande Plankton als Gelegenheits- und Verlegenheitsnahrung aufnehmen.

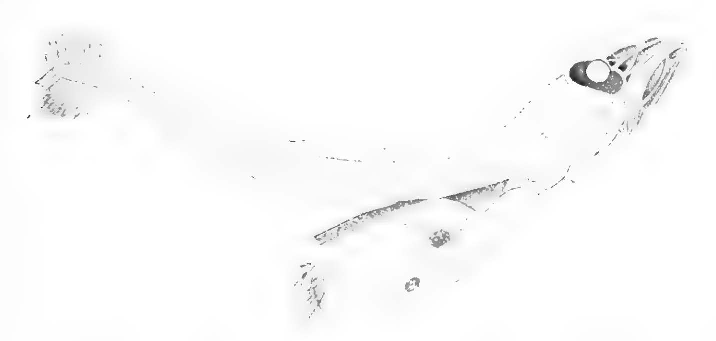


Fig. 335. Scopelidenlarve mit einem gefressenen Ostracoden (*Conchoccia spinirostris*) im Enddarm (nach LO BIANCO).

Bei Untersuchung des Darmes planktonischer Fischlarven und Jungfische fällt sofort die Einheitlichkeit des Inhaltes auf. In einer Fischlarve aus einem schwedischen See fand STEUER (l. c.) z. B. ausschließlich Bosminen. Jungfische aus böhmischen Teichen ernähren sich bisweilen ausschließlich von Copepoden; junge Blaufelchen nehmen nach NÜSSLIN im Zürichsee zeitweise enorme Mengen treibender Ephippien auf. Ueber die Ernährung des Stintes in verschiedenen Lebensaltern hat EHRENBAUM (20) Mitteilungen gemacht. Er fand schon bei Larven von 6—8 mm Länge im Darm Copepoden (meist *Temorella affinis* „in Reihen bis zu 8 Stück"). Auch die größeren Larven enthielten nur Copepoden und Cladoceren, erst die geschlechtsreifen, 110 mm langen zweijährigen Stinte zeigen Fischreste im Darmkanal. Von marinen Jungfischen der Adria hatten *Belone* und *Mugil* von 3 cm Länge hauptsächlich Copepoden gefressen, die letzteren wohl auch einige Diatomeen und Peridineen, die aber unbeabsichtigt mitaufgenommen sein konnten; ein gleich großer *Lophius* hatte ausschließlich Sagitten, ein 6 cm langer *Gadus euxinus* lediglich planktonische Copepoden und Cladoceren im Darm. Es scheint hiernach, als ob die Tierchen ihre Nahrung nicht wahllos aufnehmen, sondern sie Stück für Stück

erbeuten. Steuer ist der Meinung, daß für die Wahl „nicht sowohl eine besondere Feinschmeckerei entscheidend ist, sondern vielmehr die möglichst mühelose Art der Erlangung einer gerade genügend häufigen und auch in der Größe geeigneten Beute“. Bisweilen bewältigen Fischlarven aber auch sogar sehr große Bissen, wie die beistehende Fig. 335 bei einer Scopelidenlarve zeigt.

Zu den Fischen, welche auch erwachsen fast ausschließlich von Plankton sich nähren (konstante Planktonkonsumenten), gehören von Süßwasserfischen nach Seligo (108) die Maränen (*Coregonus*) und Felchen-Arten, sowie der Stint (*Osmerus eperlanus*). Dieser letztere nährt sich nach Steuer im Frischen Haff und in russischen Seen von *Leptodora*, im russischen Welio- und Pestowosee im Winter von *Hyalodaphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* und *Auraea*. Von den beiden *Coregonus*-Arten des Neuenburger Sees ernährt sich die eine (*C. Schinzii* subsp. *palea*) nach Fuhrmann (25) nahezu ausschließlich von *Bythotrephes longimanus*, einer Cladocere, die hier das ganze Jahr über zu finden ist. Fuhrmann fand in einem Magen an die 2000 Stück. Weit weniger wählerisch ist die zweite *Coregonus*-Art des genannten Sees (*C. exiguus* subsp. *bondella*), in deren Darm zu verschiedenen Zeiten des Jahres eine recht gemischte Kost angetroffen wurde: von Cladoceren neben *Bythotrephes* noch *Sida limnetica*, *Leptodora*, *Daphnia*, *Bosmina*, von Copepoden *Diaptomus* und *Cyclops*, außerdem Insektenlarven, Ostracoden, Anneliden, selbst Pisidien, und im Januar zur Laichzeit Eier der eigenen Art. Die „Bondelle“ nimmt also ihre Nahrung sowohl aus dem Plankton verschiedener Zonen wie aus der Fauna des Tiefenschlammes und selbst die sonst wenig geschätzten Copepoden in großer Menge auf. Uebrigens verzehrt auch *C. Schinzii* gelegentlich (als Notnahrung) Mollusken, Insekten und Pflanzenteile. Sehr verschieden erweist sich in verschiedenen Seen die Nahrung von *Coregonus albula*. In den norwegischen Seen stellte sowohl für ihn, wie für *Coregonus oxyrhynchus* Huitfeld-Kaas (35) *Bosmina obtusirostris* als Hauptnahrung fest. In einem Exemplar der letztgenannten *Coregonus*-Art wurden nicht weniger als 50000 Exemplare der bezeichneten Cladocere gezählt. Auch im großen Plöner See fand Zacharias hauptsächlich Bosminen im Maränenmagen. In den schwedischen Binnenseen fallen dem *C. albula* vielfach *Limnocalanus macrurus* zum Opfer. Lilljeborg fand im Mai den Magen eines *C. albula* mit einem anderen Copepoden (*Cyclops vicinus*) vollgepfropft und auch im russischen Weliosee scheint *Cyclops* während der kalten Jahreszeit wenigstens die Hauptnahrung der „kleinen Maränen“ zu sein. (Arnold.)

Von den Forellen in den Twin-Lakes (Colorado) werden nach Inday (37) immense Mengen von Planktonkrustern verzehrt. Ein 30 cm langer *Salmo stomias* hatte 4500 Daphnien im Magen, *Salmo Henshawi* aus dem Bergsee Tahoe in Ost-Kalifornien enthielt 1739 Daphnien, aber keine Copepoden, obwohl selbst größere *Epischura* und *Diaptomus* dort häufiger sind als die Cladoceren. Ein eifriger Planktonfresser dürfte nach Steuer, dessen Plankton-Buch ich alle die vorstehenden Angaben entnehme, an vielen Orten *Alburnus lucidus* sein. Arnold (1a) fand als Sommernahrung hauptsächlich Cladoceren, im Winter dagegen, wie es scheint, ausschließlich Diatomeen (*Melosira*).

Von Seefischen darf als typischer Planktonfresser der Hering

bezeichnet werden. „So sind Copepoden (*Temora longicornis* und *Oithona*) nach MÖBIUS die Hauptnahrung des Herings der westlichen Ostsee, von *Calanus finmarchicus* leben nach NORDGAARD die Heringe an den norwegischen Küsten. Den Magen eines Herings fand MÖBIUS mit einem dicken Brei der genannten kleinen Krebschen erfüllt, der nach genauer Zählung aus 60 895 Individuen bestand. Nach Untersuchungen von BROOK, CALDERWOOD und A. SCOTT ist die Hauptnahrung der Heringe an der Ostküste Schottlands eine andere als an der Westküste. Dort hat die Mehrzahl der Heringe ihre Hauptfraßzeit vom Dezember bis April und nährt sich dann in der offenen See fast ausschließlich von *Hyperia gelba*, gegen Ende der Fraßzeit von Schizopoden (*Nyctiphanes norvegica*). An der Westküste fällt die Fraßzeit auf die Monate April bis September; die Hauptnahrung sind hier Copepoden, später Schizopoden. Nach SCHIEMENZ (106) findet man den ganzen Magen und Darm vom Hering oder einer Maräne oft ‚wurstartig vollgepfropft von einem relativ trockenen Brei kleiner Krebschen, daß man geradezu staunen muß‘. Der Hering ist in seiner Nahrung durchaus nicht wählerisch. Er frißt neben Planktontieren auch *Chironomus*-Larven und -Puppen, Gammariden und andere Süßwasser- und Uferorganismen, selbst Fische. Im Windebyer Noor, einem durch einen Damm jetzt fast abgeschlossenen und stark ausgesüßten Teil der Eckernförder Bucht, nährt er sich nach JENKINS hauptsächlich von *Mysis vulgaris*. Nach DUNN (16) sollen Hering, Makrele und Sardine an den Küsten von Cornwall im Frühling von den die See weithin olivengrün verfärbenden Sporen der Melanospermeen leben. Der Mageninhalt der im Dollart gefangenen Sardellen (*Encraulis encrasicholus*) bestand nach EHRENBAUM vorwiegend aus Crustaceen (Copepoden und jungen Garneelen). Recht verschieden ist da und dort der Darminhalt der Sardinen. POUCHET und DE GUERNE (27) fanden die Mägen der französischen Sardinen einmal vollgepfropft mit Peridineen, im Minimum 20 Millionen von *P. divergens* und *polyedricum* in einem Fisch. Die adriatischen Sardinen fressen hauptsächlich Planktoncopepoden, Sagitten, daneben Decapodenlarven und selbst Fischeier.“ (STEUER.) Da aber STEUER gelegentlich auch litorale Krebse, kleine Schnecken und Muschelschalen im Magen vorfand, müssen wir annehmen, daß auch die Sardine bisweilen sich aus der Küstenregion ihre Nahrung holt. „Danach ist es nicht so unrichtig, wenn früher behauptet wurde, daß die Sardinen sich auch auf dem Boden aufhalten und nach Art der Karpfen den Sand und die Lücken zwischen Steinen im seichten Wasser absuchen. Daß sie nicht ausschließlich auf lebendes Plankton angewiesen sind, geht aus dem Umstande hervor, daß sie mit zerstampften Miesmuscheln oder Krabben oder mit präpariertem Stockfischrogen geködert werden. Den Sprott (*Clupea sprattus*), der z. B. im Finnischen Meerbusen ausschließlich von Bosminen und Calaniden lebt, ködert man nach DAY sogar mit Mehl und gekochten Kartoffeln.“ (STEUER.)

Die Mehrzahl der Süßwasserfische gehört entschieden zu den „temporären Planktonfressern“ und nimmt Planktonorganismen nur aushilfsweise als Nahrung an, so zuweilen die Plötze (*Leuciscus rutilus*), die, wenn sie zusagende Nahrung am Ufer oder aus der Luft nicht findet, als Verlegenheitsnahrung Plankton aufnimmt. ARNOLD (l. c.) fand im Darm von Winterplötzen massenhaft *Anuraea cochlearis*.

Dasselbe gilt vom Brachsen (*Abramis brama*), der vorwiegend der Schlammnahrung nachgeht. Fehlt diese, so greift auch er zuletzt in die Zone des freien Wassers über, wo er Plankton findet. Dieses stellt aber eine richtige Notnahrung dar, bei welcher er nicht ordentlich wächst. (Schiemenz.)

Von größter Bedeutung sind unter allen Umständen für Süßwasserfische die Organismen des Tiefenschlammes, wie namentlich die Larven von *Chironomus plumosus* sowie *Tubifex*. „Je flacher der Grund, um so häufiger werden im allgemeinen auch diese Schlammbewohner, und in Seen von 3—4 m Tiefe wimmelt der Boden oft von diesen Tieren.“ (Seligo.) Die reichste Nahrung aber entsteht nach Seligo den Sommer über, in der Hauptwachszeit der Fische, auf dem bewachsenen Ufergrunde. Hier ist der Hauptweideplatz der Fische, das lehren die Schwärme der Fischbrut, die Scharen der jüngeren Fische, wie der reichliche Fang ausgewachsener Fische am Ufer. Es ist hauptsächlich der „Aufwuchs“, d. h. die zahllosen mikroskopischen Pflanzen und Tiere, welche die Wasserpflanzen überziehen, die als unerschöpfliche Nahrungsquelle verwertet werden. Vielfach trifft man im Magen von Süßwasserfischen Diatomeen und andere Algen, die teils von Steinen, teils aber auch von der Oberfläche der Pflanzen des Uferwassers abgeweidet sind (Döbel, Rotauge, Plötze, Nase, Gründling, Bitterling, ja sogar im Barsch). Bei dem Rotauge fand Seligo (l. c.), dem ich diese Angaben entnehme, stellenweise Klumpen von Conferven, dazwischen zahlreiche Diatomeen, in der Regel aber auch viele Insektenreste und niedere Krebse, in einem Falle sogar einen kleinen Fisch von 2,5 mm Länge. In einem anderen Falle fand Seligo in einem jungen Felchen im Hinterdarm „einen Brei von zernagten Blättern der Wasserlinse neben Chitinresten, im Vorderdarm aber eine noch wenig von der Verdauung angegriffene, in ihrem Darm mit demselben Brei gefüllte *Cataclysta*-Larve, ein Hinweis darauf, daß auch der im Vorderdarm gefundene Pflanzenbrei aus einer solchen Larve stammen dürfte“.

Vom Blei, einem Bewohner der tieferen Regionen, bemerkt Schiemenz, daß er sich hauptsächlich an die Nahrung hält, welche ihm der schwarze Grundschlamm liefert [Larven von *Chironomus*, *Corethra plumicornis* und *Ceratopogon* sowie insbesondere Röhrenwürmer (*Tubifex*)]. In etwas höheren Regionen finden namentlich jüngere Exemplare auf Wasserpflanzen (Characeen, Wasserpest) große Mengen kleiner Krebse (*Alona*, *Eurycercus lamellatus* u. a.). In Ermangelung dieser macht der Blei Jagd auf Cypridiniden. Nur wenn ein Gewässer die genannten Nahrungstiere zu spärlich enthält, greift der Fisch in die Zone des freien Wassers über und stillt mit Plankton seinen Hunger (als Verlegenheitsnahrung), wächst aber dann nicht ordentlich. Ein typischer Grundfisch ist auch der Kaulbarsch, der sich im Sommer und Winter, wenn er kann, nur von den Larven von *Chironomus plumosus* nährt. An Stellen, wo ihm diese weniger zu Gebote stehen, nimmt er hauptsächlich die Wasserassel (*Asellus aquaticus*). Als Gelegenheitsnahrung bezeichnet Schiemenz den Flohkrebs und hier und da ein kleines Fischchen. In der Not nimmt er auch kleine Muscheln (*Sphaerium*) und Schnecken (*Bythinia*) sowie Egel (*Nephelis*, *Clepsine*) auf, die Schnecken werden nicht, wie bei den echten Muschel- und Schneckenfressern, unter den Fischen (Flunder, Plötze, Zährte, Schleie) zerknackt, sondern ganz

verzehrt und daher schlecht ausgenützt. Während die eben genannten beiden Fische eine sehr begrenzte „Nahrungsbreite" haben, ist der Aal nach SCHIEMENZ ein richtiger Allesfresser. Als seine Hauptnahrung bezeichnet er eine deckellose, sehr dünnschalige Schnecke (*Gulnaria*), ferner Flohkrebse, *Chironomus*-Larven und Wasserasseln. Fischlaich gilt während der Frühlingszeit nur als Gelegenheitsnahrung, und andere Fische, Egel, Teich- und Flußmuscheln, sowie Libellenlarven sind nur als Verlegenheitsnahrung zu bezeichnen. Von Objekten, welche größer sind, als wie er sie verschlingen kann, versucht der Aal nach SCHIEMENZ Stücke abzureißen, würgt aber, wenn er dies nicht kann, Tiere und Gegenstände von einer Größe hinunter, daß man es kaum glauben sollte, z. B. größere Flußmuscheln oder ganze Stichlingsnester.

Der Uecklei liefert ein gutes Beispiel dafür, wie die ganze Lebensweise eines Fisches unter Umständen durch die Nahrung und das Aufsuchen derselben beeinflußt wird. Man weiß, daß er im Herbst und in der kalten Jahreszeit in außerordentlich großen Schwärmen auftritt. Es erklärt sich dies nach SCHIEMENZ daraus, daß dieser Fisch sich vorwiegend von Insekten nährt, welche ins Wasser gefallen sind oder behufs Eiablage sich auf das Wasser niederlassen, außerdem frißt er auch Insekten, welche ihre Entwicklung im Wasser durchmachen, in dem Momente, wo sie sich, der Puppenhaut entschlüpfend, in die Luft erheben („Luftnahrung"). Diese Nahrung hört Ende August oder Anfangs September auf und die in den Flüssen und am Ufer lebenden Fische „ziehen sich nun vorwiegend nach den größeren Wasserbecken oder mehr nach dem freien Wasser hin zusammen, wo sie um diese Zeit noch einen reich gedeckten Tisch von Planktonorganismen finden".

Als der wichtigste unter unseren Nutzfischen beansprucht der Karpfen besondere Berücksichtigung. Es liegen über seine Ernährung eine ganze Reihe von vortrefflichen Untersuchungen vor, aus denen sich übereinstimmend ergibt, daß er unter normalen Verhältnissen ganz vorwiegend auf tierische Nahrung angewiesen ist, eine Tatsache, auf welche, soviel ich sehen kann, zuerst J. ŠUSTA (117) hingewiesen hat. Seine Untersuchungen sind auch namentlich mit Rücksicht auf die Mengenverhältnisse der aufgenommenen Nahrung von größter Bedeutung, und PÜTTER hat denselben, glaube ich, nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt. Es mag deshalb verstattet sein, hier die betreffenden Angaben auszugsweise wiederzugeben.

In einem Falle fand sich der ganze Verdauungskanal vom Schlunde bis zum After dicht erfüllt von „einem Gerinnsel von Krebstieren", einer Masse von Hüpferlingen, Linsenkrebsen und Wasserflöhen nebst einer Menge feinen Sandes, von Pflanzenteilen fand sich nur „eine Kleinigkeit feiner, harter Wurzeln". In einem anderen Falle war der Darm angefüllt mit Phryganidenlarven, deren Körper stellenweise durch Pflanzenteilchen voneinander getrennt waren, welche aber den Hüllen der Larven angehörten. Bei einem dritten Fisch war der Darm 20 cm vom Schlunde aus völlig leer, der übrige Teil aber war „zur Genüge gefüllt", und zwar auffallenderweise mit „einem feinen Grasgehäcksel", dessen Aufnahme sich aber dadurch leicht erklärte, indem an jedem Grasstengelchen aus Sand gebildete Hülsen von *Chironomus*-Larven hafteten, die auch in anderen Fällen einen wesentlichen Teil des Inhaltes bildeten. ŠUSTA fand einmal den

Darm mit Mückenlarven und Krebschen so stark angefüllt, daß er „wie ein fester Strang“ aussah. Bei einem Karpfen von 1,8 kg Gewicht war die ganze Verdauungsröhre „stramm angefüllt“. Die Larven von Stechmücken bildeten wieder den Hauptbestandteil des Inhaltes. „In jedem herausgenommenen Teilchen der Nahrungsmasse erschienen Hunderte dieser Tierchen.“ Krebschen waren nur wenige vorhanden, doch fanden sich einige kleine Muschelfragmente. Diese letzteren bildeten dagegen einen beträchtlichen Bruchteil des Inhaltes bei einem Karpfen, dessen Darm in seiner ganzen Länge „so viel Verdauungsmasse enthielt, als er nur fassen konnte“; sehr stark vertreten waren wieder die Larven von *Chironomus* (namentlich jene Art mit Sandhülsen), außerdem fanden sich Reste größerer Fliegen. Ein ähnliches „buntes Durcheinander“ bot auch der auffallend massige Darminhalt eines anderen Karpfens, in dem außer zahlreichen Stechmücken- und Fliegenlarven (Waffenfliege) mannigfache Krebstiere, *Chironomus*-Larven und eine stattliche Zahl von Muscheln und Schnecken hervortraten. Auch Wasserspinnen erschienen hier zahlreicher als in anderen Fällen; dazu kamen endlich Ueberreste von Fliegen und einige Phryganidenlarven. Im Gegensatze hierzu fand Šusta den Darm bei zwei anderen Karpfen „im höchsten Grade gesättigt“ mit einem ganz einförmigen Inhalt, der aus einem „Brei von kleinen Krebstieren“ bestand, in welchem die Daphniden überwiegend waren. In einem anderen Falle war der Darm nur mit Kiemenfüßern erfüllt. „Die Verdauungsröhre glich einer mit feiner Fleischmasse angefüllten Wurst .... Pflanzenbeimischung war keine, und nur hier und da trat etwas feiner Sand zum Vorschein.“

Es geht schon aus diesen Befunden hervor, daß der Karpfen — und das gleiche gilt nach Schiemenz von anderen Süßwasserfischen — durchaus nicht nur die schwebende Fauna (Plankton) verzehrt, sondern der Ufer- und Bodennahrung den Vorzug gibt. Schiemenz steht sogar auf dem Standpunkt, „daß unsere gewöhnlichen Süßwasserfische nur dann Plankton fressen, wenn sie keine Ufer- und Bodennahrung haben, daß es also für ein Gewässer ein schlechtes Zeichen ist, wenn die Fische sich vom Plankton nähren; es charakterisieren sich derartige Gewässer durch eine geringe Ergiebigkeit.“

Neuere Beobachtungen von Schiemenz (102) ergänzen die älteren von Šusta in erfreulicher Weise. Sehr gern nimmt der Karpfen und besonders die sich mehr am Ufer und an der Oberfläche aufhaltenden kleinen Karpfen die Luftinsekten (d. h. solche, die ins Wasser fallen) auf, Ameisen, Bienen, Wespen, Käfer, Fliegen. Šusta führt bereits einen Fall an, wo der ganze Darm eines Karpfens dicht mit Ameisen erfüllt war. Von Schnecken und Muscheln werden nur die kleineren (*Physa*, *Sphaerinus*) gefressen. Von den Insektenlarven, welche im Wasser leben, kommen in erster Linie diejenigen von *Tanypus* und *Chironomus* in Betracht. Die kleinen Karpfen, schon die Brut, fressen die an den Pflanzen sitzenden Arten davon, während die größeren Karpfen mehr die am Boden lebenden fressen. „Weiter sind zu erwähnen die Larven der Eintagsfliegen und die Ruderwanzen (*Corixa striata*), sowie die Larven der Fliegen und Mücken *Corethra, Dixa, Culex, Simulium.* Man findet den Darm bei Karpfen oft ganz vollgepfropft von den Larven der Eintagsfliegen. Von den kleineren Krebschen werden besonders gern gefressen die Uferbewohner *Cypris*,

Candona, Eurycercus lamellatus, Alona, Chydorus sphaericus, Pleuroxus glaber und *trigonellus, Sida cristallina, Canthocamptus staphylinus.* Aus dem Auftrieb fängt sich der Karpfen die Arten von *Ceriodaphnia reticulata, Daphnia longispina* und ihre Ephippien, *Bosmina, Simocephalus vetulus.* Von Würmern kommen in beschränktem Maße Nematoden, Borstenwürmer (*Nais* und *Stylaria*), *Phreoryctes* in Betracht. Die Brut frißt viel *Volvox aureus.* Daneben verschmäht der Karpfen auch grüne Fadenalgen nicht (*Cladophora, Spirogyra* u. a.), ja er frißt sogar auch Teile höherer Pflanzen und deren Samen." Doch glaubt Schiemenz in Uebereinstimmung mit Šusta, daß diese pflanzliche Nahrung im ganzen von recht untergeordneter Bedeutung ist. Einen wesentlich verschiedenen Standpunkt nimmt Knauthe (39—46) ein, der bei Durchmusterung des Darminhaltes natürlich ernährter Karpfen aus den verschiedensten Teilen Deutschlands und in den verschiedensten Altersstadien neben den tierischen stets auch reichlich Pflanzenstoffe fand, die anscheinend gut verdaut wurden; auch behauptet er, daß gegen Ende des Sommers, je näher die Zeit des Winterschlafes mit ihren unvermeidlichen Verlusten an Körpersubstanz heranrückt, „desto deutlicher das Bestreben hervortritt, durch reichliche Aufnahme von sehr stärkemehlhaltigen Samen Fettansatz zu erzielen". An anderer Stelle gibt derselbe Forscher allerdings an, „daß die Nahrung hochgezüchteter Karpfenrassen, vornehmlich in der Jugend, eine rein tierische ist", und stellt sich so in Widerspruch zu Istvénffi (38), der angibt, daß grüne Algenfäden, grüne, einzellige Algen und Diatomeen fast ausschließlich den Darm der jungen Fische füllten, und daß auch größere weit mehr Pflanzenstoffe annähmen, als gewöhnlich geglaubt wird.

Die direkte künstliche Fütterung, die bei der Karpfenzucht jetzt mit ausgezeichnetem Erfolg viel geübt wird, beweist hinlänglich, daß auch pflanzliche Nahrung ausgezeichnet ausgenützt wird. Man verwendet in der Praxis neben der rohen oder entbitterten gelben Lupine den Mais sowie das Liebigsche Fleischmehl. Doch kommen auch andere Kraftfuttermittel, insbesondere die Rückstände der Oelfabrikation und Melasse, in Betracht. Es liegt in diesen Erfahrungen keineswegs ein Widerspruch gegen die Behauptung, daß der Karpfen unter normalen Verhältnissen vorzugsweise Tierfresser ist, denn einerseits ist, wie wir sehen werden, die Möglichkeit, Pflanzennahrung (Kohlehydrate) zu verdauen, vorhanden, und andererseits spielt, worauf namentlich Schiemenz hingewiesen hat, bei den Fischen die Bequemlichkeit der Nahrungsaufnahme eine sehr große Rolle, und zwar ebensowohl in den Wildgewässern, wie in der Teichwirtschaft. Gerade auf diesen Umstand will es Schiemenz hauptsächlich zurückführen, daß der Karpfen, „an sich durchaus ein Tierfresser, die ihm dargebotenen Lupinen, Mais, Gerste etc. annimmt. Er zieht es durchaus vor, sich mit dieser weniger natürlichen Nahrung zu begnügen, wenn er nur möglichst wenig Arbeit dabei hat." So günstig ohne allen Zweifel die künstliche Fütterung wirkt, so darf es doch als sicher gelten, „daß ein gewisses Quantum von Naturnahrung für das Gedeihen unentbehrlich ist, und diese Mengen lassen sich nicht durch die bisherigen Methoden der künstlichen Fütterung ersetzen. Es gibt da eine scharfe Grenze, die nicht mit der absoluten Zuwachsgrenze des Teiches zusammenfällt. Sorgen wir für Vermehrung der Naturnahrung, so lohnt auch eine vermehrte Fütterung.

Bleibt aber die natürliche Nahrung stabil, so haben auch kolossale Mengen an Futter nichts mehr geleistet.“ (Cronheim, 10.) Werden Karpfen mit allzu eiweißarmen Kohlehydraten gefüttert, so zeigen sich nach Zuntz schon nach kurzer Zeit sehr intensive Verdauungsstörungen, die schließlich zum Tode führen, obwohl die Verdauungsfähigkeit für Kohlehydrate keineswegs erloschen war. Aber schon bei einem Zusatz von 13—15 g Liebigschem Fleischmehl zu 100 g des fast reine Stärke darstellenden Reis- resp. Maismehles trat bei zweisömmerigen Fischen wieder eine reguläre Verdauung mit Fleisch- und Fettansatz ein. Bei einsömmerigen muß der Eiweißgehalt der Nahrung ein noch höherer sein, etwa 1 : 3, um eine reguläre Verwertung der Kohlehydrate zu ermöglichen. Ebensowenig wie reines Stärkemehl wird aber auch reines Fleischmehl ertragen; es stellen sich auch dann Verdauungsstörungen, selbst bei jungen Fischen, ein. Walter (zit. bei Knauthe, l. c.) hat die interessante Beobachtung gemacht, daß die mit reinem Fleischmehl gefütterten Tiere in recht vielen Fällen erhebliche Mengen von sehr stärkereichem Pflanzensamen aufgenommen hatten. Nach Knauthe zeigen einsömmerige Karpfen erst eine reguläre Verdauung und ständige Gewichtszunahme, wenn dem Liebigschen Fleischmehl pro 100 g wenigstens 30 g Reismehl nebst Fleischasche beigegeben wurden; zweisömmerige Tiere gediehen erst bei einer Futtermischung von 50 g Reismehl + 50 g Fleischmehl + Fleischasche, während die dreisömmerigen Fische bei 75 g Reismehl + 25 g Fleischmehl + Fleischasche regelmäßige Gewichtszunahme zeigten.

Es fehlt übrigens auch nicht an Stimmen, welche der künstlichen Fütterung nur insofern Bedeutung zuschreiben, als die verabreichte von der Kleintierwelt des Teiches gefressen und dadurch in natürliche Nahrung umgesetzt wird. In diesem Sinne äußert sich z. B. C. Fickert (zit. bei Knauthe, l. c.), welcher meint, „daß jede künstliche Fütterung hauptsächlich mittelbar wirkt, weit weniger direkt, denn wenn die Karpfen auch beispielsweise Lupinen annehmen, so nützen sie diese für sie immerhin unnatürliche Kost doch nur in geringem Grade aus, wie sich das namentlich bei später Zufuhr künstlicher Nahrung zeigt . . . Erhaltung und Vermehrung der natürlichen Nahrung des Karpfens ist für das Wachstum desselben die Hauptsache, darauf allein beruht der wesentliche Nutzen der Zufuhr von sogenannten Futtermitteln.“

Es war schon mehrfach davon die Rede, daß im Darm von Karpfen neben und mit der eigentlichen Nahrung auch mehr oder weniger reichlich anorganische, unverdauliche Substanzen, wie Sand und Schlamm, gefunden werden. So bemerkt auch Knauthe, daß bei Darmuntersuchungen von *Leuciscus rutilus, vulgaris, erythrophthalmus, Alburnus lucidus* und *mento* aus dem Starnberger See im Winter und von *Cyprinus carpio* aus den Schlaupitzer Teichen im Herbste „verschiedene Därme prall mit Mergel angefüllt waren“. Dröscher-Schwerin beobachtete dasselbe an *Lucioperca sandra* (l. c.). Daß die Aufnahme solcher Stoffe nicht ganz bedeutungslos ist, darauf scheinen neuere Erfahrungen über den günstigen Einfluß des Lehmes hinzuweisen. Man darf es, glaube ich, für unwahrscheinlich halten, daß dabei die organischen Stoffe, die er, wie der Teichschlamm, enthält, wesentlich in Betracht kommen, viel eher käme in Frage, ob nicht, wie dies Brühl (9) vermutungsweise ausgesprochen hat, der

Lehm dem Fisch die sonst nicht in ausreichender Menge vorhandenen Mineralstoffe (Kalk, Kali, Phosphorsäure, Eisen, Magnesia) liefert, da im Teiche „viel eher mit einem Mangel an Kalk, Kali oder Phosphorsäure zu rechnen ist, als mit einem Mangel an Eiweiß, Fett oder Kohlehydraten“ (CRONHEIM). Es ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Fische, die auf Naturfutter angewiesen sind, im allgemeinen besser gedeihen als künstlich gefütterte, weil das Naturfutter die nötigen Mineralbestandteile in geeigneter Menge und in richtigem Verhältnis zur Gesamtnahrung bietet. Und alle die Nachteile, die die künstliche Fütterung der Fische zeitigt, schlechtes Wachstum, geringe Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten, minderwertiger Nachwuchs, sind teilweise sicher darauf zurückzuführen, daß man bei der Fütterung einseitig die organischen Nährstoffe berücksichtigte und die anorganischen vernachlässigte. (CRONHEIM.) Aus Analysen von KNAUTHE ergibt sich, daß bei Fütterung mit Fisch- und Maismehl zwar Kalk und Phosphorsäure in genügender Menge verabreicht werden, während Kali mangelt; bei Fütterung mit Lupinen und Gerste ist Kali im Ueberschuß vorhanden, es fehlt aber an Kalk und H_3PO_4. Eine weitere Möglichkeit der Erklärung der günstigen Wirkung der Lehmaufnahme wäre nach BRÜHL die, daß seine Beimischung zur Vergrößerung des Volumens und damit auch zur Vergrößerung der Oberfläche der Nahrungsmasse und ihrer feineren Verteilung beiträgt. Endlich könnte er auch vielleicht zur Bindung des Futters dienen und so ein Verstreuen und einen Verlust des letzteren verhindern, oder er bewirkt vermöge seines Bakteriengehaltes eine Impfung des Darmkanals der Fische mit Spaltpilzen, deren Tätigkeit, wie es ja für höhere Wirbeltiere auch bekannt ist, für die Zersetzung und Ausnutzung gewisser Nährstoffe durchaus erforderlich erscheint.

Den Uebergang von den Friedfischen zu den Raubfischen vermittelt der Barsch. Nach SCHIEMENZ ist er während der 3 ersten Lebensjahre, wenn er kann, Friedfisch, seine Hauptnahrung besteht also nicht aus Fischen, sondern im wesentlichen aus *Chironomus*-Larven, Wasserasseln und Flohkrebsen. Der genannte Beobachter fand in einem See an Stellen, wo jene Organismen reichlich vorhanden waren, noch Barsche von 26 cm Länge mit dieser Nahrung gefüllt, während in anderen Gewässern, wo daran Mangel herrschte, schon Bärschchen von 8—9 cm sich aus Not auf die Jagd nach Fischen machen (namentlich Kaulbarsche und Stichlinge).

Für eine große Zahl von Teleostiern ist es bekannt, daß sie im kleineren Maßstabe nicht minder räuberisch und gefräßig sind als die Haie, und es mag hier nur an den Hecht und die Makrele erinnert werden, deren fast ausschließliche Nahrung andere Fische bilden; vom Hecht ist es bekannt und verbürgt, daß er nicht nur Fische und Amphibien (Frösche) verschlingt, sondern sich auch an Enten, Gänsen, Wasserratten und selbst noch größeren Säugetieren vergreift. Das gleiche gilt auch vom Wels. LEUNIS bezeichnet auch den Zander (*Lucioperca lucioperca*) als einen sehr gefräßigen Räuber, der von Fischen und wirbellosen Tieren lebt. Auch BREHM nennt ihn einen außerordentlich raubgierigen Fisch, der alle kleineren Klassenverwandten gefährdet und seine eigene Brut nicht verschont.

Aus der von PÜTTER (80) mitgeteilten Tabelle (l. c. p. 153) könnte man leicht zu der ganz falschen Vorstellung kommen, als sei die Zahl der Fälle, wo Fische von „größerer, geformter Nahrung leben“,

nicht sehr groß. Das gerade Gegenteil ist richtig, und man findet in der schon früher erwähnten Abhandlung von Eggeling eine Menge hierhergehöriger Beispiele zusammengetragen. So oft Fische auch gelegentlich Pflanzenteile mitverzehren, so sind doch reine Pflanzenfresser sehr selten. Als ausschließlicher Vegetarier darf vielleicht (als einzige Ausnahme?) *Box* (*Sparus*) *boops* angeführt werden. Rudolphi (97) fand in seinem durch beträchtliche Länge ausgezeichneten Darm nur Tange (*Fucus*) und Seegras (*Zostera*). Auch nach Brehm sind die Arten der Gattung *Box* echte Pflanzenfresser, deren zum Abweiden von Seepflanzen geeignetes Gebiß, der lange Darmschlauch und der kleine Magen mit wenig Anhängseln mit dieser Ernährungsweise im Einklang steht. (Eggeling.) Von den Labridae lebt *Scarus* von Ledertangen, *Chondrostoma nasus* (nach Brehm) von „verschiedenen Wasseralgen, die Steine und andere im Wasser liegende feste Gegenstände überziehen und von den scharfen, harten Kieferrändern der Nasen leicht abgelöst werden können". Auch die Blicke (*Blicca björkna*) lebt, wie die übrigen *Abramis*-Arten, vorzugsweise von Wasserpflanzen, aber auch von Würmern und Fischlaich. Nach Leunis frißt der Brachsen (*Abramis brama*) besonders gern das Brachsenkraut (*Isoetes lacustris*). Auch die Zährte (*Abramis vimba*) lebt vorwiegend von pflanzlicher, daneben von tierischer Nahrung, nach der sie im Schlamme wühlt.

b) Nahrungsaufnahme.

Die Art und Weise, wie die Fische ihre Nahrung aufnehmen, ergibt sich meist schon aus dem Bau des Maules und der mit der Mundhöhle in Verbindung stehenden Teile. So läßt z. B. ein großes Maul, wie beim Wels oder bei *Lophius piscatorius*, von vornherein darauf schließen, daß diese Fische lauernde Raubfische sind, welche große Tiere verschlucken. „Die Bezahnung des Mundes der Forelle, des Hechtes charakterisiert den Raubfisch, der in Form einer Röhre ausgezogene Mund von *Centriscus scolopax* (Schnepfenfisch) und dem Seepferdchen (*Hippocampus*) lehrt uns, daß diese Tiere sich ihre Nahrung zwischen dem Aufwuchs der Pflanzen herausholen. Aus dem saugnapfartigen Munde mit den eigentümlichen Raspelzähnen des Neunauges machen wir uns das zutreffende Bild von seiner Ernährung; es saugt sich, wie schon erwähnt, an Fischen an und raspelt ihnen Löcher in die Muskulatur, um die zerkleinerten Stücke derselben zu verschlucken." (Schiemenz.) Auch beim Karpfen und seinen Verwandten gestattet die Beschaffenheit des Maules bis zu einem gewissen Grade einen Schluß auf seine Ernährungsweise. Es fehlen hier stets die scharfen, nach rückwärts gebogenen zahlreichen Zähne, von welchen das Maul der Raubfische starrt und die ihnen zum Ergreifen und Halten der Beute so vortrefflich dienen; das Innere des Maules und der rüsselartig vorstreckbaren Schnauze ist vielmehr ganz unbewehrt, glatt und schlüpfrig. Bei völliger Oeffnung des Maules erscheint seine Spalte als ein regelrechter Kreis, der sich zum Zwecke des Saugens an flache Gegenstände gleichmäßig anschmiegt und so haften bleibt. Den Rüssel umsäumt ein zäher, sehr widerstandsfähiger Knorpel, und es scheint dies darauf hinzuweisen, „daß das Maul nicht immer nur durch leichtes Anschmiegen, sondern auch durch Eindringen in zähere, bindigere

Massen, wie in den festen Erdboden, Nahrungskörper festhalten und schöpfen kann“ (ŠUSTA). „Sobald der Rüssel gänzlich gestreckt wird und seine Oeffnung sich kreisförmig gestaltet, gehen die kleinen knorpeligen Teile desselben aus der scharfwinkeligen Lage in die senkrechte, gefestigte Stellung über. So gewinnt der Rüssel die Eigenschaft einer festen Röhre, welche leicht in den erdigen Wassergrund eindringen kann.“

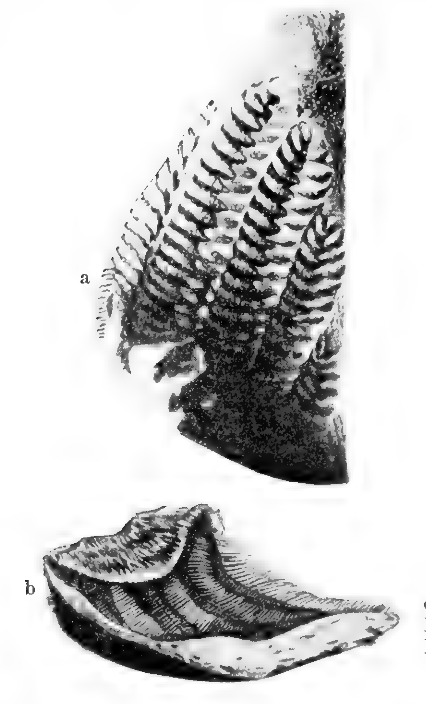
Es ist selbstverständlich, daß die Fische ihre Nahrung stets zugleich mit reichlichem Wasser aufnehmen, welches aber naturgemäß nicht in den Magen mithereingelangen soll, sondern vom Munde aus in die Kiemenhöhle strömt und die Atmung vermittelt. „Das Wasser, welches durch die Mundöffnung eintritt, findet im hinteren Teil der Mundhöhle oder vor dem eigentlichen Schlunde jederseits mehrere (meist 5) Oeffnungen, um die Mundhöhle wieder zu verlassen. Diese meist spaltenförmigen Oeffnungen sind durch 4 knöcherne, mit dem eigentlichen Respirationsapparat (Kiemen) bekleidete Bögen voneinander getrennt und münden nicht unmittelbar nach außen, sondern in die sogenannte Kiemenhöhle, einen Zwischenraum zwischen dieser von Spalten durchbrochenen Mundwand und dem sogenannten Kiemendeckel. Durch die oft sehr weite Spalte der Kiemendeckel tritt das Wasser aus der Kiemenhöhle wieder ins Freie. Die festen Kiemenbögen zwischen den Spalten sind mit ihrem einen Ende an die oberen Schlundknochen unter der Schädelbasis geheftet, laufen von da nach hinten und außen, krümmen sich abwärts und erhalten dann die Richtung nach vorn und innen, konvergieren hier gegen die Mittellinie des Körpers und befestigen sich meist an eine in dieser Linie befindliche Reihe von Knöchelchen, die nach vorn mit dem Mittelstück des Zungenbeines zusammenhängen ... Von einem Kiemenbogen gegen den anderen hin, also in die Oeffnung zwischen beiden vorgestreckt, findet man nun häufig Erhabenheiten, welche an den beiden, eine Kiemenspalte begrenzenden Bogen alternierend stehen, so daß die Spalte dadurch eine Zickzackform erhält.“ (BERGMANN und LEUCKART.)



Fig. 336. *Acipenser* sp. Linke Hälfte des Kiemenkorbes (nach STEUER).

Solche „Siebfortsätze“ fehlen im allgemeinen bei den Selachiern, finden sich aber z. B. bei *Acipenser* gut entwickelt (Fig. 336) und bilden ohne allen Zweifel einen sehr wirksamen Filterapparat, einerseits geeignet, die Kiemen vor der Schädigung durch Fremdkörper zu schützen, andererseits aber der Nahrungsaufnahme dienend. Bei den Knochenfischen sind diese Fortsätze in den einzelnen Fällen außerordentlich vielgestaltig entwickelt und stehen entweder an beiden Kanten der Kiemenbogen oder nur an der vorderen. Bisweilen handelt es sich nur um einfache, rundliche Höcker, welche oft mit Zähnchen besetzt sind und alternierend ineinander greifen

(*Perca*, *Lota*). Sehr stark entwickelte Siebfortsätze finden sich bei den Cypriniden (Fig. 337a) und namentlich bei den Mugiliden und Clupeiden. „Bei allen Cypriniden hat die Natur das Bestreben, die Kiemenspalten durch dichte Filter zu sperren, deren Bildung hauptsächlich den ventralen Bogenschenkeln zufällt, da die dorsalen durch Differenzierungen des Gaumens verdeckt werden." (Zander, 135, 136.) Speziell beim Karpfen „fallen die Siebfortsätze als dreieckige, seitlich stark komprimierte Platten auf, die den Kiemenbogen mit breiter Basis ansitzen. Ihre mediale, in die Rachenhöhle schauende Schmalkante ist polsterartig verbreitert. Der Epithelüberzug dieses Polsters bildet, besonders am Polsterrande, zahlreiche stecknadelkopfförmige Erhebungen, die demselben ein gebuckeltes Aussehen verleihen und seine Randkontur tief eingekerbt



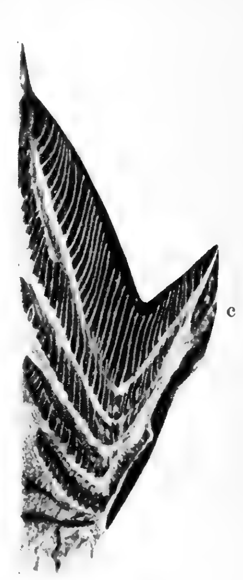


Fig. 337. a *Cyprinus carpis*, Hälfte des Kiemenfilters. b *Mugil cephalus*, Kiemenfilter. c *Clupea finta*, Hälfte des Kiemenfilters. (Nach Zander.)

erscheinen lassen. Da die Siebfortsätze benachbarter Kiemenbogen ineinander greifen, werden die Spalten zwischen den Siebfortsätzen durch die sich berührenden peripheren Vorwölbungen in ein unregelmäßiges Lückensystem verwandelt." (Zander.)

An der Schädelbasis liegt bei den meisten Cypriniden innerhalb des Kiemenkorbes ein dicker, muskulöser Wulst (Gaumenwulst), dessen Bedeutung in sehr verschiedener Weise aufgefaßt wurde. Während Šusta das Gaumenpolster als eine Art von Ventil betrachtet, welches die Mundhöhle nach rückwärts absperren soll, damit beim Oeffnen des Mundes, wie in einen Heber Wasser, und feste Substanzen eindringen können, andere wieder es als Geschmacksorgan deuten, vertritt Zander die Ansicht, daß das Gaumenpolster in erster Linie „zur Beschleunigung der Wasserfiltration diene, indem es sich

bei geschlossenem Munde den Kiemenbogen so innig anschmiegt, daß man nicht selten an konservierten Fischen die Eindrücke der Siebfortsätze in das Polster wahrnimmt".

In noch viel vollkommenerer Weise wird die Mundhöhle der Mugiliden und Clupeiden gegen die Kiemen abgeschlossen. Die Siebfortsätze stellen lange, platte und fein bezahnte Stäbchen dar, deren Breitseiten einander zugekehrt sind (Fig. 337 b, c). Bei jenen sitzen sie den Kiemenbogen beiderseitig, bei diesen nur einseitig auf.

Wie schon erwähnt, kann es gar nicht bezweifelt werden, daß die beschriebenen Filterapparate mit dazu bestimmt sind, die Kiemen vor Verunreinigung durch mit dem Wasser eingesogene Fremdkörper zu schützen, indessen liegt darin sicher nicht ihre einzige Bedeutung, sondern sie haben auch eine wichtige Aufgabe bei der Aufnahme der Nahrung, namentlich in allen den Fällen zu erfüllen, wo es sich um zahlreiche und kleine Nahrungspartikel handelt. Dieser Auffassung hat schon 1871 Möbius für den Hering sehr entschieden Ausdruck gegeben. Er hatte, wie schon erwähnt, beobachtet, daß der Magen des genannten Fisches in der Regel mit einem dicken Brei kleiner Copepoden gefüllt ist. „Die kleinen Tierchen fängt der Hering mit einer engmaschigen Kiemenreuse. Das engmaschige Gitter läßt wohl das Wasser durchgehen, kleine Tiere aber bis zu 0,2 und 0,1 mm Durchmesser, welche mit dem Wasser in die Mundhöhle geraten, werden durch die Kiemenreuse von dem Wasser abgetrennt und hinten in der Mundhöhle zum Verschlucken angehäuft. Aehnlich ist die Kiemenreuse bei der Sprotte. Auch die Makrele besitzt ein fast ebenso feines Gitter wie der Hering. Bei den meisten anderen Fischen (*Belone rostrata*, *Zoarces viviparus*, *Anguilla fluviatilis*, *Platessa vulgaris* und *flesus*, *Gadus morrhua*, *Gasterosteus aculeatus* und *spinachia*) sind die Zähne der Kiemenbogen kürzer und weiter voneinander entfernt als beim Hering und Sprott. Jene Fische können daher keine Nahrungskonkurrenten der Heringe und Sprotten werden. Und daß sie es wirklich nicht sind, beweist auch der Inhalt ihrer Magen, der gewöhnlich aus Schnecken und aus mittleren und größeren Krebsen (*Gammarus*, *Mysis*, *Palaemon*) oder aus kleineren Fischen besteht, die sie meistens am Meeresboden aufsuchen müssen."

Für den Karpfen vertritt Šusta (l. c.) eine ganz entsprechende Ansicht, ja er geht noch einen Schritt weiter und glaubt, „daß die Beschaffenheit des Kiemennetzes bei allen unseren Nutzfischen ziemlich genau die Ernährungsweise des Individuums andeutet". „Der Raubfisch, welcher größere Tiere erbeutet, zeigt eine einfachere Einrichtung des Kiemenapparates. Seine Kiemenbogen sind in der Richtung gegen die Strahlen abgeplattet, verhältnismäßig dünn und nur mit einer Spur von Zähnchen versehen. Bei ihrer Länge biegen sie sich nicht allein leicht und elastisch, sondern sie treten auch bedeutend weiter auseinander, ohne die Fähigkeit zu besitzen, im Bedarfsfalle sich fest aneinander zu schmiegen. Je kleiner die Objekte der Fischnahrung sind, desto vollkommener und fester konstruiert ist das Kiemennetz. Am festesten und vollkommensten ist es beim Karpfen und allen Fischen, die eine ähnliche Lebensweise führen." (Šusta.) In gleichem Sinne spricht sich auch Popta (78, 79) aus. Er meint, daß die Form und Ausbildung der Filterfortsätze „hauptsächlich durch die Form des Mundes und die Art der Nahrung bedingt wird, und

daß die Entwicklung der Zähne auf den Fortsätzen und den Schlundknochen vor allem von der Nahrung abhängt".

Es ist dann später dieser Auffassung mehrfach widersprochen worden. So konnte sich Steuer (114, 115) von dem bestimmenden Einfluß der Nahrung auf die Ausbildung des Kiemenfilters bei marinen Fischen nicht überzeugen, und auch Schiemenz vertritt die Ansicht, daß man aus dem Bau desselben nicht ohne weiteres auf die Art und Weise der Ernährung eines Fisches schließen könne. Er macht darauf aufmerksam, daß, wenn man viele Fische, aus einem Gewässer und an derselben Stelle gefangen, untersucht, der Magen derselben die zur Nahrung dienenden planktonischen Krebschen bei den einzelnen Arten oft in sehr verschiedenem Verhältnis enthält, und schließt daraus auf eine „gewisse Auswahl", kleinere Fische suchen sich sogar, wie schon erwähnt wurde, oft nur eine einzige Art heraus, und man kann direkt beobachten, wie sie die einzelnen Krebschen, jedes für sich, fangen und verzehren. Es soll dies keineswegs geleugnet werden, indessen glaube ich doch, daß die Einheitlichkeit des Mageninhaltes nicht sowohl dadurch bedingt wird, daß die Fische eine bestimmte Nahrung bevorzugen, als vielmehr durch den zufälligen Umstand, daß das beutesuchende Tier die betreffende Krebsart in großer Menge beisammen fand, denn es ist bekannt, daß die Verbreitung planktonischer Tiere auch in einer anscheinend ganz gleichförmigen Oertlichkeit sich sehr wechselnd gestalten kann.

Sicher spielt der Kiemenfilterapparat die wichtigste Rolle bei der Entfernung des mit der Nahrung zugleich aufgenommenen Wassers. Dafür spricht schon der auffallende Umstand, „daß die Nahrung im Magen der Fische nicht etwa einen Brei vorstellt, sondern eine reinliche trockene Masse" (Schiemenz). Dies beweist jedenfalls, daß das Wasser in einer sehr vollkommenen Weise abfiltriert wird.

Ob aber dann die Nahrung sofort abgeschluckt wird oder nicht, hängt ganz von der Beschaffenheit derselben ab. „Oeffnet man z. B. den Magen eines Kaulbarsches, eines Aales, Stichlings etc., so findet man darin die Larven von *Chironomus* mit einer ungeheuren Sauberkeit. Von dem Sande oder Schlamm der Röhren, welche sich diese Tiere bauen und in denen sie sich festhalten, ist fast nichts zu merken . . . Die Fische bearbeiten offenbar die etwa unreine Nahrung mit dem Gaumen bezw. Schlundzähnen, so daß alle anhängenden Partikel zerkleinert bezw. von den Tieren abgebröckelt werden. Dieser anhängende Schmutz wird nicht durch die Kiemenspalten nach hinten entleert, sondern nach vorn vom Munde mit dem Nahrungstiere selbst wieder ausgespuckt, dann wird das Nahrungstier wieder eingeschluckt, und diese Prozedur wiederholt sich so lange, bis das Tier ganz von Unreinigkeiten befreit ist und dann definitiv geschluckt wird." (Schiemenz.) „Nicht alle Fische haben einen so reinlichen und trockenen Mageninhalt, als wie es eben von der kleinen Maräne und vom Kaulbarsch etc. angegeben wurde. Denn wir finden bei vielen Fischen recht viel Schmutz und Sand mit der Nahrung zusammen im Magen und Darm (Güster, Zährte). Es kann dieser Umstand aber meiner Meinung nach keineswegs gegen die Bedeutung des Kiemenfilters für das Abseihen der Nahrung geltend gemacht werden, denn es sind eben, wie Schiemenz selbst sagt, „nicht alle Fische gleich sauber".

Bei Raubfischen und Schnecken- und Muschelfressern findet sich

häufig im Magen und Darm ein Brei statt einer trockenen, reinlichen Substanz. Dies geschieht aber, wie SCHIEMENZ bemerkt, nur dann, „wenn die Verdauung dieser Nährtiere so weit vorgeschritten ist, daß sie eben zu Brei zerfallen. Ein frisch gefangener oder noch nicht recht verdauter Fisch und ebensolche Schnecken liegen anfänglich immer genau so trocken, wie es für die *Chironomus*-Larven im Kaulbarsch gesagt wurde."

Die Beziehungen der Struktur des Kiemenfilterapparates zur jeweiligen Nahrung treten besonders deutlich bei Fischen hervor, welche in sehr reinen, klaren Gewässern leben, wo Verunreinigung der Kiemen so gut wie ausgeschlossen erscheint (Salmoniden, Clupeiden). Man wird nach ZANDER (l. c.) kaum fehlgehen, wenn man die groben und wenig zahlreichen Siebfortsätze der meisten *Salmo*-Arten des Süßwassers mit der Ernährung durch größere Beutestücke in Beziehung bringt, während der geringe Umfang der Nährtierchen der pelagischen Salmoniden und Clupeiden ein entsprechend feineres Kiemennetz erforderlich macht. Sehr deutlich tritt der Einfluß der wechselnden Nahrung auf das Kiemenfilter bei den Saiblingen hervor. „Der amerikanische Bachsaibling (*Salmo fontinalis*) ist biologisch der Forelle verwandt und besitzt auch ein ganz ähnlich gebautes Filter. Der Saibling unserer Alpenseen (*S. salvelinus*) dagegen ist nach HOFER infolge der geringen Scharentwicklung in den alpinen Seen hauptsächlich auf Planktonorganismen angewiesen. Das erkennt man auf den ersten Blick an seinem Kiemenfilter. Während die kräftige Bezahnung der Kiefergaumenknochen und der Zunge seine engen Beziehungen zu den übrigen *Salmo*-Arten bekunden, steht er hinsichtlich des Kiemenfilters isoliert unter seinen Artgenossen. Sein Filter ist viel dichter als bei *Salmo fontinalis*, *fario* usw. und erinnert mehr an die bei Coregonen herrschenden Verhältnisse, ohne jedoch eine gleich zierliche Struktur zu erreichen." (ZANDER.) Bei *Lophius piscatorius* fand STEUER (l. c.) die Kiemenbogen der erwachsenen, am Grunde lebenden Fische vollkommen glatt, während die der planktonischen Jungfische kleine, ziemlich unregelmäßige, in zwei Reihen angeordnete Papillen tragen.

c) Pütters Theorie der Fischernährung.

Es mag entschuldigt werden, wenn im vorhergehenden die Biologie der Fischernährung an der Hand des vorliegenden Materials in vielleicht zu ausführlicher Weise besprochen wurde. Es gibt aber, glaube ich, keine andere Möglichkeit, das Unzutreffende, um nicht zu sagen Widersinnige der von sehr fragwürdigen Erwägungen ausgehenden Anschauungen darzulegen, welche jüngst PÜTTER im Anschluß an seine früheren Betrachtungen über die Ernährung der Fische geäußert hat. Ich halte es für um so notwendiger, auf diese sehr bedenkliche Reform der bisherigen Lehre einzugehen, als es sich dabei um Probleme handelt, welche zu den allerwichtigsten der Ernährungsphysiologie gehören, deren Entscheidung überdies auch wichtige praktische Konsequenzen nach sich zieht.

Schon bei Besprechung der Crustaceen-Ernährung habe ich, soweit dies ohne eigene Untersuchungen auf dem Gebiete überhaupt möglich ist, versucht, an PÜTTERS Aufstellungen Kritik zu üben, und im wesentlichen gilt alles dort Gesagte auch für den vorliegenden

Fall, denn die Beweisführung ist hier wie dort im wesentlichen dieselbe.

Ohne natürlich leugnen zu wollen, daß ein Fisch auch geformte Nahrung aufnimmt und ausnützt, behauptet PÜTTER doch, daß diese in vielen Fällen unzureichend sei, so daß für Erhaltung des Lebens die Aufnahme **gelöster** organischer Stoffe aus dem umgebenden Wasser durchaus erforderlich wäre. Ja, es wird sogar der Versuch gemacht, Fische in einer „Nährlösung" zu ziehen. Damit dürfte PÜTTER aber wohl Veranlassung gegeben haben, daß mancher, der den entsprechenden, aber schwerer kontrollierbaren Behauptungen bezüglich der niederen Tierformen sein Wohlwollen nicht versagte, nun doch bedenklich wird und zwingendere Beweise verlangt, als sie gegeben werden.

PÜTTER stützt seine Auffassung zunächst auf einen indirekten Beweis: „Es soll gezeigt werden, daß sich aus den schon vorliegenden Daten über Fischnahrung mit hoher Wahrscheinlichkeit der Schluß ergibt, daß es einer Reihe von Fischen möglich sein muß, gelöste Nahrungsstoffe aufzunehmen und zu verwerten." Ich glaube, daß niemand, der die vorstehenden Literaturangaben aufmerksam gelesen hat, daraus den Schluß ziehen wird, es seien die im Darme vorgefundenen Nahrungsmengen unzureichend für die Ernährung der betreffenden Tiere. Man gewinnt im Gegenteil den Eindruck, daß gerade die Fische wenigstens zeitweise gewaltige Mengen von Nahrung aufnehmen und meist im Ueberfluß leben. Ich kann PÜTTER den Vorwurf nicht ersparen, daß er die vorliegende Literatur über Fischnahrung nicht genügend berücksichtigt und die benutzte in einseitiger Weise verwertet hat. Es muß ferner, worauf ich schon früher aufmerksam gemacht habe, nachdrücklichst betont werden, daß es ganz unzulässig ist, aus der Menge des in einem oder in einigen Fällen beobachteten Magen- resp. Darminhaltes einen Schluß darauf zu ziehen, ob diese Mengen in einem richtigen Verhältnis zu den erforderlichen Stoffmengen stehen. Denn ein Fisch frißt ebensowenig gleichmäßig, wie die meisten anderen Tiere; es wechseln Perioden reichlicher, ja überreichlicher Nahrungsaufnahme mit solchen, wo die Zufuhr knapp wird, und dementsprechend wird sich die Füllung des Darmes ganz verschieden gestalten, ja selbst Befunde von völlig leeren Därmen können hieran nichts ändern. So führt PÜTTER an, „daß es vielfach bei Jungfischen überhaupt nicht möglich ist, irgend etwas im Darm zu finden. In den Jahresberichten (1906) der Abteilung Liverpool der internationaldn Meeresforschung sind Darmuntersuchungen an 112 Jungfischen mitgeteilt: 92 von diesen enthielten nichts im Darm, bei 14 weiteren waren weniger als 5 Planktonkrebschen zu finden, und nur die 6 übrigbleibenden hatten eine größere Anzahl (bis 22) Kleinkrebse im Darm." Ich glaube nicht, daß PÜTTER sich auf derartige Befunde stützen darf. Denn mit gleichem Rechte könnte man aus dem Umstande, daß so und so viele Raubvögel und Raubsäugetiere oder Schlangen, Eidechsen und Frösche mit leerem Magen betroffen werden, den Schluß ziehen, daß ihre Ernährung unzureichend sei, gar nicht zu reden von den unzähligen Fällen, wo niedere wirbellose Tiere, die anerkannt zu den gefräßigsten gehören (Hydren, Actinien), in der Mehrzahl der Fälle leer sind. Es kommt für die Nahrungsaufnahme neben der Menge der verfügbaren Nahrung eben auch ganz wesentlich die von sehr verschiedenen Faktoren abhängige

„Freßlust“ in Betracht. Ganz abgesehen von den Winterschlaf haltenden Aalen, ist beispielsweise auch für den Karpfen und andere Süßwasserfische bekannt, daß sie im Winter kaum fressen. Nach KNAUTHE ist die Freßlust und damit die Aufnahmefähigkeit dieses Fisches von 10 bis etwa 15° C noch eine relativ geringe, sie steigt dann bis 24—25° C und darüber rapide an, um nach Ueberschreiten dieses Optimums selbst bei reichlich vorhandenem Sauerstoff ganz plötzlich wieder zu versagen. Hiermit stimmt überein, daß der Karpfen in den heißesten Monaten, Juli und August, bei natürlicher und künstlicher Fütterung die größte, in den kälteren Monaten dagegen eine recht geringe Zunahme aufweist.

Alles das Gesagte bezieht sich hauptsächlich auf die sogenannten Friedfische, auf deren Darmbefunde PÜTTER besonderes Gewicht legt und von denen er in ganz unbegründeter Weise voraussetzt, daß sie sich ganz vorzugsweise von kleinen Planktonkrebsen nähren. „Wenn bei zwei Fischen gleicher Größe, etwa Barsch und Karpfen, sich im Darm des einen immer Reste verspeister und mehr oder weniger verdauter Fische finden, die etwa $^1/_3$—$^1/_5$ der Länge des Räubers selbst betragen, also $^1/_{27}$—$^1/_{125}$ des Volumens, im Darm des anderen dagegen höchstens Reste einiger Dutzend bis weniger Hundert Copepoden oder Daphnien, deren Länge $^1/_{200}$—$^1/_{300}$ der Länge des Karpfens, deren Volumen also nur $^1/_{800000}$—$^1/_{27000000}$ des Karpfens beträgt, so muß man sich doch fragen, ob denn wirklich der Nahrungsbedarf des Karpfens ca. 1000mal geringer ist als der des Barsches, oder ob die Ingesta beim Karpfen 1000mal so rasch aus dem Darm entfernt werden.“ Beides sind, wie PÜTTER meint, Annahmen, die a limine abgelehnt werden müssen, und „wenn man dies tut, so bleibt nur der Schluß übrig: der Karpfen muß sich Energiequellen nutzbar machen können, die nicht aus geformter Nahrung fließen, die im Darm eine Vorverarbeitung erfährt“. PÜTTER übersieht dabei nur, daß die Voraussetzungen, von denen er ausgeht, nicht zutreffend sind. Es ist nicht richtig, daß sich im Darm der Karpfen „höchstens die Reste einiger Dutzend bis weniger Hundert Copepoden oder Daphnien finden“, sondern in der Regel findet sich während der eigentlichen Freßzeit der ganze Verdauungstrakt geradezu überfüllt mit sehr verschiedener Nahrung (vgl. die Angaben von ŠUSTA und SCHIEMENZ). Wenn aber PÜTTER hier wie an anderen Stellen seiner Arbeiten mit einer gewissen Geringschätzung auf die „kleinen Nahrungsbrocken“ und das „kleine Getier“ herabblickt, von dem sich so viele Fische ernähren, so möchte ich doch wieder daran erinnern, daß die größten jetzt lebenden Tiere (Wale) sich ausschließlich von Organismen ernähren, deren Kleinheit in einem noch ungleich höheren Grad in Mißverhältnis steht zur riesigen Größe der Konsumenten. PÜTTER sucht weiterhin den Nahrungsbedarf der Fische aus dem Baustoffwechsel zu berechnen und nimmt als Maß für die Intensität des letzteren die Zunahme der Körpermasse, über die in einigen Fällen hinreichend genaue Angaben vorliegen. Unter Zugrundelegung der für den Nährwert verschiedener Planktonorganismen berechneten Zahlen kommt er zu dem Resultat, daß von den betreffenden Fischen (Stint, Finte und Karpfen) so große Mengen von Planktonkrebschen pro Tag verzehrt werden müßten, um den in der Wachstumsperiode beobachteten Stoffumsatz möglich zu machen, wie sie seiner Meinung nach nicht bewältigt werden können.

Es kämen für den Stint 100—500, für die Finte 3000—6000 und für den Karpfen sogar 500000 Kleinkrebse in Betracht. Es sind aber bei diesen Berechnungen wieder so viele unbewiesene Voraussetzungen gemacht, daß der gezogene Schluß kaum als hinreichend gestützt gelten kann. Zunächst sieht man leicht, daß der springende Punkt wieder die jeweiligen Darmbefunde sind. Was zunächst den Stint betrifft, so finde ich, im Gegensatz zu Pütter, den Inhalt junger Fischchen, wie ihn Ehrenbaum beschreibt, weniger in „qualitativer“ als gerade in quantitativer Hinsicht von Interesse. Wenn in einem Tier von 8 mm Länge Copepoden „in Reihen bis zu 8 Stück“ vorkommen, so scheint mir das doch alles überhaupt Mögliche zu sein, für ältere Stadien fehlen aber Zählungen bisher gänzlich; es mag jedoch immerhin erwähnt sein, daß, wie schon angegeben wurde, Fuhrmann in einem freilich erwachsenen *Coregonus Schinzii* des Neuenburger Sees an 2000 Stück *Bythothrephes longimanus* fand, und Huitfeld-Kaas in einem Exemplar von *Coregonus oxyrhynchus* nicht weniger als 50000 Stück *Bosmina obtusirostris* zählte. Ich möchte es daher keineswegs als „eine absolute Unmöglichkeit“ ansehen, daß eine junge Finte (*Clupea Alausa finta*) von etwa 100 mm Länge, wenn sie sich überhaupt nur von planktonischen Krebschen nährt, deren mehrere Tausend im Darm beherbergen könnte. Tatsächlich hat Möbius im Magen eines Herings 60895 kleine Copepoden (*Temora*) gezählt. Es kommt aber noch dazu, daß wir über die Schnelligkeit der Verdauung bei solchen Fischlarven nichts Sicheres wissen, und gerade davon wird die Zahl der im Darm überhaupt noch als solche nachweisbaren Beutetiere wesentlich mitabhängen. Pütter meint, es sei kaum anzunehmen, daß die Nahrungsreste bei einem Jungfisch kürzer als einen Tag im Darm verweilen, „so daß also z. B. bei der Finte die ganze Masse von 3000—6000 Copepoden dauernd dort zu finden sein müßten“ (beim Karpfen $^1/_2$ Million). Er stützt diese Vorstellung auf einen Versuch an einem 52 mm langen Goldfisch, den er veranlaßte, in Wasser fein verteilten Sand aufzunehmen. Der Kot war durch den beigemengten Darmschleim so gut zusammengeklebt, daß die entleerten Kotsäulchen nicht in Wasser zerfielen. „Nach 24 Stunden wurden alle die einzelnen Stücke mit einer Pipette gesammelt, in einer Reihe nebeneinander gelegt und die gesamte Länge der Sandkotsäule gemessen.“ Im Mittel maß dieselbe 56 mm, so daß sich also beim Goldfisch der ganze Darminhalt pro Tag höchstens einmal erneuert. Pütter gibt selbst zu, daß „bei kleineren Fischen von nur wenigen Millimetern Länge es eventuell sehr viel kürzere Zeit dauern würde, bis der Darm passiert wäre. Bei gleichbleibender Geschwindigkeit der Peristaltik würde man z. B. bei einem Fisch von 1 cm Länge erwarten, daß der Darm in ca. 5 Stunden passiert würde, bei 0,5 cm Länge schon in 2—3 Stunden, bei 2 mm in einer Stunde“, so daß man hier nur die Reste der Nahrung weniger Stunden im Darme finden würde.

Es liegt nun meines Erachtens nicht der geringste Grund vor, alle Fische, und noch dazu junge, sehr lebhafte und gefräßige Tiere mit dem Maße des trägen Goldfisches zu messen und hier wie dort die gleichen Verhältnisse vorauszusetzen. Ohne direkte Untersuchungen erscheint es völlig willkürlich, diese oder jene Geschwindigkeit der Darmbewegung anzunehmen und der Rechnung zugrunde zu legen.

Es kommt aber noch ein anderer Umstand in Betracht. KNAUTHE (Neuere Erfahrungen in der Fischfütterung, 1900) hat gezeigt, daß speziell beim Karpfen (Aquarienexemplare) die Verdauungsarbeit in überraschend kurzer Zeit beendet ist und daß sich schon nach 4—6 Stunden das Bedürfnis nach Nahrung wieder geltend macht, so daß eine tägliche oder innerhalb 2mal 24 Stunden erfolgende Fütterung sich als absolut unzureichend erweist. Da nun außerdem beim Karpfen im Naturzustand eine auch nur vorwiegende, geschweige denn ausschließliche Ernährung durch Planktonkrebschen nach den vorliegenden Befunden ganz ausgeschlossen ist, so erscheint der in Rede stehende Beweis PÜTTERS vorläufig ohne jede wirklich sichere Grundlage. Nicht viel besser steht es um die „Berechnung des Nahrungsbedarfs aus der geleisteten Arbeit", wofür die bekannte Wanderung des Lachses aus dem Meere in die Quellgebiete der Flüsse herangezogen wird. PÜTTER sucht zu beweisen, daß „mit den Energiemengen, welche im höchsten Falle aus den Stoffdepots des Lachses zur Verfügung gestellt werden können, keinesfalls die Anforderungen befriedigt werden können, die das dauernde Leben in einem lebhaft fließenden Wasser an das Tier stellt". Auf Einzelheiten kann an dieser Stelle nicht eingegangen werden, ich möchte nur betonen, daß mir bei PÜTTERS Betrachtungen ein Umstand in seiner Bedeutung sehr unterschätzt zu sein scheint, der das Resultat in ausschlaggebender Weise beeinflussen muß. Der Lachs kämpft nämlich durchaus nicht stetig gegen die Strömung an, sondern es erscheint seine Wanderung, die Wochen in Anspruch nimmt, nach Angaben ZSCHOKKES (138), eines der besten Kenner, oft unterbrochen „durch lange Ruhe am Grunde des Stromes oder unweit des Ufers". Wenn dem so ist, dann handelt es sich um einen ganz unkontrollierbaren Faktor, und es steht der Annahme nichts im Wege, daß der erforderliche Energieaufwand dennoch durch „Selbstzehrung" gedeckt wird. In welchem Maße eine solche aber wirklich stattfindet, dafür liefert die Beschaffenheit der rückkehrenden Fische den deutlichsten Beweis. „Am Schlusse des Ablaichens, bei Beginn der Heimreise in das Meer (ZSCHOKKE spricht von der „rettenden Nordsee") macht der Fisch einen bedauernswerten Eindruck. Abgemagert und kraftlos, erschlafft und erschöpft kehrt der Lachs nach dem Laichen aus Bach und Fluß in den Hauptstrom zurück, ein Gerüst von Knochen und Gräten, überzogen von schlotternder, faltiger Haut, ein Tier, ganz unähnlich dem stolzen, unternehmungslustigen Wanderer, der vor wenigen Monaten zu Berge zog. Rasch aber erholt sich der Lachs im Meer. Die Haut wird wieder glänzender; schon auf der raschen Talfahrt gewinnt der Fisch, wie ZSCHOKKE sagt, das Aussehen eines Rekonvaleszenten, gelegentlich schnappt er schon unterwegs ein paar Insektenlarven auf. Das Fleisch gewinnt wieder normales Aussehen, und ist er glücklich im Meer angelangt, so steigt sein Wohlbefinden rapid, und in 2—3 Monaten ist aus dem abgemagerten, vielleicht 2 kg wiegenden Fisch ein Lachs von gegen 8 kg geworden und das Fleisch ist übersättigt mit Fett." (LAMPERT.) Nach ZSCHOKKE (l. c.) bilden Heringe, junge Aale, Sandaale, Weichtiere, Krebse und Würmer die Nahrung des Lachses im Meere, während die ganz jungen Lachse in ihren Geburtsbächen Insekten und Insektenlarven, aber kein Plankton fressen. Weder Copepoden noch Daphnien oder sonstige kleine Kruster wurden

im Magen der in Freiheit lebenden Lächschen gefunden. Alles dies scheint mir nicht eben sehr zugunsten einer, wenn auch nur unvollständigen, Ernährung durch gelöste Substanzen zu sprechen.

Wie felsenfest Pütter von der Richtigkeit seiner Theorie überzeugt ist, geht am besten daraus hervor, daß er selbst vor dem Versuch nicht zurückschreckt, Fische in „Nährlösungen" zu ziehen. Als solche kam einerseits unfiltriertes Seewasser (Aquariumwasser), welches nur sehr geringe Mengen Plankton enthielt, in Verwendung, andererseits wurden auch künstliche Nährlösungen zusammengesetzt, um den Fischen reichlichere Mengen der für sie angeblich notwendigen gelösten organischen Substanzen darzubieten. In bezug auf die Natur dieser letzteren erhebt sich natürlich wieder sofort die Frage, ob überhaupt im See- oder Süßwasser Stoffe vorkommen, welche für den Bau und Energiestoffwechsel der Fische in Betracht kommen können. Pütter geht über diesen wichtigsten Punkt ganz flüchtig hinweg und bemerkt nur an einer Stelle seiner Abhandlung (l. c. p. 190), daß es „in erster Linie Stoffe sein werden, die aus dem Stoffwechsel der Pflanzen stammen. In den Binnengewässern kennen wir derartige Stoffe, die zur Gruppe der Humussubstanzen gehören, in genügender Menge, für das Meer wäre .... an Produkte des Stoffwechsels der Algen zu denken." Sollte Pütter wirklich glauben, daß ein Fisch sich von „Huminsubstanzen" auch nur in unvollständigster Weise zu ernähren vermag? Woher aber stammt der Stickstoff, der doch sicher nur als Eiweiß oder in Form von Aminosäuren assimilierbar ist? Um zunächst das allgemeine Resultat der Pütterschen Versuche vorwegzunehmen, so gingen alle derartig behandelten Fische einem langsamen Hungertode entgegen. Das Gewicht (und damit auch der Sauerstoffverbrauch) nahm stetig ab, doch hielten die Versuchsfische (*Hippocampus*, *Balistes*, *Scorpaena*, *Gobius*, *Heliastes*) in der „natürlichen Nährlösung" (Aquariumwasser) über 40 Tage ohne geformte Nahrung (abgesehen vom Aquariumplankton) ganz gut aus. Nur bei einigen *Hippocampus*-Individuen war nach 44 Tagen bereits eine so starke Reduktion der Körpersubstanz eingetreten, daß der Tod eintrat. Alles dies kann nun in keiner Weise befremden, denn es ist allbekannt, wie lange Fische, ähnlich wie Amphibien und Reptilien, völlige Nahrungsentziehung zu ertragen vermögen.

Trotz der allmählich zunehmenden Minderwertigkeit der Versuchstiere, welche beweist, daß jedenfalls der Baustoffwechsel ungenügend war und die Fische sich im Zustande der Unterernährung befanden, glaubt Pütter doch nachweisen zu können, daß der Betriebsstoffwechsel zu einem guten Teil auf Kosten gelöster Substanzen bestritten wurde. Der Gang des Beweises ist im wesentlichen der folgende. Es werden eine Anzahl Fische von möglichst gleicher Größe in die betreffende Nährlösung (Aquariumwasser) gebracht und bei einem gleich anfangs der „Stoffbestand", d. i. die chemische Zusammensetzung, bestimmt, indem nach dem Trocknen bei etwa 100° C die Trockensubstanz mit kochendem Wasser und der wasserunlösliche Rückstand mit Aether extrahiert wird. Man erhält so drei Fraktionen, von denen I die wasserlöslichen Stoffe enthält. In dieser wird der Gesamtstickstoff und die Asche bestimmt. Der N stammt aus den Extraktivstoffen, und der Rest wird als aus Kohlehydraten bestehend angesehen. Fraktion II wird ganz als Fett gerechnet. In Fraktion III (Rest der Wasser- und Aetherextraktion)

wird wieder Asche und Gesamt-N bestimmt. Der letztere wird als Eiweiß-N betrachtet und die Eiweißmenge durch Multiplikation mit 6,25 ermittelt. Die Menge von O, welche zur Oxydation der gesamten organischen Trockensubstanz eines Fisches nötig sein würde, ist die „Gesamtsauerstoffkapazität“. „Nimmt dieselbe im Laufe eines Versuches ab, so bedeutet das, daß eine O-Menge, die dieser Abnahme entspricht, aus dem Wasser aufgenommen und zur Oxydation der Körperstoffe verwendet worden ist.“ In gleicher Weise wird an einem anderen Fisch zu Ende des durchschnittlich 40 Tage dauernden Versuches die „Stoffmenge“ bestimmt, die nun entsprechend kleiner geworden ist. An jedem Versuchstage wird nun während einiger Stunden der O-Verbrauch eines Fisches bestimmt und so die Größe des Umsatzes (Oxydation) ermittelt. Es ergab sich nun, daß der Gesamtverbrauch an O in der Regel viel größer war, als der Abnahme an Körpersubstanz entsprach, und daraus wurde geschlossen, „daß nicht nur Stoffe aus den Körperdepots dem Umsatz anheimgefallen sind, sondern auch Stoffe, die nicht im Körper vorhanden waren, die also von außen aufgenommen worden sind“. Ein *Gobius*, der über ein Jahr im Aquarium „hungerte“, hatte in dieser Zeit das 2—3-fache der Sauerstoffmenge verbraucht, die hinreicht, um alle seine organische Substanz zu oxydieren. *Balistes* hatte während der Versuchsdauer 73 Proz., *Heliastes* sogar 90 Proz. der Gesamtsauerstoffkapazität an O verbraucht. Hätten sie nur Körperstoffe oxydiert, so hätten von dem *Heliastes* nur noch 10 Proz. übrig sein dürfen.

Ich kann hier leider nur meine großen Bedenken zum Ausdruck bringen, die ich in betreff der von Pütter angewandten Untersuchungsmethode hege, ohne in der Lage zu sein, diese meine Meinung eingehender begründen zu können, da es sich um Fragen des allgemeinen Stoffwechsels handelt, welche an dieser Stelle nicht zu erörtern sind (vgl. auch Cronheim, 11). Nur das eine möchte ich bemerken, daß ich es für höchst bedenklich halte, aus dem Stoffbestand (d. h. der Zusammensetzung) eines Fisches am Anfang der Versuchszeit und dem eines anderen am Ende derselben den Verlust an Körpermasse bestimmen zu wollen, zumal wenn es sich um verschieden große Exemplare handelt, wie es des öfteren der Fall war.

Als künstliche Nährlösung verwendete Pütter für *Heliastes* zunächst eine solche, „die möglichst viel Bausteine des *Heliastes*-Körpers“ enthalten sollte. Zu diesem Behufe wurden ca. 140 g (12 Tiere) frische *Heliastes* in 1000 ccm 2-proz. NaOH-Lauge einige Stunden gekocht, dann mit HCl gefällt und filtriert. Das Filtrat enthielt pro Kubikzentimeter 2,7 mg N. „Für den Versuch wurden in ein Bassin 50 l Aquariumwasser gefüllt und diesem so viel von jenem Filtrat zugefügt, daß pro Liter 1 mg N vorhanden war.“ Es stellte sich aber unerwarteterweise heraus, daß „die Zugabe der Nährlösung keinen günstigen Erfolg hatte, indem die Menge der Körperstoffe, die in der Zeiteinheit umgesetzt wurden, wesentlich zunahm, während aus dem Seewasser nicht mehr Nährstoffe aufgenommen wurden.“ Einen ungewöhnlich günstigen Erfolg will Pütter dagegen bei Zusatz eines mit 2-proz. NaOH-Lauge bereiteten Ulvendekoktes erzielt haben, indem es schien, daß die Tiere ins Stoffwechselgleichgewicht gekommen sind. In Nährlösungen, in denen Asparagin als einzige N-Quelle und als eventuelle C-Quelle Glyzerin geboten wurde, soll der Goldfisch

56,2 Proz. seines Gesamtumsatzes durch die zugefügten Stoffe gedeckt haben. Beim Stichling soll sogar Stoffansatz in einer solchen Nährlösung erzielt worden sein. Gleichwohl gelang es nicht, die Fische dauernd in dieser Weise zu erhalten.

Auch die sogenannte „indirekte Futterwirkung" will Pütter auf eine Aufnahme gelöster Substanzen zurückbeziehen. Tatsächlich kommen künstliche Futtermittel (wie z. B. Fleischmehl, in geringerem Grade auch Lupinen), welche in die eine Hälfte eines durch Drahtgitter in zwei Hälften geteilten Teiches gebracht werden, den Fischen beider Hälften zugute, wobei sich freilich immer bei gleich starkem Besatz ein sehr bedeutender Unterschied zugunsten der futterhaltigen Abteilung geltend macht. „Das Gitter verwehrt den Fischen jede Kommunikation, während einem Austausch der Kleinfauna und und -flora nichts entgegensteht." Wenn man nun selbst von dieser letzterwähnten Nahrungsquelle absehen wollte, so dürfte doch kaum zu bezweifeln sein, daß auch nicht unbeträchtliche Mengen von Fleischmehl von der einen in die andere Abteilung gelangen und von den Fischen hier direkt aufgenommen werden können. Nach Schiemenz saugen die Karpfen das im Wasser suspendierte Fleischmehl mitsamt dem Wasser ein, und man findet dementsprechend dann den Darm in der Regel sehr erweitert und mit einer ganz dünnbreiigen Flüssigkeit gefüllt, derartig, daß, wenn man den Darm anschneidet, „der dünnflüssige Brei im großen Strahle herausspritzt".

D. Die Verdauungsvorgänge bei den Fischen.

a) Selachier.

Die anatomischen Verhältnisse, vor allem die sehr verschiedene Entwicklung und das bisweilen völlige Fehlen eines Magens, sowie auch die so merkwürdige Anordnung des Pankreas bei den Teleostiern läßt von vornherein erwarten, daß die Verdauungsvorgänge sich in den einzelnen Fällen recht verschieden gestalten werden. Am besten sind wir darüber zurzeit bei den Selachiern unterrichtet, über deren Verdauung schon aus älterer Zeit Angaben vorliegen. Nach Rabuteau und Papillon (82) ist der Magensaft von *Raja* stark sauer, gibt auf dem Wasserbad, zur Trockene verdampft, einen Rückstand, der, mit Wasser behandelt, nicht sauer ist: das Destillat war farblos und gab mit $AgNO_3$ eine Fällung, woraus auf das Vorhandensein von Salzsäure geschlossen wird. Auch nach Krukenberg (48—49) findet sich bei den Selachiern eine typische peptische Verdauung, die angeblich in manchen Fällen außer im eigentlichen Magen auch noch im Anfangsteil des Mitteldarmes lokalisiert sein soll, indem „der pepsinbildende Bezirk sich oft weit in den Darm erstreckt" (? B.). In methodischer Hinsicht waren die Versuche Krukenbergs sehr primitiv. Es kamen hauptsächlich Glyzerinextrakte der frischen Schleimhaut zur Verwendung, niemals wurden die Tiere während des Lebens beobachtet, was, wie die späteren Versuche von Weinland (127, 128) zeigten, gerade hier von großer Bedeutung erscheint. Die folgende Tabelle gibt eine Uebersicht der Ergebnisse, zu welchen Krukenberg bei verschiedenen Selachiern gelangte:

	Magen		Mitteldarm[1])	
	Pepsin	Trypsin	Pepsin	Trypsin
Scyllium canicula	+	0	+	0
Mustelus vulgaris	+	0	+	0
Acanthias vulgaris	+	0	+	0
Squatina Angelus	+	0	+	0
Torpedo marmorata	+	0	+	0
Raja clavata	+	0	+	0
„ *miraletus*	+	0	+	0
„ *Schultzii*	+	0	+	0
Trygon pastinaca	+	0	+	0

An lebenden Embryonen von *Acanthias vulgaris*, die er dem Uterus entnahm, will er festgestellt haben, „daß die Schleimhaut des Magens schon dann reichlich Pepsin enthält, wenn der Dottersack noch sehr voluminös ist und es noch längerer Zeit bedarf, bevor die Embryonen ausgetragen sind. In 0,2-proz., mit Salicylsäure versetzter HCl verdaute das Glyzerinextrakt der embryonalen Mägen sowohl rohes wie gekochtes Fibrin bei 40° C in wenigen Minuten.“

Bezüglich des Pankreas, welches den Selachiern wohlentwickelt zukommt, sind die Angaben KRUKENBERGS ganz unzureichend. Er behauptet, daß dasselbe bei diesen Fischen „erst im späteren Alter zu funktionieren anfängt“. Er fand die Auszüge der Drüse bei jungen Exemplaren tryptisch unwirksam, die von alten dagegen sehr wirksam. „Bei *Scyllium canicula* (erwachsen) hat das Pankreas post mortem eine milchweiße Farbe, und der ihm dicht anliegende, fleischrote Drüsenwulst (? B.) enthält kein Trypsin. Aus beiden Organen (? B.) ließen sich diastatisch wirksame Auszüge nicht gewinnen.“ KRUKENBERG vermißte auch im Pankreas von *Acanthias vulgaris* ein diastatisch wirksames Enzym. „Trypsin war weder in der Galle von *Squatina Angelus*, *Torpedo marmorata* und *Raja clavata*, noch in dem wässerigen Leberauszuge dieser und anderer Selachier nachzuweisen.“ Er verarbeitete nach der KÜHNEschen Selbstverdauungsmethode auch fast 3 kg der Leber von *Mustelus vulgaris* und fand dieselbe ebenfalls frei von Trypsin; „vielleicht entbehrt sie auch des diastatischen Fermentes, von welchem sie höchstens Spuren enthalten kann“. Es ist nicht recht zu ersehen, von welchen Gesichtspunkten geleitet, KRUKENBERG Trypsin in der Leber suchte, freilich prüfte er sogar auch die Milz. CL. BERNARD hat schon vor langer Zeit (3) angegeben, daß im Pankreas vom Rochen eine Lipase und eine Amylase vorkommt. Nach RABUTEAU und PAPILLON soll „der pankreatische Saft der Rochen, wie alle anderen Flüssigkeiten (? B.) dieser Tiere eine konstante saure Beschaffenheit zeigen“. YUNG (129) hat vergeblich versucht, reinen Pankreassaft von Haien zu gewinnen. Mit Extrakten (von *Scyllium catulus* und *Lamna corumbica*) erzielte er bisweilen Fibrinverdauung, dagegen wirkten dieselben stets auf Kohlehydrate (Stärke) und Fette. Im Verein mit Milzextrakt wirkte ein Pankreasauszug stets eiweißverdauend.

Weitere Untersuchungen über den Magensaft liegen von RICHET (91—93) vor; er suchte den „Magensaft“ möglichst rein zu gewinnen, indem er den Magen vom noch lebenden oder doch noch nicht lange

1) Mitteldarm = vom Pylorus bis zum Enddarm.

toten Fisch von den Contentis entleerte, vorsichtig mit etwas destilliertem Wasser ausspülte, am Oesophagusende unterband und darauf einige Stunden bei 40° C hielt; nunmehr fand sich im Magen ein sehr kohärenter, sehr saurer Schleim in geringer Menge, der in Wasser löslich war, beim Filtrieren aber viel von seiner Wirksamkeit verlor. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß dieser „Magensaft" streng genommen nichts anderes war, als die oberflächliche Schicht des Magens. Die Masse ließ sich mit Pikrokarmin färben, enthielt zahlreiche Epithelzellen, zum Teil noch untereinander verbunden, ferner Drüsenzellen von der Drüsenschicht der Mucosa und daneben noch Reste von Speisebrei. Diese durch Autodigestion des Magens entstandene Masse hielt Richet sonderbarerweise für den Magensaft der untersuchten Fische und basierte auf seinen Befund Schlüsse über die Sekretion desselben bei den Fischen, die er sich so vorstellte, daß, wenn die Nahrung in den Magen kommt, durch einen Reflex von der Mucosa aus reichlich HCl gebildet wird, und daß durch diese alsdann die oberste Schleimhautschicht aufgelöst wird und den Magensaft bildet. (Zit. nach Weinland, l. c.)

Eine Analyse des auf diese Weise gewonnenen „Magensaftes" von *Lophius* (Knochenfisch), *Raja* und *Scyllium* (Selachier) ergab einen Ueberschuß an freiem Chlor gegenüber den Basen. Er stützt diese Behauptung auf zwei Analysen desselben Schleimhautextraktes; d. h. einmal des Gemisches als solchem (a) und dann nach vorheriger Dialyse sowohl des Dialysates (b), wie der Lösung im Dialysator (c). In a betrug der berechnete Ueberschuß an freiem Cl 1,98 Prom., in b nur 1,14 Prom.

„Die Reaktion im Magen der von ihm untersuchten Fische fand Richet, wenn er sie lebend oder sehr frisch prüfte, stets sehr sauer, bei Fischen, die schon einige Zeit tot sind, meist sauer, jedoch manchmal alkalisch; speziell bei *Raja*, wo er diese auffallende und ihm kaum erklärliche Tatsache mit dem postmortalen Uebertritt alkalischer Galle etc. durch den Pylorus in den Magen zu erklären sucht. Den Säuregehalt des von ihm gewonnenen Magensaftes fand Richet bei

Raja clavata zu 14,6 Prom. HCl
Squatina Angelus „ 6,9—11,8 Prom. HCl
Scyllium catulus „ 6,9—12,9 „ „
„ *canicula* „ 14,9 Prom. HCl

und zwar bei voller Verdauung höher als im nüchternen Zustande. Höhere Temperatur erhöht die Säuremenge im Magen, ebenso gibt Richet an, daß O-Zufuhr zum Infus der Mucosa bei 40° C die Menge der nicht in Aether löslichen Säure steigert." (Zit. nach Weinland.)

Das Pepsin fand Richet (in saurer Lösung) sehr wirksam (*Scyllium*). Bei einem Säuregehalt von 10—20 Prom. HCl war die Wirkung kräftiger als bei nur 1—2 Prom. Ein Säuregehalt von 25 Prom. HCl hebt die Verdauung auf. Antiseptica (Chloroform, Aether) stören dieselbe nicht. Der saure Schleim im nüchternen Magen erwies sich als pepsinarm. Was die für die Einwirkung günstigste Temperatur betrifft, so verdaute Fischmagensaft bei 20° C fast ebenso energisch wie bei 40° C. „Weiter teilt Richet mit, daß der mit Nahrungsresten gemischte Magensaft (*Scyllium* und *Acanthias*) keinen Zucker enthält und auch Stärkekleister nicht verändert; hier

und da beobachtete er bei neutralisiertem Magensaft nach 1—2-tägigem Aufenthalt im Brütofen mit Stärke Reduktion, er führt dieselbe aber auf Bakterienwirkung zurück.“ „Den Inhalt des Darmes fand RICHET bei *Scyllium* und *Acanthias* oft noch etwas sauer, hier und da neutral bis alkalisch, an einer anderen Stelle gibt er ihn aber bei *Raja* als stets alkalisch an.“ (Zit. nach WEINLAND.)

An diese Untersuchungen schließen sich andere an, welche E. YUNG (131) in Roscoff an *Scyllium*, *Acanthias*, *Lemna*, *Galeus* und *Carcharias* anstellte. Der Oesophagus (bei nüchternen Tieren von neutraler Reaktion) war frei von eiweißverdauenden Enzymen, dagegen erhielt YUNG mit dem Extrakt desselben bei 2 unter 10 Versuchen (bei *Scyllium* und *Acanthias*) Reduktion von FEHLINGscher Lösung nach Zusatz von Stärkekleister. Den Magen fand er niemals ganz leer, außer Nahrungsresten enthielt er Schleim und größere Flüssigkeitsmengen von stark saurer Reaktion.

„Die Magenverdauung ist nach dem genannten Beobachter eine sehr beschleunigte (im Sommer); als Beleg dafür führt er an, daß von 4 Scyllien, die ihm eines Morgens 8 Uhr gebracht wurden (alle am selben Ort von einem Fischer gefangen), 2, sogleich getötet, den Magen voll von *Ammodytes* hatten, die beiden anderen, ins Aquarium gesetzt, 10 Stunden später getötet (etwa 12 Stunden, nachdem sie gefangen waren), im Magen nichts mehr enthielten. Auch sonst habe kein Hai, der im Bassin länger als 36 Stunden gehalten wurde, im Magen anderes als Chitinreste und Schleim gehabt.“ Den Inhalt des Magens fand YUNG stets stark sauer, über die Art der Säure aber macht er keine genaueren Angaben. Aus Eiweißkörpern sollen echte (durch Ammonsulfat nicht aussalzbare) Peptone gebildet werden, dies gilt aber nur für den Magensaft (resp. Inhalt). Extrakte der Schleimhaut sollen nur selten und nach langer Zeit peptonisierend wirken; neutrale oder alkalische Reaktion hebt nach YUNG, in Uebereinstimmung mit RICHET und KRUKENBERG, die Wirkung auf Albuminstoffe sogleich auf.

„Der Pylorusteil des Magens reagiert, wie der Magen, stets sauer, der Extrakt der Schleimhaut desselben (*Scyllium*, *Acanthias*) in salzsaurer Lösung bringt zwar Fibrin zur Lösung, ergibt aber keine Peptonisierung. YUNG schließt daraus, daß dieser Abschnitt, der (bei *Scyllium*) der eigentlichen Magendrüsen entbehrt, auch kein Pepsin mehr bildet.“ (Zit. nach WEINLAND.)

Weitere sehr interessante Aufschlüsse über die Magenverdauung der Selachier verdanken wir Untersuchungen von WEINLAND (l. c.), die sich auf eine größere Anzahl von Haien und Rochen erstrecken. Er entnahm dem lebenden Tiere mittels eines Glashebers Proben des Mageninhaltes zu verschiedenen Zeiten vor und nach künstlicher Fütterung. *Raja* und *Torpedo* wurden mit Rindsfibrin gefüttert, das, in Wasser gewaschen, darauf einige Zeit in Seewasser gelegt, mit dem Finger in den Magen gestopft wurde; in anderen Fällen kamen auch Crustaceen, Fische und Mollusken zur Verwendung, Stärkemehl wurde in jeder Form wieder ausgebrochen. Was zunächst die Dauer des Aufenthaltes der Nahrung im Magen betrifft, so ergab sich, im Gegensatz zu YUNG, daß dieselbe bei *Scyllium stellare* im Winter bei einer Temperatur von 12—15 ° C lange Zeit im Magen blieb und dort allmählich zur Einschmelzung kam. „Während bei Fütterung mit kleinen Tieren, wie Krebsen, 2, 3, 4, ja selbst 7 Tage nach der Zu-

fuhr noch Reste der Nahrung im Magen vorhanden sein können, dehnt sich die Zeit, wenn größere Tiere gefressen sind, noch bedeutend weiter aus, so daß sich z. B. selbst 18 Tage nach Einbringung der Nahrung noch Reste derselben im Magen nachweisen lassen." (Weinland.) Aehnliche Beobachtungen machte Weinland auch bei *Raja* und *Torpedo*. Auch hier verbleibt die Nahrung oft mehrere Tage (bis zu 2 Wochen) im Magen. Ein derart langes Verweilen erscheint notwendig, wenn man berücksichtigt, daß, in Anbetracht des engen Pylorusteiles des Magens der Selachier, sowie infolge der Enge des Pylorus, in den Darm nur breiige bezw. flüssige Massen übertreten können, was durch die Beobachtung immer bestätigt wird; auch der Bau des Darmes selbst mit seiner Spiralfalte würde, wie Weinland bemerkt, den Transport größerer fester und widerstandsfähiger Massen, z. B. Krebsschalen, Fischknochen etc., sehr erschweren.

In bezug auf die Reaktionsverhältnisse im Magen weichen die Beobachtungen von Weinland sehr wesentlich von denen seiner Vorgänger ab, indem er, namentlich bei Rochen, den Mageninhalt oft genug alkalisch fand, was übrigens schon Richet aufgefallen war. („Plusieurs fois, sur les Raies fraiches en apparence, j'ai constaté que la réaction de l'estomac était franchement alcaline avec une odeur ammoniacale très prononcée. On ne peut guère expliquer cette exception, anomalie apparente, qu'en tenant compte de l'absence chez la Raie d'un détroit pylorique bien reservé.") Richet war der Meinung, daß es sich in solchen Fällen um eine Leichenerscheinung handle, und daß, da die Leber sehr groß und die (alkalische) Galle sehr reichlich sei, ein Teil der letzteren nach dem Tode in ammoniakalische Zersetzung übergehe und in den Magen eindringe. Weinland hat sich bei *Raja asterias* durch Ausheberung des Magens am lebenden Tier überzeugt, daß sowohl während der Verdauung wie auch bei leerem Magen alkalische Reaktion bestehen kann, ohne daß Darminhalt eingedrungen ist. Er führte unter anderem ein gerades Glasrohr in den Magen ein und durch dasselbe einen Glasstab, an dessen Ende ein empfindliches Reagenzpapier befestigt war. „Auf diese Weise kam dasselbe einerseits nicht mit dem Oesophagus in Berührung, und andererseits konnte es so schnell nach dem Einschieben der Glasröhre eingebracht werden, daß es sich nicht darum handeln konnte, daß in der Zwischenzeit etwa Darminhalt durch den Pylorus und den aufsteigenden engen Teil des Magens hätte bis in den weiten Magenabschnitt vordringen können."

Es handelte sich nun zunächst darum, festzustellen, unter welchen Bedingungen im Magen von *Raja* saure, unter welchen alkalische Reaktion eintritt. Hebert man den Magen eines Haifisches aus, der längere Zeit gehungert hat (*Scyllium catulus*), so erhält man reinen Magensaft von stark saurer Reaktion (Kongopapier bläuend), der „meist völlig klar, hier und da mit schleimigen Flocken durchmischt, leichtflüssig, seltener schollig bis zäh fadenziehend, von rosaroter bis gelblichroter Farbe ist". Die rote Färbung fehlt, wenn dem Saft noch Speisereste beigemischt sind; beim Filtrieren bleibt die Hauptmasse des roten Farbstoffes auf dem Filter, und das Filtrat erscheint dann gelblich, während die rote Substanz am Filter allmählich blau wird. Bei *Raja* und *Torpedo* war unter gleichen Bedingungen der ausgeheberte Saft farblos und von mehr schleimiger Beschaffenheit. In

allen Fällen erwies sich der Hungersaft schwach linksdrehend. Bezüglich der Natur der freien Säure des Saftes stehen die Angaben WEINLANDS in (einem gewissen) Widerspruch mit späteren Untersuchungen von VAN HERWERDEN (31a). Auch dieser fand den ausgeheberten Magensaft hungernder Scyllien sauer; er bläute Lackmus, färbte rotes Kongopapier dunkelblau und gab auch meist eine deutlich rote Färbung mit Phloroglucin-Vanillin. Als HCl berechnet, betrug die Acidität 0,08—0,1 Proz. (mit $^{n}/_{10}$ NaOH titriert Methylorange als Indikator). Während der Digestion stieg dieselbe auf 0,4—0,5 Proz.

WEINLAND untersuchte in 3 Fällen bei *Scyllium*, *Torpedo ocellata* und *Raja asterias* den stark sauren, während der Verdauung abgesonderten Saft. Es war HCl, H_2SO_4 und H_3PO_4 vorhanden. Wurde nun der Na-Wert sämtlicher Basen berechnet und davon der Na-Wert der H_3PO_4 (als primäres Salz) sowie der H_2SO_4 (als neutrales Salz) abgezogen, so übertraf in zwei der untersuchten Fälle das dem übrigbleibenden Na entsprechende Cl die im Safte beobachtete Cl-Menge, und war daher trotz des (speziell bei *Torpedo*) sehr reichen Säuregehaltes keine freie HCl vorhanden. WEINLAND nimmt daher eine organische Säure im Magensafte an, deren Natur noch zu bestimmen bliebe.

VAN HERWERDEN bestimmte nach der Methode von SJÖQVIST (vgl. den folgenden Abschnitt) freie HCl im reinen Magensaft von *Scyllium*. Außerdem ließ sich aber tatsächlich auch eine flüchtige organische Säure (Ameisensäure) durch Destillation des reinen Saftes nachweisen. „Das Destillat von 100 ccm wurde schon neutralisiert von 2 ccm $^{n}/_{10}$ NaOH, während eine gleiche Menge des ursprünglichen Saftes 22 ccm zur Neutralisation brauchte. Im Verhältnis zur HCl-Abscheidung ist also die Menge der organischen Säure sehr gering. Diese bildet also kein Hauptprodukt des Magensaftes."

Die Beobachtungen WEINLANDS über das Vorkommen alkalischen Magensaftes beziehen sich — und es muß dies besonders betont werden — ausschließlich auf *Raja*, und es erwies sich die Art der Nahrung für die Reaktion von wesentlicher Bedeutung. Besonders bei Fütterung der Rochen mit Krebsen war dieselbe relativ häufig alkalisch. So fand WEINLAND unter 28 Exemplaren von *R. asterias*, die nur Krebse im Magen enthielten, in 20 Fällen alkalische und nur in 8 Fällen saure Reaktion. Unter 22 Exemplaren, die nur Fische enthielten, fand sich dagegen bei 7 Exemplaren alkalische, bei 15 saure Reaktion des Mageninhaltes. Nach Fütterung mit Muscheln (*Solen*, *Tapes*) erhielt WEINLAND keine alkalische, sondern immer saure Reaktion, ebenso in den meisten Fällen nach Verabreichung von Fibrin. So sehr diese Befunde auf den ersten Blick dafür zu sprechen scheinen, daß der Nahrung ein ausschlaggebender Einfluß auf die Reaktion des Mageninhaltes zukommt, so konnte WEINLAND doch zeigen, daß es sich nicht etwa um eine direkte Beeinflussung etwa in dem Sinne handle, daß die resultierende alkalische Reaktion im Magen auf die ursprüngliche Reaktion der Nahrung zurückzuführen wäre, sondern wirklich um zwei verschiedene Sekrete der Schleimhaut, ein saures und ein alkalisches.

Es muß hier an ein sehr eigentümliches Strukturverhältnis des Magens von *Raja* erinnert werden, welches schon vor langer Zeit (1880) von SAPPEY (100) entdeckt wurde und erwiesenermaßen mit

jenem Reaktionswechsel des Sekretes in Beziehung steht. Sappey beschrieb an den Gefäßen in verschiedenen Organen (Magen, Spiraldarm, Gallenblase), besonders aber in der Magenschleimhaut Sphinkteren, aus glatten Muskeln bestehend, die auch schon Leydig (58) gesehen, aber nicht richtig gedeutet hatte (Fig. 338). P. Mayer injizierte die Gefäße mit Berlinerblau und fand, daß sich die Sphink-

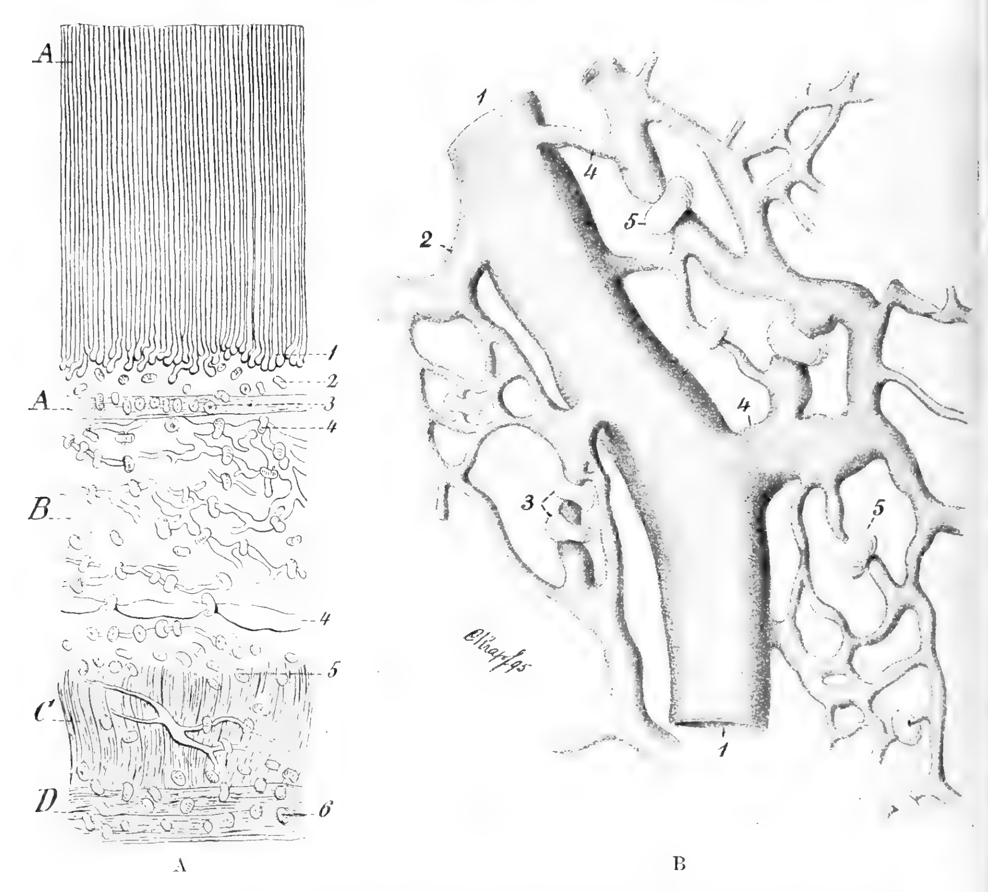


Fig. 338. A *Raja*, Magen, Längsschnitt bei sehr schwacher Vergrößerung. *A* Mucosa und Muscularis mucosae, *B* Submucosa, *C* Ringschicht der Muscularis, *D* Längsschicht der Muscularis, *1* unteres Ende der Magendrüsen, *2* Sphinkteren unter den Drüsen liegend, *3* Sphinkteren in der Muscularis mucosae, *4* Sphinkteren und Gefäße in der Submucosa, *5* Sphinkteren in der Ring- und *6* in der Längsschicht der Muscularis. B Gefäßstamm mit Sphinkteren aus der Submucosa des Magens von *Raja*. *1* Hauptstamm, *2* und *4* Zweige, *3* und *5* Sphinkteren. (Nach Sappey aus Oppel.)

teren so stark kontrahieren können, daß nichts oder nur ein dünner Faden der Masse hindurchgeht, während vor und dahinter das Gefäß gebläht, voll Farbstoff ist. Derselbe Beobachter stellte ferner auch fest, daß jene Gebilde hauptsächlich an Venen und nur selten auch an Arterien entwickelt sind; er fand sie bei *R. oxyrhynchus*, *miraletus*, *marginata*, *asterias*, *maculata* und *clavata*, dagegen nicht bei *Torpedo* und *Squatina*, und glaubte das eigentüm-

liche Strukturverhältnis so deuten zu dürfen, daß die Sphinkteren bei ihrer Funktion gewisse Bezirke von der allgemeinen Zirkulation abschließen, wodurch vielleicht die Verarbeitung der Verdauungsprodukte beschleunigt werde. Hiervon ausgehend, dachte nun WEINLAND an die Möglichkeit, daß vielleicht bei *Raja* das Vorhandensein der Sphinkteren an den Gefäßen (Venen) unterhalb der Drüsenschicht des Magens im Zusammenhang stehen könnte mit der eigentümlichen Erscheinung, die er in bezug auf die Reaktion des Mageninhaltes beobachtet hatte.

WEINLAND versuchte mit Erfolg, die Sphinkteren durch Secale cornutum zur Kontraktion zu bringen, und es ergab sich in der Tat, daß nach der Vergiftung die Reaktion des Magens, die vorher sauer gewesen war, alkalisch wurde; in einigen Fällen, wo die Tiere lange genug am Leben blieben, ließ sich auch feststellen, daß nach 3—5 Tagen sich wieder allmählich saure Reaktion einstellte. Es war damit in unzweideutiger Weise bewiesen, „daß bei *Raja* eine alkalische Reaktion des Mageninhaltes eintreten kann, die durch die Beschaffenheit des Sekretes der Magenschleimhaut bedingt ist und nicht durch die Reaktion der eingeführten Nahrung". Bei mikroskopischer Untersuchung der Schleimhaut fand WEINLAND je nach der Reaktion (ob sauer, ob alkalisch) die Sphinkteren bald offen, bald geschlossen, so daß man kaum zweifeln kann, „daß durch diese Organe der Reaktionswechsel wirklich herbeigeführt wird, indem bei ihrem Verschluß das Blut in den Gefäßen gestaut wird und nun alkalisches Sekret zur Ausscheidung gelangt, während bei offenen Sphinkteren das Blut ungehindert zirkuliert und ein saures Sekret sich ergießt".

Zweifellos geht „die Entscheidung, welches Sekret auf die Nahrung ergossen wird, vom Nervensystem aus ... welche Momente dabei aber bestimmend sind, darüber läßt sich nichts Bestimmtes sagen; sicher ist, daß neben der Nahrung noch andere gänzlich unbekannte Ursachen von Bedeutung sind".

Einige Gesichtspunkte in dieser Richtung lieferte die Untersuchung des Fermentgehaltes des Magensaftes.

Seit lange ist es bekannt, daß im Magen der Haie eine Protease vorkommt, von der man annahm, daß sie dem Pepsin der Säugetiere entsprechend sei (vgl. YUNG, 130). WEINLAND fand ein filtriertes Extrakt der Magenschleimhaut bei allen untersuchten Selachiern (*Torpedo, Raja, Squatina, Mustelus, Acanthias*) fast immer alkalisch und säuerte daher mit HCl an, bis die Gesamtlösung 1,2—2,2 Proz. HCl enthielt; feuchtes Fibrin wurde von der Flüssigkeit bei 15—20° C rasch (in 1—4 Stunden) gelöst. An Stelle der HCl konnte auch Essigsäure (bis zu 2 Proz.) treten. Wurde, nachdem das zuerst zugesetzte Fibrin in Lösung gegangen war, nochmals Fibrin zugesetzt, so verstrich längere Zeit, bis die zweite Portion sich gelöst hatte (1 Tag); besonders langer Zeit (3—5 Tage) bedurfte es, wenn als zweite Portion trockenes Fibrin zugesetzt wurde, bis dieses in Lösung ging. Im Filtrat ließen sich immer Albumosen (Peptone) nachweisen. „Dasselbe gelang bei dem Filtrat des ausgeheberten (sauren) Mageninhaltes einer *Torpedo ocellata*, die mit Fibrin gefüttert worden war." (WEINLAND.)

Auch VAN HERWERDEN (l. c.) prüfte sowohl Magensaft wie Magenschleimhautextrakte auf ihre peptischen Eigenschaften (in 0,5-

proz. HCl). In Uebereinstimmung mit YUNG ergab sich, daß koaguliertes Eiereiweiß nur langsam verdaut wird. Es wurden daher METTsche Röhrchen mit koaguliertem Blutserum verwendet. Für *Scyllium* lag das Optimum der Pepsinwirkung bei einer Acidität von 0,5—1 Proz. HCl; auch mit 2 Proz. HCl war das Enzym noch wirksam. Ein Säuregehalt von 4 Proz. wurde aber bei *Heptanchus* nicht mehr vertragen. Milch- und Essigsäure können an Stelle der HCl treten. YUNG (l. c.) sah keine verdauende Wirkung des Magensaftes und der Extrakte bei neutraler Reaktion, dagegen fand sie VAN HERWERDEN unter gleichen Umständen in der Regel nur verlangsamt. In keinem Falle war eine Digestion bei alkalischer Reaktion zu konstatieren. Auch in diesem Punkte weichen die Angaben WEINLANDS wesentlich ab, indem er fand, daß nicht nur bei *Raja*, sondern auch bei anderen Selachiern sowohl Schleimhautextrakte, wie der reine Magensaft auch in alkalischer Lösung, wiewohl beträchtlich langsamer, verdauen. Es wurde Soda (bis zum Gehalt der Lösung von 1,5—1,9 Proz.) zugefügt und bei 15—20° C digeriert. Während bei saurer Reaktion die Verdauung meist in wenigen Stunden vollendet war, dauerte es in alkalischer Lösung mindestens einen, meist aber 2—5 Tage, ehe alles Fibrin gelöst war. Dies gilt von Schleimhautextrakten. Unter diesen Umständen scheinen mir bakterielle Einwirkungen doch nicht ganz ausgeschlossen. Was das Verhalten des Magensaftes selbst betrifft, so erhielt WEINLAND „mit dem Filtrat des gemischten und mit Wasser verdünnten alkalischen Mageninhaltes von *Raja miraletus* bei Zimmertemperatur innerhalb 3 Tagen Lösung des zugesetzten Fibrins und positiven Ausfall der Prüfung auf Albumosen (Peptone)". Ebenso ergab der reine, von Nahrungsteilen freie alkalische Magensaft von *Raja asterias* nach Secalevergiftung bei 26—30° C innerhalb $1^1/_2$ Tagen Lösung des zugesetzten Fibrins.

Soll man nun mit Rücksicht auf diese Erfahrungen die Magenverdauung der Selachier und insbesondere der Rochen noch weiter als eine peptische bezeichnen? WEINLAND hat es vermieden, sich hierüber bestimmter zu äußern, er spricht von einem eiweißspaltenden Ferment, welchem dann freilich eher tryptischer Charakter zuzuschreiben wäre. Man sieht aber wohl, daß in Uebereinstimmung mit zahlreichen Befunden bei wirbellosen Tieren eine scharfe Grenze zwischen peptischen und tryptischen Proteasen sich kaum wird ziehen lassen, und gerade der Selachier-Magen bietet hierfür anscheinend ein sehr interessantes Beispiel. Jedenfalls läßt sich aber die von YUNG seinerzeit hervorgehobene und von SELLIER bestätigte „Identität" der im Haifischmagen wirksamen Protease mit dem Pepsin der höheren Vertebraten nicht länger aufrecht halten.

Außer dem proteolytischen Enzym findet sich nun auffallenderweise bei *Raja* auch ein diastatisch wirkendes. Schon YUNG (130) hatte Extrakte der Oesophagusschleimhaut (bei *Scyllium* und *Acanthias*) daraufhin untersucht und nach Zusatz von Stärkekleister Reduktion von FEHLINGscher Lösung beobachtet. In bezug auf den Magensaft hatten YUNG wie auch RICHET immer negative Resultate, der erstere bei *Galeus* und *Lamna*, der letztere bei *Acanthias* und *Scyllium*. VAN HERWERDEN konnte dagegen im alkalisch reagierenden Mageninhalt eines *Mustelus vulgaris* während der Crustaceenverdauung ein amylolytisches Enzym nachweisen. WEINLAND erhielt mit Auszügen der Magenschleimhaut von *Raja*, wenn auch nicht in allen Fällen, positive

Resultate. Bei genauerer Prüfung ergab sich, daß in den Versuchen mit sicher positivem Ergebnis der TROMMERschen Probe die Reaktion des Magens alkalisch war; dagegen war in Fällen mit sicher negativem Befund die Reaktion im Magen sauer. Es scheint demnach das Auftreten des saccharifizierenden Enzyms mit dem früher erwähnten Reaktionswechsel im Magen von Rochen in Zusammenhang zu stehen. An den Extrakten der Magenschleimhaut ließ sich auch zeigen, daß das amylolytische Enzym bei saurer Reaktion nicht nur nicht wirksam ist, sondern daß es entweder durch den sauren Saft zerstört oder in diesem Zustande gar nicht gebildet wird. Versuche mit filtriertem (verdünntem), mit Speise gemischtem Mageninhalt von *Raja* führten zu dem gleichen Resultat. Chitinpanzer ändern im Magen von Selachiern ihre Konsistenz, man trifft sie als papierdünne Häutchen im Speisebrei an. Dieselbe Veränderung bemerkt man aber auch in einer Säurelösung derselben Konzentration (? B.); VAN HERWERDEN, der diese Bemerkung macht, hält daher eine Verdauung nicht für wahrscheinlich.

In Hinblick auf die oben erwähnte Tatsache, daß alkalische Reaktion des Magensaftes von *Raja* (vgl. auch die entsprechende Angabe VAN HERWERDENS für *Mustelus*, p. 1096) namentlich bei Krebsnahrung beobachtet wird, war daran zu denken, ob dies und zugleich das Auftreten eines diastatischen Enzyms nicht vielleicht mit einem Kohlehydrat des Krebskörpers in Zusammenhang steht, namentlich wenn man sich der Befunde bei gewissen Schnecken erinnert. Gleichwohl gibt, wie WEINLAND selbst bemerkt, das nicht seltene Vorkommen saurer Reaktion bei Krebsnahrung einen Hinweis, „daß nicht die Nahrung allein und vielleicht diese überhaupt nicht ausschlaggebend sein kann, sondern daß möglicherweise ein bestimmtes Bedürfnis des Tieres selbst seinen Einfluß ausüben könnte, ja vielleicht schon bei der Wahl der Nahrung mitwirkte“.

REDECKE (88a) erwähnt bereits das Auftreten von Fett im Oberflächenepithel des Magens von *Scyllium* und *Pristiurus* während der Verdauung, und VAN HERWERDEN konnte diesen Befund bestätigen. Ganz besonders deutlich trat dies hervor, wenn Oel oder Eidotteremulsion in den Magen von Tieren gebracht wurden, welche längere Zeit gehungert hatten. Für die Annahme einer Fettresorption in der Magenschleimhaut von Selachiern (und Teleostiern) spricht auch der Befund, „daß bei einigen in voller Verdauung getöteten Fischen überall in der Submucosa und zwischen der Muskulatur, besonders in den Lymphgefäßen, welche die Blutgefäße begleiten, Fettropfen nachweisbar waren. Bei hungernden Fischen wurden sie nie gefunden.“ (VAN HERWERDEN.) Es lag daher nahe, nach einer Lipase zu suchen. In einigen Fällen, wo eine Emulsion von Eidotter mit Glyzerinextrakt der Magenschleimhaut oder mit Magensaft zusammengebracht wurde, war das Resultat unzweifelhaft positiv; dagegen erwies sich in anderen Fällen der Magensaft (resp. Extrakt) von Selachiern lipolytisch ganz unwirksam.

Ganz unzweideutige Ergebnisse erhielt VAN HERWERDEN mit Monobutyrin, welches HANRIOT im Jahre 1898 zuerst benützte, um die Gegenwart einer Lipase im Blutserum nachzuweisen. Von Selachiern kam *Raja* und *Acanthias* zur Verwendung.

Es wurden 10 ccm einer neutralen wässerigen 1-proz. Lösung

von Monobutyrin (Merck) mit 5 ccm Glyzerinextrakt der Magenschleimhaut versetzt. Dieses letztere war in der Weise bereitet, daß die fein zerriebene Schleimhaut bei Zimmertemperatur 24 Stunden mit Glyzerin und Wasser (2 : 1) extrahiert wurde. Die innere Oberfläche des Magens war vorher wiederholt mit Seewasser abgespült worden. Das Gemisch von Monobutyrin und Extrakt wurde neutralisiert mit $^{n}/_{10}$ NaOH (Phenolphthaleïn- oder Rosolsäure als Indikator), auf 38° erwärmt und nach einer bestimmten Anzahl Stunden wieder titriert. Als Kontrollversuch wurde immer Monobutyrin in gleicher Weise mit 5 ccm gekochten Extraktes versetzt. Bei *Raja* sah van Herwerden in einem Falle nach 6-stündigem Erwärmen auf 38° eine derartige Fettspaltung auftreten, daß 1,35 ccm $^{n}/_{10}$ NaOH zur Neutralisation gebraucht wurden, während die Mischung mit dem gekochten Extrakt schon von 0,1 ccm neutralisiert wurde. „Die öfters negativen Resultate bei der Untersuchung des sauren Magensaftes in Zusammenhang mit der Hemmung der Lipolyse bei stark saurer Reaktion in vitro lassen vermuten, daß wenigstens bei den Selachiern auf dem Höhepunkt der peptischen Digestion die Lipolyse fehlt oder unbedeutend ist.“ van Herwerden wirft im Anschluß an seine Untersuchungen auch die Frage auf, ob nicht gerade bei den Selachiern mit ihrem kolossal entwickelten Magensack und dem ganz kurzen Spiraldarm der Magenschleimhaut als resorbierendes Organ eine größere Bedeutung zukommt, als bei anderen Wirbeltieren, zumal auch die Nahrung länger als sonst gewöhnlich im Magen zurückgehalten wird.

b) Teleostier.

1. Drüsenmagen.

Beobachtungen über die Verdauung der Knochenfische liegen schon aus alter Zeit vor, und war wohl Spallanzani (112) der erste, welcher hierüber Versuche an Aalen, Barben und Karpfen anstellte. Er brachte dünnwandige, mit Fleisch gefüllte Röhrchen in den Magen von 4 Aalen; „um sie am Leben zu erhalten, kamen sie in einen Fischhalter. Nach 3 Tagen und 18 Stunden fischte ich meine Aale, öffnete sie und fand meine Röhrchen in ihrem Magen. Dieses Eingeweide war mit einem dicken, dunkelfarbigen Schlamme bedeckt, den ich vor einen Ueberrest kleiner gefressener und verdauter Fische hielt. Was aber meine Röhren betraf, fand ich 5 Stück leer, und in den 3 andern war noch ein klein Stückgen Fleisch einer Erbse groß befindlich, das auch gleich bey dem Anrühren auseinander ging.“ Spallanzani erzählt auch von einem Hecht, in welchem er einen kleinen Fisch fand, „der nach seiner ganzen Länge in dem Magen steckte, nur den Kopf ausgenommen, der sich noch im Schlunde befand; an demselben traf ich eine angegangene Verdauung an. Die Kiemen dieses kleinen Fisches hatten noch ihre natürliche Farbe und schienen mir ganz unversehrt zu sein, das Auge fing an sich aus seiner Höhle abzusondern, und die Fischohren hatten ihre Purpurfarbe verlohren. In dem Theil des Fisches, der im Magen steckte, waren die Kennzeichen der Verdauung viel deutlicher, das Fleisch am Körper schien erweichter und gegen den Schwanz zu war es in eine ganz ungestalte Masse verwandelt.“ Spallanzani schließt aus diesen und einigen anderen Beobachtungen, „daß im Grunde des Magens die

Verdauung viel geschwinder, als in seinen höher gelegenen Theilen geschieht", und ferner, „daß der Magen die Verdauungskraft nicht allein besitzt, sondern daß auch der Schlund ein gewisses Verdauungsvermögen hat". 50 Jahre später teilten TIEDEMANN und GMELIN (118) einige Beobachtungen mit über den Inhalt des Verdauungskanales bei Forellen und einigen Cyprinoiden (*C. barbus*, *leuciscus* und *alburnus*). Sie fanden den Magen junger Fische leer und zusammengezogen und geben an, daß der schleimige Inhalt auf blaues Lackmus kaum reagiert, während der gefüllte Magen älterer Tiere stark sauer reagiert. Sie schlossen auf das Vorhandensein eines Gemisches von Essig- und Salzsäure.

Von dem peptischen Charakter der Verdauung in dem mit Drüsen ausgestatteten Magen der Teleostier sind alle Autoren überzeugt, und es tauchen nur Zweifel darüber auf, ob das Pepsin der Fische als identisch mit dem der höheren Wirbeltiere, speziell der Warmblüter, anzusehen sei, da die Fische als „Kaltblüter" vielfach bei Temperaturen leben, die weit unterhalb des Optimums der Temperatur liegen, bei welchem das Pepsin der Warmblüter wirkt.

In der Tat haben FICK und MURISIER (22) angegeben, daß im Magen von Fröschen, Hechten nnd Forellen ein Enzym enthalten ist, welches sich von dem Warmblüterpepsin dadurch unterscheidet, daß es schon bei niederer Temperatur kräftig Eiweißstoffe verdaut und bei der Bluttemperatur warmblütiger Tiere keine energischere Wirkung zeigt, während künstliche, aus der Magenschleimhaut von Warmblütern bereitete Verdauungsflüssigkeiten bei niederer Temperatur sehr träge und langsam wirken. HOPPE-SEYLER (34a) setzte die Untersuchungen an Auszügen der Schleimhaut von Hechtmagen fort und fand eine schnellere Verdauung von Fibrinflocken bei 15° C als bei 40° C; die schnellste Verdauung erhielt er ungefähr bei 20° C, einige Grade über Null war die Einwirkung langsamer als bei 15° C, aber noch sehr deutlich. „Die Verdauung von Fibrin durch künstlichen Hechtmagensaft bei den angegebenen Temperaturen 5—20° C ist eine sehr energische", so daß HOPPE-SEYLER das Resultat von FICK und MURISIER, „daß die Wirkung des Magenfermentes vom Hecht und wahrscheinlich aller kaltblütigen Wirbeltiere von der des Pepsins der Warmblüter verschieden ist", für völlig feststehend hält.

Dem wurde nun zunächst von KRUKENBERG widersprochen (48, p. 331), welcher sich bei Prüfung der Mageglyzerinextrakte einer großen Anzahl von Fischen, welche den verschiedensten Familien angehörten, nicht überzeugen konnte, „daß ein Enzym, welches bei gewöhnlicher Temperatur (20° C) rascher als bei 38—40° C auf rohes oder gekochtes Fibrin, auf die einzelne Fibrinflocke oder auf größere Fibrinmengen verdauend einwirkt, existiert." Auch LUCHAU (60, 61) fand, daß die Wirkung des peptischen Enzyms der Magenschleimhaut von Hecht, Zander, Lachs und Barsch bei 40° C entschieden eine energischere ist als bei 15° C, daß aber andererseits das in den Magendrüsen von Hecht und Zander gebildete Pepsin „das der Warmblüter an Wirksamkeit darin übertreffe, daß es auch bei Temperaturen wirkt, bei welchen das der höheren Wirbeltiere nicht mehr tätig ist".

Diese letztere Angabe, der schon KRUKENBERG (49, p. 421) entgegentrat, darf auch durch neuere Untersuchungen von FLAUM als widerlegt gelten, indem sich herausstellte, daß das Säugerpepsin

auch bei sehr niedrigen Temperaturen zwar sehr verzögert, aber im übrigen in gleicher Weise verdauend wirkt, wie bei höherer Temperatur. Es würde sich also nur fragen, ob bei gleich niedriger Temperatur das Fischpepsin dem der Warmblüter in bezug auf die Geschwindigkeit der Eiweißlösung überlegen ist. Krukenberg (l. c.) verglich in dieser Hinsicht die Wirkung des Glyzerinextraktes der Magenschleimhaut des Schweines mit der vom Hecht und von *Mustelus vulgaris.* „Der Vergleich der 3 Proben lehrte, daß keine Verschiedenheiten zwischen dem Pepsin des Schweines und dem der Fische in dieser Hinsicht zu konstatieren sind. Stets trat, wenn bei sehr niedriger Temperatur überhaupt eine Verdauung des Fibrins bemerkbar war, dieselbe zuerst in dem bei 40 ° C wirksamsten Verdauungsgemisch ein, gleichgültig, ob es vom Hai, dem Hechte oder dem Schweine stammte, und bei gleich niedriger Temperatur (2—4 ° C) verlief die in allen Fällen sehr verzögerte Fibrinverdauung in einer mit wenigen Tropfen äußerst kräftigen Pepsinglyzerins vom Schweine versetzten Probe viel energischer, als in den unter ganz gleichen Verhältnissen befindlichen Gläschen, welche mit weniger kräftigem, aber bei 40 ° doch sehr rasch wirkendem Pepsinglyzerin vom Hecht oder Hai versetzt waren." Stets zeigte sich, daß bei diesen niedrigen Temperaturen die Wirkungen in allen 3 Gläsern (natürlich ungemein verlangsamt) gleichsinnig mit denen verliefen, welche dieselben Gemische bei 40 ° C äußerten.

Auch Richet (l. c.) erklärte das Pepsin der Fische für nicht identisch mit dem der Säuger. Er findet (mit Mourrut), daß bei 40 ° C der Magensaft des Hundes dem des *Lophius* an Wirksamkeit überlegen ist, daß bei 32 ° C jedoch das Umgekehrte der Fall sei. Indessen macht Krukenberg auch hier die Angabe, daß das aus dem *Lophius*-Magen gewonnene Glyzerinextrakt bei 40 ° C rascher verdauend wirkt als bei etwas über 30 ° C.

Entschieden zugunsten der Annahme einer Differenz zwischen dem Pepsin der Knochenfische und dem der höheren Vertebraten sprechen gewisse neuere Beobachtungen von Hammarsten (30a). Extrakte aus der gut gereinigten und zerschnittenen Schleimhaut des Hechtmagens, die mit 0,2-proz. HCl bereitet wurden, wobei stets, selbst bei niederer Temperatur, eine Selbstverdauung stattfand, boten das unerwartete Verhalten, daß sie, obschon sie äußerst kräftig Fibrin verdauten, auf das Eiweiß Mettscher Röhrchen fast ganz unwirksam waren; auch erwies sich mehrere Minuten gekochtes Fibrin widerstandsfähig, während das nur kurze Zeit erhitzte Fibrin noch gelöst wurde. Yung hatte ähnliche Beobachtungen auch schon an Selachiern gemacht, und für den Hecht hatte auch schon Decker (12) hervorgehoben, daß die Lösung von gekochtem Eiweiß nur sehr langsam erfolgt. Es schien also, als ob der Hechtmagensaft koaguliertes Eiweiß nicht zu verdauen vermochte; aber dies ist nicht der Fall. Ließ Hammarsten die Extrakte auf die Mettschen Röhren bei + 4 ° C oder bei Zimmertemperatur einwirken, so fand die Verdauung, wenn auch nur langsam, statt. „Man könnte daher annehmen, daß das Hechtpepsin besser bei einer niedrigen als bei einer höheren Temperatur wirkt, aber auch eine solche Annahme erwies sich als nicht richtig. Eine Infusion, welche eine Fibrinflocke bei Zimmertemperatur in etwa 25 Minuten gelöst hatte, löste bei 38 ° C eine ähnliche Flocke in etwa 7 Minuten. Die Erklärung jenes Verhaltens liegt darin, daß

das Hechtpepsin in saurer Lösung bei Brutofentemperatur leicht zerstört wird. Eine enzymärmere Infusion kann schon nach einer Stunde unwirksam werden. Konzentriertere Extrakte werden langsamer zerstört; aber die Pepsinmenge nimmt auch hier so rasch ab, daß nur eine unbedeutende Einwirkung auf das Eiweiß zu sehen ist. Bei neutraler Reaktion scheint das Pepsin widerstandsfähiger zu sein."

Bei Vergleichung der peptischen Wirkung eines Infuses aus Kalbsmagen mit einem solchen vom Hecht erwies sich der letztere immer sehr viel wirksamer als der erstere (nach BRÜCKE gemessen, war die Pepsinwirkung der Kalbsmageninfusion nur $^1/_{20}$—$^1/_{30}$ der Hechtmageninfusion). Für die Verschiedenheit des Pepsins der Fische (speziell der Selachier) spricht endlich auch noch der Umstand, daß es bei sehr hoher Säurekonzentration noch wirksam ist. WEINLAND sah das Enzym bei einer Konzentration von 1,2—2,2 Proz. HCl oder 2 Proz. Essigsäure bei Zimmertemperatur Fibrin zu Albumosen abbauen, und VAN HERWERDEN fand das Optimum der Pepsinwirkung bei *Scyllium* zwischen 0,5 und 1 Proz. HCl. Auch bei 2 Proz. war noch Wirkung vorhanden. Auch der Abbau der Eiweißkörper scheint etwas anders abzulaufen, jedenfalls konnte YUNG in vitro nie, SULLIVAN (116a) nicht immer wahre Peptone erhalten. Im Magen soll Pepton allerdings auftreten, und SELLIER (109a) hält auch in vitro eine völlige Peptonisation für erreichbar.

Mit Rücksicht auf den ganz fraglosen peptischen Charakter der im drüsenhaltigen Magen der Knochenfische wirksamen Protease erscheint es sehr auffallend, daß nach den bisher vorliegenden Angaben die Reaktion des Mageninhaltes nicht in allen Fällen sauer gefunden wird. Nach VAN HERWERDEN ist sie auch bei vollem Magen in vielen Fällen neutral oder alkalisch, und, wenn sauer, immer in viel geringerem Grade als bei Selachiern. Freie Säure fand der genannte Beobachter nur in 3 Fällen, und zwar bei *Cyclopterus lumpus, Gadus morrhua* und *Uranoscopus scaber.* 10 ccm des filtrierten Magensaftes vom erstgenannten Fische wurden schon neutralisiert von 0,4 ccm $^n/_{10}$ NaOH, woraus sich eine Acidität von nur 0,014 Proz. (als HCl) berechnet. Bei *Uranoscopus* war sie zwar größer (0,1 Proz.), aber immer noch sehr gering. Außerdem wurde der Mageninhalt noch sauer gefunden bei *Conger vulgaris, Sphaegobranchus* und *Box Salpa.* Neutral reagierte der Mageninhalt bei *Mugil chelo* und *auratus, Lophius piscatorius, Solea impar, Gobius paganellus, Scorpaena ustulata, Pleuronectus platessa, Cepola rubescens.* Außer bei *Mugil*, der sich von Algen ernährt, wurden im Magen dieser Teleostier Crustaceen und kleine Fische gefunden. Alkalische Reaktion wurde während der Verdauung konstatiert bei *Pleuronectes platessa, Rhombus maximus, Solea impar, Box Salpa, Gobius paganellus, Ophidium barbatum, Conger myrus.*

Es wäre von großem Interesse, diese Beobachtungen weiter auszudehnen, zumal Angaben vorliegen, wonach auch die Oberfläche der Schleimhaut selbst sehr wechselnde Reaktionsverhältnisse darbieten kann.

KRUKENBERG spricht geradezu von einer „trypsinbildenden Zone", welche sich „bei einigen Fischen über den Pylorusteil des Magens hinaus oralwärts fortsetzen" soll. Es dürfte aber doch wohl kaum zu bezweifeln sein, daß bei den Fischen ebenso wie bei allen anderen Wirbeltieren die Bildung von typischem Trypsin als eine

Funktion des Pankreas anzusehen ist. Ich sehe dabei ausdrücklich von dem bereits besprochenen Fall ab, wo, wie bei den Rajiden, die Magendrüsen, je nach den Umständen, ein Sekret bilden, welches bald sauer, bald alkalisch reagiert. Der Ausdruck „trypsinbildende Zone“ hätte nur dann einen Sinn, wenn es festgestellt wäre, daß jenseits des Magens gelegene Abschnitte der Schleimhaut des Verdauungskanales an sich ein tryptisch wirkendes Sekret lieferten, was in keinem einzigen Falle erwiesen ist. Ebensowenig wie (im Sinne von KRUKENBERG) bei Selachiern (*Scyllium canicula*, *Mustelus vulgaris* und Rochen) von einem Uebergreifen des „pepsinbildenden Bezirkes“ über den Magen hinaus auf den Darm gesprochen werden kann, erscheint die Behauptung begründet, daß sich bei manchen Knochenfischen „die pankreatische Zone auch auf die Magenschleimhaut fortsetzt“. KRUKENBERG führt außer *Zeus faber* noch *Scomber scomber*, ferner *Dentex vulgaris*, *Sargus Rondeletii, Trachinus draco*, *Scorpaena scrofa* und *Caranx trachurus* an. Was speziell *Zeus faber* anlangt, so besitzt sein Magen reich verzweigte Fundusdrüsen (OPPEL, l. c.), von denen immer mehrere in eine Magengrube münden, bei *Trachinus draco* verhält es sich ähnlich, doch fehlen schon im Pylorusarm eigentliche Drüsen, und erscheinen die Falten der Schleimhaut nur von Oberflächenepithel überkleidet, desgleichen schneidet nach demselben Autor bei *Scorpaena scrofa* (OPPEL, 72, I, p. 81, Fig. 96) die Drüsenzone beim Uebergang des Magens in den Pylorusteil ganz scharf ab, es finden sich jenseits dieser Grenze tiefe Falten, ohne daß man von eigentlichen Drüsen reden könnte. Die Magendrüsen selbst besitzen, wie die von *Scorpaena porcus*, große, helle Halszellen, welche sich gegen das Oberflächenepithel und die Drüsenzellen scharf absetzen (vgl. OPPEL, l. c. p. 80, Fig. 93). Nichts berechtigt aber zurzeit, dem Oberflächenepithel irgendeines Teiles des Verdauungstraktus der Wirbeltiere (abgesehen von *Amphioxus* und den Cyclostomen) sekretorische Funktion zuzuschreiben, die hier ein ausschließliches Vorrecht mehrzelliger Drüsen zu sein scheint. DECKER (12) hat freilich behauptet, „daß bei den Fischen die Absonderung eines unter Mitwirkung schwacher HCl fibrinlösenden Fermentes (Pepsin) auch von schmalen, zylindrischen, während der Sekretion möglicherweise Becherzellenform annehmenden Zellen der Oberfläche einer drüsenlosen Schleimhaut vollzogen werden kann“, doch scheinen mir seine diesbezüglichen Angaben der Nachuntersuchung sehr bedürftig zu sein. Er prüfte (bei Hecht, Barsch, Forelle, Aal, Zander, *Leuciscus cephalus*, Karpfen und *Cobitis fossilis*) verschiedene Abschnitte des Verdauungskanales, indem er Stücke davon frisch mit 0,1-proz. HCl in einer Reibschale verrieb, dann wurde der etwas fadenziehende Extrakt in ein Reagenzglas filtriert und eine Fibrinflocke zugesetzt; die Lösung erfolgte bei gewöhnlicher Zimmertemperatur oft schon in einer Stunde. Einmal wurde auch die Wirkung des Magenextraktes vom Hecht auf geronnenes Eiereiweiß geprüft, doch erfolgte die Lösung dann nur sehr langsam.

Bei der Forelle, dem Aal und dem Hecht ergab sich, daß sowohl der Fundus wie der Pylorusteil des Magens pepsinhaltig sind. „Die Verdauung erfolgte von seite des Pylorusextraktes ebenso entschieden, als von den höher gelegenen Stellen aus, und wenn überhaupt ein Unterschied zu bemerken war, so war die erforderliche Zeit eine nur wenig längere.“ Auch bei *Perca*, *Leuciscus cephalus*, *Cobitis*,

Lucioperca wirkten Extrakte aus dem ganzen Magen sehr energisch. Die Reaktion (gegen Lackmus) der Schleimhautfläche des frisch aufgeschnittenen Magens der erstgenannten Fische fand DECKER am häufigsten sauer, doch war sie in einigen Fällen neutral oder sogar alkalisch, ein Unterschied zwischen Fundus und Pylorus ließ sich nicht konstatieren. War der Magen gefüllt, so war die Reaktion immer stark sauer. Aehnliches hat auch RICHET angegeben (93). Auch die Oesophagusschleimhaut zeigte sehr wechselnde Reaktionsverhältnisse (bald sauer, bald alkalisch oder neutral). In der Speiseröhre eines Aales fand sich kurz vor dem Uebergang in die Cardia eine in sehr reichliche, schleimähnliche Massen gehüllte Assel. Die Stelle, wo dieselbe lag, zeigte intensiv saure Reaktion, während der proximal davon gelegene Abschnitt des Oesophagus sowie der ganze Magen einen weit geringeren Säuregehalt erkennen ließ. In allen untersuchten Fällen erwiesen sich mit HCl von 0,1 Proz. hergestellte Extrakte des Oesophagus peptisch stark wirksam, und DECKER steht nicht an, das Enzym als an Ort und Stelle gebildet anzusehen, obschon Drüsen in der Schleimhaut gänzlich fehlen. Ich kann den Verdacht nicht unterdrücken, daß DECKER, trotz aller angewandten Vorsichtsmaßregeln, bei manchen seiner Versuche, die sich bisweilen über eine sehr lange Zeit erstreckten, durch einfache Säurewirkung auf das rohe, mit Karmin gefärbte Fibrin getäuscht wurde. Es bestärkt mich darin, daß er „Pepsin“-Wirkung fast überall fand, wo er sie mit seiner Methode suchte, so unter anderem auch in den Pylorusanhängen, im Mittel- und Enddarm sowie in der Kloake.

Von den Untersuchungen RICHETS, die sich hauptsächlich auf Selachier beziehen, war schon früher die Rede, auch wurden schon die Bedenken hervorgehoben, welche der angewandten Methode entgegenstehen. Die hohe Acidität des Magensaftes bezieht RICHET auf HCl, da sich aber nach den Untersuchungen von WEINLAND, wenigstens für die Selachier, herausgestellt hat, daß es sich in der Hauptsache um eine (unbekannte) organische Säure handelt, so wäre das Augenmerk bei neueren Arbeiten in dieser Richtung wohl auch bei den Teleostiern auf diesen fraglichen Punkt zu richten.

2. Die Pylorusanhänge.

Wie schon erwähnt, sind bei den Ganoiden und vielen Knochenfischen am Ausgang des Magens Blindschläuche in oft sehr großer Zahl (Appendices pyloricae) entwickelt, deren funktionelle Bedeutung noch recht unklar ist und die man vor der Entdeckung des („disseminierten“) Pankreas vielfach als Ersatzorgane für dasselbe auffaßte (CUVIER, MECKEL, MÜLLER, CARUS, BRANDT u. a.). Freilich hatte CLAUDE BERNARD (3) schon lange vor der anatomischen Feststellung des Fischpankreas dessen Vorhandensein auf Grund experimenteller Erfahrungen postuliert und zugleich behauptet, daß die Pylorusanhänge nicht als vikariierende Organe zu deuten sind. („En prenant le chyme et en le mettant en contact avec une solution éthérée de beurre, on constate qu'il y a acidification toutes les fois, qu'une proportion, même très minime, de suc pancréatique s'est écoulée dans l'intestine; de telle façon qu'il suffit du liquide intestinale d'un animal pour déterminer s'il a ou non un pancréas. Or dans le liquide intestinale d'aucun poisson je n'ai constaté l'absence de ce charactère et je suis porté à conclure, que le pancréas existe

nécessairement chez tous les poissons, bien qu'il n'ait pas encore été anatomiquement démontré.") Er experimentierte an den zu einer dichten Masse verbundenen Blindschläuchen des Störes (*Acipenser*) und stellte fest, daß der saure Inhalt derselben keinerlei Wirkungen des Pankreassaftes ausübte.

Berücksichtigt man die Lage und Größe dieser oft so überaus zahlreichen Divertikel, so sind offenbar nur zwei Möglichkeiten ihrer eventuellen Bedeutung gegeben. Einmal könnten sie, falls Darminhalt in ihr Inneres überhaupt eindringt, der Vergrößerung der resorbierenden Fläche dienen, oder aber sie liefern, wie die ihnen immerhin vergleichbaren Mitteldarmdivertikel mancher Insekten (Orthopteren), ein der Verdauung dienendes Sekret. Die erstere Meinung fand in Vogt und Yung (123) sowie in Wiedersheim ihre Vertreter, indem sie die Appendices pyloricae für gleichwertig hielten mit der „Spiralklappe" der Selachier. Speziell Wiedersheim hebt hervor, daß *Polypterus*, der eine gut entwickelte Spiralklappe besitzt, nur einen einzigen Divertikel des Pylorus aufweist; umgekehrt finden sich bei *Lepidosteus* mit einer rudimentären Spiralklappe zahlreiche Appendices. Auch Edinger (18) faßt die Appendices pyloricae „als eine hinter dem Magen gelegene resorbierende Darmstelle auf, die sich in Anpassung an die Nahrung, die das Tier zu sich nimmt, bald mehr, bald weniger ausstülpt".

Schon in alter Zeit findet sich eine gegenteilige Ansicht vertreten; so führt Spallanzani (112) an, daß die pylorischen Anhänge „fast immer mit einem salzigten Safte ausgefüllt sind, der weiß und schleimicht ist, sich in den Kanal der Gedärme ergießt und seinen Ursprung von einer Anhäufung kleiner, an diesen Säcken äußerlich sitzender Drüsen (?) bekommt". Später hat auch Rathke (84) die Ansicht vertreten, daß die Appendices zum größeren Teile der Absonderung „gewisser, für die Verdauung förderlicher Flüssigkeiten, zum kleineren Teile aber auch zur Aufnahme von Nahrungsstoffen ins Lymph- und Blutgefäßsystem dienen". Milne-Edwards (67) und Moreau verglichen sie mit den Lieberkühnschen Drüsen. Sehr eingehende, aber leider ebenso widerspruchsvolle Angaben verdanken wir Krukenberg. Er untersuchte Auszüge der aufgeschnittenen, gut gereinigten Blinddärme unter Thymol- resp. Salicylsäurezusatz. Bei *Acipenser sturio*, *Motella tricirrhata*, *Lophius piscatorius* konnte er angeblich Diastase, Pepsin und Trypsin durch Glyzerin extrahieren, bei *Trachinus draco*, *Scorpaena scrofa* und *Zeus faber* Pepsin und Trypsin. „Der Inhalt der Pylorialanhänge reagierte bei *Lophius piscatorius* neutral. In den Appendices von *Umbrina cirrhosa*, *Uranoscopus scaber*, *Chrysophrys aurata* fand er Pepsin, aber kein Trypsin, bei *Dentex vulgaris* enthielten sie Trypsin und Diastase, aber kein Pepsin, während sie bei *Alausa finta* und *Trigla hirudo* tryptisch, aber nicht peptisch oder diastatisch wirksame Extrakte lieferten. In den Pylorialanhängen von *Bops vulgaris* wurde Trypsin gefunden, Pepsin aber vermißt." Als ein spezifisch „trypsinbildendes Organ" bezeichnet Krukenberg die „Pylorialdrüse" (d. h. den Komplex der Anhänge) bei *Acipenser*. Ungeachtet aller dieser Befunde kommt Krukenberg doch zu dem Ergebnis, „daß den Pylorialanhängen eine große physiologische Bedeutung kaum zukommt". Er glaubt, „daß ihr funktioneller Wert nur darin zu suchen ist, daß ihr Sekret den Speisebrei bei seinem Eintritt in den Darm gleitbarer und kompakter macht (?),

daß sie entsprechend ihrer Ausbildung und Sekretionsenergie auch der enzymatischen Darmverdauung dienen und infolgedessen, besonders bei den Fischen, welchen (nach der Meinung KRUKENBERGS) ein Pankreas fehlt, eine weitere Verarbeitung des Darminhaltes bei alkalischer Reaktion ermöglichen oder, da in diesen Fällen meist auch die Mucosa des Mitteldarmes selbst enzymatische Sekrete liefert (? B.), durch ihre Sekrete zur Ausgewinnung der Darmcontenta beitragen".

Ziemlich gleichzeitig mit KRUKENBERG hat auch BLANCHARD (4) die pylorischen Anhänge bei *Alausa finta, Merlangus pollachius, Merlucius vulgaris, Gadus luscus, Trachinus draco, Trigla pini, Trigla lineata, Trachurus trachurus* und *Zeus faber* untersucht. Er fand (im Gegensatz zu CL. BERNARD) die Reaktion des Inhaltes alkalisch, bald nach dem Tode aber sauer. Das Sekret soll Stärke (gekocht) energisch verdauen, desgleichen auch Eiweißstoffe, dagegen vermißt es eine Wirkung auf Fette. Er hält sie demgemäß für „représentants imparfaits du pancréas" „fabriquant un ferment diastatique, saccharifiant toujours l'amidon cuit et souvent même l'amidon cru et un ferment tryptique, peptonisant l'albumine et la fibrine en un milieu alcalin ou neutre, ferment, qui a été également constaté par W. STIRLING" (116).

Sehr eingehende Untersuchungen über die enzymatische Wirkung des Inhaltes der Appendices pyloricae verdanken wir BOUDOUY (5). Seine Versuche sind mit aller Sorgfalt ausgeführt; er trennte die Coeca vom Duodenum ab und verrieb dieselben nach gründlicher Reinigung mit Sand und Chloroformwasser, entweder frisch oder nach vorhergehender Behandlung mit Alkohol (95°). Der Auszug wurde dann filtriert und auf seine verdauende Kraft geprüft. In den meisten Fällen (es wurden untersucht *Merlangus pollachius, Cottus bubalis, Mugil chelo, Motella mustela, Cyclopterus lumpus, Rhombus maximus, Gadus luscus, Pagellus centrodontus* und *Trutta fario*) verdauten die Extrakte Fibrin bei neutraler und alkalischer Reaktion, woraus auf die Anwesenheit von einem dem Trypsin analogen Enzym geschlossen wird. Es ließ sich die Bildung von Albumosen nachweisen. Die Umsetzung erfolgte bei 40° rascher als bei gewöhnlicher Temperatur, fand aber (bei *Merlangus*) auch noch bei 60—75° statt und erreichte erst bei 80° ihr Ende. Die Schleimhaut des Mitteldarmes selbst fand BOUDOUY bei gleicher Behandlung ganz unwirksam. Zu dem gleichen Ergebnis war vorher schon KRUKENBERG bei *Oblata melanura, Chrysophrys aurata, Pagellus erythrinus* und *Sparus salpa* gelangt. Bei *Lophius piscatorius*, dessen zwei pylorische Anhänge eine fadenziehende, gelbliche, neutrale Flüssigkeit enthalten, wurde jede verdauende Wirkung vermißt; dagegen war bei der Forelle (*Trutta fario*) die tryptische Eiweißverdauung wieder sehr ausgeprägt und vollzog sich in alkalisch gemachten Extrakten der vorher in Alkohol gehärteten Appendices sehr viel rascher als ohne Zusatz von Sodalösung. Auch das Vorhandensein einer Amylase konnte BOUDOUY in den pylorischen Anhängen der von ihm untersuchten Fische konstatieren, dagegen fehlte bemerkenswerterweise stets die für das Sekret des Fischpankreas so charakteristische Wirkung auf Fette.

Wenngleich BOUDOUY sorgfältig darauf geachtet hat, die mit den Appendices oft eng verbundene Pankreassubstanz nach Möglichkeit zu entfernen, so scheint es doch mit Rücksicht auf neue, noch nicht veröffentlichte Beobachtungen von E. JACOBSHAGEN, die ich hier mit-

teilen darf, fraglich, ob jene Divertikel wirklich die Bedeutung sezernierender Organe besitzen. Er fand in einer großen Zahl von Fällen im Hohlraum derselben, und zwar auch in den feinsten Verzweigungen, Nahrungsreste. Vielleicht handelt es sich um einen Apparat, vergleichbar der „Leber" der Mollusken, der nicht nur der Sekretion verdauender Enzyme, sondern zugleich auch der Resorption dient, und in ersterer Hinsicht die Wirkung des Pankreas unterstützt.

3. Pankreasverdauung (magenlose Fische).

Was nun diese letztere selbst betrifft, so liegen darüber nur wenig Angaben vor.

Bei *Trigla hirudo*, *Zeus faber*, *Crenilabrus pavo*, *Oblata melanura*, *Lophius piscatorius*, *Caranx trachurus* und *Sargus Rondeletii* will Krukenberg an wässerigen Auszügen des Mesenteriums eine „tryptische Wirkung" nachgewiesen haben und schließt daraus auf das Vorhandensein „vom Darmrohre und der Leber separierter, im Mesenterium eingebetteter Pankreasdrüschen".

Krüger (47) untersuchte die verdauende Wirkung des „Pankreassaftes" von *Gadus morrhua*, ohne leider die Methode genauer anzugeben. „Die Hauptmenge der Drüsenschläuche liegt bei diesem Fisch zwischen den hier sehr zahlreichen Appendices. Die einzelnen Stränge, die die Pförtneranhänge fast zu einem einzigen Organ untereinander verbinden, ziehen dem Ductus choledochus zu, der an diesen Anhängen in den Darm mündet. Eine weitere, leicht in die Augen fallende Stelle mit zahlreichen Pankreassträngen ist die Duodenalschlinge, deren Hauptstränge vom Pylorus bis zum Enddarm zu verfolgen sind; alle diese Stränge sind miteinander, wie auch mit den Pankreasschläuchen an den Appendices durch dünne Fäden verbunden. Auch der hier besonders stark ausgebildete Magenblindsack zeigt, wie auch sonst meist, in seinem oberen wie unteren Teil etliche Abzweigungen von Pankreasschläuchen." Der ziemlich große Ausführungsgang mündet dicht neben dem Ductus choledochus.

Es scheint, daß sich Krüger damit begnügte, das betreffende Segment des Darmtraktus nach dem Verreiben mit Glas in toto mit Wasser zu extrahieren. Die proteolytische Wirkung des „Pankreassaftes" (Darmextraktes?) wurde nach der Mettschen Methode bestimmt. „Der Nachweis eines fettspaltenden Enzyms wurde dadurch erbracht, daß 2 ccm Pankreatin (? B.) und 1 ccm Olivenöl mit etwas Lackmustinktur gemischt wurden. Der „Pankreassaft" bewirkt eine Verseifung des Oeles, wobei Fettsäuren frei werden, die dann die vorher blaue Mischung rot färben. Der Nachweis einer Ueberführung von Stärke in Zucker geschah durch Fehlingsche Lösung." Die Eiweißverdauung erfolgte bei 28° viel energischer als bei 19° C. Extrakte der Leber und der Milz zeigten eine nur sehr schwache proteolytische Wirkung, Galle dagegen gar keine. Aus dem „Dünndarm" konnte ein Extrakt gewonnen werden, welches deutliche erepsinartige Wirkungen zeigte. Gulland (27a) konstatierte bei der Forelle sehr auffallende Unterschiede im mikroskopischen Aussehen der „ruhenden" und „tätigen" Pankreaszellen (Fig. 339).

Als zurzeit noch unentschieden muß die Frage gelten, ob die ziemlich genau studierten Verdauungswirkungen im Darm der magenlosen Fische (insbesondere beim Karpfen und seinen nächsten Verwandten) auf das Sekret des „diffusen Pankreas" zu beziehen sind

oder auf die Bildung von Enzymen seitens der Darmschleimhaut selbst. Die Mehrzahl der Autoren neigt sich offenbar der letzteren Anschauung zu, und KRUKENBERG spricht von der „unzweifelhaft sicheren Existenz einer Trypsinbildung in der Darmmucosa vieler Teleostier (und speziell bei *Cyprinus carpio*)“. Dennoch glaube ich, daß Zweifel nicht unberechtigt erscheinen, wenn man die Erfahrungen, auf welche sich eine solche Behauptung zurzeit stützen kann, näher kritisch betrachtet.

Schon vor langen Jahren hat LUCHAU (60, 61) auf den sehr charakteristischen und auffallenden Unterschied der Verdauung namentlich der Eiweißstoffe bei den magenlosen Cyprinoiden gegenüber den übrigen, mit einem wohlentwickelten, drüsenhaltigen Magen ausgestatteten Fischen aufmerksam gemacht. Er prüfte Glyzerinextrakte verschiedener Abschnitte des Darmtraktus, indem er Fibrin einfach mit Wasser übergoß und einige Tropfen jener Auszüge zusetzte. Die Verdauung war bei 40° C in der Regel schon in $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde in vollem Gange. Beim Eindampfen der Flüssigkeit bis auf einen

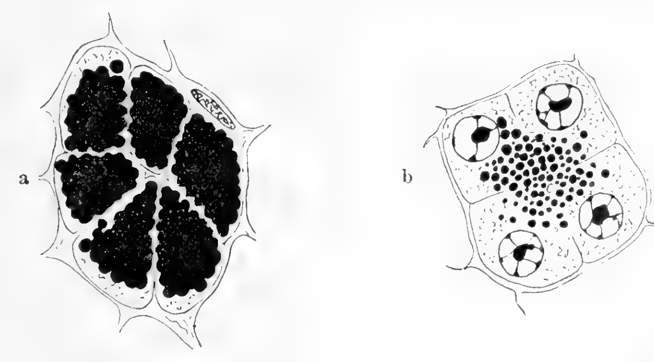


Fig. 339. Forellen-Pankreas. a Ruhestadium. Die Zellen sind mit Zymogenkörnchen gefüllt. b Tätiges Stadium nach Abgabe der Mehrzahl der Körnchen (nach GULLAND).

kleinen Rest fanden sich in demselben „eine Menge schöner Leucin- und Tyrosinkristalle“, so daß die Vermutung sehr naheliegend war, an etwas der Pankreasverdauung Analoges zu denken, um so mehr als jene Glyzerinextrakte auch saccharifizierend auf Stärkekleister wirkten. Ob von der Darmschleimhaut auch ein Fettferment (Lipase, Steapsin) produziert wird, ließ sich mit den Extrakten nicht entscheiden; auf Olivenöl blieben dieselben jedenfalls wirkungslos. Bei der Mehrzahl der untersuchten Cypriniden (*C. carpio, carassius, blicca, tinca, erythrophthalmus, Abramis brama*) ließ sich zeigen, daß die verschiedenen Abschnitte des Darmes hinsichtlich der verdauenden Wirkung der aus ihnen hergestellten Extrakte sich nicht ganz gleich verhielten, indem im allgemeinen die Wirksamkeit nach dem Enddarm hin abnimmt. So ergab bei *C. tinca* die Prüfung des vorderen Darmsegmentes vom Ende des Oesophagus bis zur ersten Knickung, daß das Fibrin bei 40° C schon nach $^1/_2$ Stunde zu zerfallen begann, und nach $1^1/_2$ Stunde war es völlig verdaut. Ein Extrakt des von den beiden Darmknickungen eingeschlossenen Teiles vermochte aber erst nach 2 Stunden eine Andeutung seiner Wirkung auf Fibrin zu geben, und erst nach 8 Stunden war dasselbe zerfallen. Der Beginn des

Fibrinzerfalles durch die Wirkung des Glyzerinextraktes aus dem letzten Drittel des Darmes trat nach etwa 8 Stunden ein, und erst nach 24 Stunden war die Verdauung beendet. Die Extrakte aller drei Darmabschnitte hatten außer der Ueberführung des Fibrins in Peptone auch Leucin und Tyrosin geliefert. Hierbei überwog das Tyrosin bedeutend das Leucin.

„Nur einen geringen Unterschied zeigte die Energie des diastatischen Fermentes der verschiedenen Darmabschnitte. Durch das des ersten und zweiten Darmabschnittes trat die Umwandlung von gekochtem Amylum in Zucker sofort ein, das des letzten Abschnittes brauchte etwa 10 Minuten hierzu.“ (Luchau.) Luchau ist nun der Meinung, daß es sich bei seinen Versuchen um die Wirkungen eines Sekretes gehandelt habe, welches „von den Zellen der schlauchförmigen Einstülpungen“ der Schleimhaut geliefert werden soll, die er als den Lieberkühnschen Drüsen der Säugetiere entsprechend ansieht. Er läßt es dahingestellt, ob dabei nicht auch ein reichlicher Zerfall solcher Zellen stattfindet.

Ziemlich gleichzeitig mit Luchau hatte auch schon Homburger (33) ähnliche Versuche an *Cyprinus tinca*, *Abramis brama* und *Scardmius erythrophthalmus* angestellt, mit dem Resultat, daß Extrakte der Darmmucosa wie auch der Leber und selbst die Galle Fibrin verdauen, Stärkekleister verzuckern und Olivenöl zersetzen, doch war dies nur bei Anwendung neutraler oder alkalischer Wasserauszüge, nicht aber beim Ansäuern mit HCl der Fall. Sehr verschieden lautende Angaben hat in der Folge Krukenberg (48, 49) gemacht. Auf Grund „ausgedehnter Untersuchungen an *Cyprinus carpio*“ scheint es ihm, „als ob Leber wie Darm ein die Eiweißkörper bei alkalischer wie neutraler Reaktion verdauendes Enzym absondern. Dieses Enzym ist nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens richtiges Trypsin; denn schon Luchau wies als ein Produkt dieser Verdauung Tyrosin nach“, und Krukenberg „erhielt mit der verdauten Flüssigkeit in ausgezeichneter Weise die Bromwasserreaktion“. Für den Karpfen (sowie *Rhombus maximus, Solea vulgaris* und *Scorpaena porcus*) ist nach Krukenberg die Bildung dieses Enzyms „nicht nur auf die dem Darm anliegende Drüsenmasse beschränkt, sondern erstreckt sich, wie es nach allen vorliegenden Untersuchungen den Anschein hat, noch außerdem auf die Zellen der Darmmucosa“. Bei *Cyprinus tinca* will derselbe Forscher im Winter (Januar) aus der Darmschleimhaut außer Trypsin auch „ein kräftig wirkendes Pepsin“ extrahiert haben.

Auch nach Pancritius (75) besitzt der Karpfendarm in seinem ganzen Verlaufe verdauende Eigenschaften, „nur daß dieselben beim Beginne des Darmes am stärksten sind und nach dem After hin an Intensität allmählich abnehmen. Die Versuche zeigten denn auch, daß sehr stark gefütterte karpfenartige Fische den ganzen Darm auf einmal erfüllten, wobei jedoch die im Anfang des Darmes ruhende Nahrung vollständig verdaut sein kann, während im Endabschnitt noch ein großer Teil der Nahrung unverdaut daliegt und nicht verwertet wieder ausgeschieden wird. Daher ist es vorteilhaft, die Karpfen häufig und nicht zu stark zu füttern, 3—4mal pro Woche dürfte, wenn man die Schnelligkeit der Verdauung im Karpfendarm in Betracht zieht, ausreichen.“ (Vgl. Knauthe, p. 1085.)

In neuerer Zeit (1897—98) hat Knauthe (39—46) diese Versuche an Karpfen wieder aufgenommen, indem er verschiedene Darmpartien des frisch geschlachteten Tieres nach sorgfältiger Reinigung fein zer-

hackte und pro 1 g Substanz mit 1 ccm einer 0,4—0,5-proz. Sodalösung übergoß, in der die Masse 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur stehen blieb. Die abgepreßte Lösung wurde dann zu den Versuchen verwendet. In anderen Fällen wurde die Sodalösung durch $^1/_2$-proz. HCl-Lösung ersetzt. Als Konservierungsmittel diente bei den alkalischen Flüssigkeiten teils Thymol, teils Chloroform, bei den sauren ausschließlich das erstere. [Neuere Untersuchungen von E. W. SCHMIDT (Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 67, 1910, p. 412) haben die Unzulänglichkeit des Thymols besonders bei alkalischer Reaktion nachgewiesen.] Endlich wurden auch Selbstverdauungsversuche angestellt, wobei fein zerschnittene Darmschleimhaut unter Zusatz von minimalen Mengen Thymol (in alkalischer Lösung) in größere Quantitäten Soda- resp. HCl-Lösung eingetragen und beobachtet wurde, ob Selbstverdauung eintrat. Als Reagens auf geringe eiweißspaltende Wirkungen wurde stets die Biuretreaktion verwendet. Es ergab sich, daß alkalische (nicht saure) Extrakte der Schleimhaut des Vorderdarmes wie auch des Mitteldarmes Fibrin energisch verdauten und ebenso Stärke verzuckerten. In Hinblick auf die Behauptung von KRUKENBERG, „daß die Mundschleimhaut des Karpfens von einer gekochte Stärke rasch saccharifizierenden Flüssigkeit befeuchtet wird“, verdient es Erwähnung, daß oft wiederholte Versuche KNAUTHEs mit allen möglichen Partien der Mundschleimhaut stets ein negatives Resultat lieferten. Dagegen wirkt der Oesophagus, wie HOMBURGER schon nachgewiesen hat, auf Stärke ein. Das gleiche konstatierte auch KNAUTHE. Um die fettspaltende Wirkung der Schleimhautextrakte zu prüfen, wurde „in eine Anzahl Bechergläschen oder Fläschchen, die sämtlich dieselbe Menge Sodalösung enthielten, je ein bestimmtes Quantum Olivenöl gegeben und dieses durch Umrühren emulgiert. In den größten Teil der Gläschen wurde alsdann je ein bestimmtes Quantum des frisch bereiteten Organextraktes gegeben, während der Rest von jenen (2—3 Stück), deren jedes also nur die Emulsion von Sodalösung und Fett enthielt, zur Kontrolle benützt wurde. Sofort nach Zusatz des Organextraktes wurden von dem durchgemischten Inhalt des betreffenden Gläschens 10 ccm herauspipettiert, mit einigen Tropfen Phenolphthaleïnlösung versetzt und gegen eine etwa $^1/_4$-n H_2SO_4 titriert. Diese Titrierungen wurden in bestimmten Zwischenräumen wiederholt; die dabei gefundene Abnahme des Verbrauches an Säure zeigte an, ob und in welchem Grade unter Einwirkung der Fermente eine Säurebildung stattgefunden hat. Die gefundene Säuremenge konnte nun einerseits auf einer durch das Organ bewirkten Spaltung des zugesetzten Oeles in Glyzerin und Fettsäuren beruhen; es war aber auch möglich, daß es sich nur um den bekanntlich in vielen Organen nach dem Tode stattfindenden Prozeß der Säuerung handle. Um zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu entscheiden, wurde eine Anzahl Gläschen mit Sodalösung und Organextrakt beschickt, um den Einfluß des letzteren allein auf den Alkaleszenzgrad der Sodalösung festzustellen.“ (KNAUTHE.)

Es ergab sich, „daß die Winterkarpfen in keinem der in Betracht kommenden Organe eine nennenswerte säurebildende Kraft entfalten, daß aber eine solche Säuerung sehr deutlich hervortritt, wenn das Tier vorher in wärmerem Wasser gelebt und Nahrung aufgenommen hat. Die Deutung der Natur dieser Säurebildung wird aber dadurch erschwert, daß sie gleichstark in den Kontrollpräparaten wie in den

mit Oelzusatz versehenen auftritt. Wenn es sich nur um eine Säuerung in absterbendem Zellprotoplasma analog der Säurebildung in erstarrenden Muskeln handeln würde, wäre nicht abzusehen, warum dieser Prozeß nicht ebenso an den Organen der Wintertiere sich zeigen sollte.“ KNAUTHE hält es daher für wahrscheinlich, „daß die Säuerung auch in den Kontrollproben auf einer wirklichen Fettspaltung beruht, deren Material in diesem Falle das stets reichlich vorhandene Organfett sein würde.“ Um die durch diese Versuche gelassenen Zweifel, ob es sich um echte Fettverdauung handelt, zu heben, wurden dann weitere Versuche angestellt, „in welchen nicht mehr die Acidität des ganzen Verdauungsgemisches, sondern nur die eines daraus gewonnenen Aetherextraktes ermittelt wurde“.

Wenngleich bei diesen Versuchen mit aller Vorsicht verfahren wurde und nur die abgelöste Schleimhaut des Darmes zur Verwendung kam, so erscheint es mir doch recht fraglich, ob die beobachteten Verdauungswirkungen wirklich dem Sekret des Darmepithels als solchem zuzuschreiben und nicht vielmehr auf Enzyme zurückzuführen sind, welche mit dem Pankreassaft in den Darm gelangen und der Schleimhaut anhaften.

Wie schon erwähnt, ist die sehr entwickelte Leber des Karpfens mit dem Pankreas innig verbunden und demgemäß im strengen Sinne des Wortes als „Hepatopankreas“ zu bezeichnen; sie bildet „drüsige Bänder“, die sich in die mannigfachen Schlingungen des Darmes legen und mittels des Mesenteriums an ihn angeheftet werden. Der gemeinschaftliche Lebergang (Ductus choledochus) ist sehr kurz, aber weit und endigt dicht hinter der Einschnürung, „welche den Rachen und den Magen voneinander trennt“. (E. H. WEBER.) WEBER kam bereits 1827 zu dem Ergebnis, „daß die Leber bei den *Cyprinus*-Arten zugleich die Funktionen des Pankreas habe, weil sie nämlich mit doppelten Ausführungsgängen, von denen die einen Galle, die anderen einen davon verschiedenen Saft führen, versehen ist, weil sie auch ihrer Form, Farbe, Anheftung an den Darmkanal und ihrer Einteilung in kleinere Läppchen nach mehr Aehnlichkeit mit einem Pankreas als mit einer Leber hat und weil endlich ihr Geschmack nicht mit dem der Leber bei anderen Fischen übereinstimmt.“

Eingehende Versuche über die verdauenden Wirkungen des Hepatopankreas verdanken wir KNAUTHE (l. c.). Wie zu erwarten war, zeigten Extrakte eine sehr starke tryptische Wirkung, die, wie sich herausstellte, durch die an sich unwirksame Galle kräftig unterstützt wurde. Verdauungsversuche ergaben bei 18-stündiger Dauer mit stickstoffreichen künstlichen Nährmitteln (Fleischmehl, Blutmehl, Lupinen, Mais) eine ebenso vollständige Ausnützung von Eiweiß, wie bei Verwendung der Verdauungssekrete der Warmblüter bei Körpertemperatur.

Das von Fett möglichst befreite Hepatopankreas zweisömmeriger geschlechtsreifer Karpfen, deren Darm prall mit natürlicher Nahrung gefüllt war, wurde fein zerkleinert, mit Seesand verrieben und zunächst 24 Stunden lang an der Luft liegen gelassen. Sodann wurden je 100 g der verriebenen Masse mit 300 ccm Kalkwasser und 100 ccm Glyzerin von 1,23 spez. Gewicht zermischt und unter bisweiligem Umrühren 5 Tage lang stehen gelassen. Darauf wurde das Unlösliche abgepreßt, die Flüssigkeit abfiltriert und mit so viel Chloroform versetzt, daß einige Tropfen ungelöst am Boden des Gefäßes liegen blieben. Zur Herstellung der Lösungen für den eigentlichen Ver-

dauungsversuch wurden 250 ccm des erhaltenen Extraktes mit 750 ccm einer Sodalösung vermischt, die in den 750 ccm 5 g wasserfreies Na_2CO_3 gelöst enthielt, die Mischung 2 Stunden lang bei Zimmertemperatur stehen gelassen, filtriert und davon 100 ccm zu den Verdauungsversuchen verwendet.

KNAUTHE hat an der Hand quantitativer Untersuchungen behauptet, daß das Optimum für die Wirksamkeit des diastatischen Enzyms im Pankreas (Hepatopankreas) des Karpfens bei 23° C liege.

Er fand, daß 5 g eines Hepatopankreasbreies in 3 Stunden

bei	13—14°	C	294	mg Zucker
"	14—15°	"	277	" "
"	22°	"	714	" "
"	22—23°	"	556	" "
"	23°	"	833	" "
"	24°	"	455	" "

liefern.

KRÜGER (l. c.) hat an diesen Versuchen mit Recht Kritik geübt, indem er auf die sehr variablen Zuckermengen bei sehr geringen Temperaturdifferenzen hinweist, was auf nicht weiter kontrollierbare Störungen hinweist. Auch hat KNAUTHE selbst gefunden, daß die verwendete Stärke nur 555 mg Zucker liefern konnte, so daß demnach die übrige Zuckermenge im Filtrat durch den Glykogengehalt des Hepatopankreas oder durch eine teilweise Saccharifikation der Filtercellulose entstanden sein müßte.

Es fiel KNAUTHE auf, daß bei der Filtration von Hepatopankreasextrakt und Dünndarminhalt von Karpfen das Filtrierpapier zum Teil aufgelöst wurde. Dieser Umstand sowie die weitere Beobachtung, daß bei natürlich ernährten Exemplaren in den mittleren und hinteren Darmpartien der Spelt und die Intima der Früchte von Glyceria oft ihrer Cellulose beraubt waren, ließ das Vorhandensein eines Enzyms vermuten, welches Cellulose aufzulösen und zu spalten vermag. Bei Wiederholung dieser Versuche gelang es ERICH MÜLLER (71) nicht, dieselben zu bestätigen. In den Proben eines sorgfältig bereiteten Hepatopankreasextraktes fand sich immer Zucker, jedoch im Verhältnis zur angewandten Substanz die gleiche Menge, ob der Probe Papier zugefügt war oder nicht. Die mit Darminhalt angestellten Versuche waren stets negativ, es fanden sich niemals nachweisbare Mengen von Zucker, so daß das Vorhandensein einer Cytase in diesem Falle als ausgeschlossen gelten muß.

Literatur.

Fische.

1. ***Alcock, Miss,*** *The digestive processes of Ammocoetes. Proc. Camb. Phil. Soc. Vol. 7 (1891), p. 252.*

1a. ***Arnold, J.,*** *Ueber die Fischnahrung in den Binnenseen. Verhandl. d. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901/02.*

2. ***Barfurth, D.,*** *Ueber Nahrung und Lebensweise der Salme, Forellen und Maifische. Arch. f. Naturgesch., Bd. 41 (1875).*

3. ***Bernard, Cl.,*** *Mémoire sur le pancréas etc. Suppl. zu Compt. rend. Paris, T. 1 (1856), p. 542.*

4. ***Blanchard, R.,*** *Sur les fonctions des appendices pyloriques. Extrait du Bull. de la Soc. zool. de France, T. 8 (1883).*

5. ***Boudouy, Ph.,*** *Du rôle des tubes pyloriques dans la digestion chez les Téléostiens. Arch. de Zool. expér., (3) T. 7 (1899), p. 419.*

6. **Braus, H.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbeltiere. Habil.-Schrift. Jena (G. Fischer) 1896.*
7. **Brehms** *Tierleben, 3. Aufl., herausgeg. von Pechuel-Lösche. (Fische.)*
8. **Brockmann, A.**, *De pancreate piscium. Diss. Rostock, 1846.*
9. **Brühl, L.**, *Lehm-Esser. Fischereiztg., Bd. 12 (1909), No. 20, p. 1.*
10. **Cronheim, W.**, *Die Bedeutung der Mineralstoffe für das Wachstum des Karpfens. Allg. Fischereiztg., 1908, No. 6.*
11. — *Die Pütterschen Arbeiten über die Ernährung der Wassertiere. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde, Bd. 4 (1909), p. 225.*
12. **Decker, F.**, *Zur Physiologie des Fischdarmes. Festschr. f. Kölliker, Leipzig 1887.*
13. **Diamare, V.**, *Studii compar. sulle isole di Langerhans. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 16 (1899), p. 155.*
14. — *Sul valore anat. e morfol. delle isole di Langerhans. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 481.*
15. **Duméril, A.**, *Note sur les habitudes de voracité des squales et sur les moyens d'attaque et de défense des Squales et des Raies. Soc. Linn. Angers, Année 7 (1865).*
16. **Dunn, M.**, *Food of Mackerel, Pilchard and Hasings. Bull. H. S. Fish. Commiss., Vol. 5 (1885).*
17. **Ebert, C. J.**, und **Müller, K.**, *Untersuchungen über das Pankreas. Ztschr. f. wiss. Zool., Suppl. Bd. 53 (1892), p. 112.*
18. **Edinger, L.**, *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes. Inaug.-Diss. Straßburg, 1876.*
19. **Eggeling, H.**, *Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jenaische Ztschr., Bd. 43 (1907), p. 417.*
20. **Ehrenbaum, K.**, *Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Bd. 1 (1896), p. 45.*
21. **Eisig, H.**, *Medusenfressende Fische. Kosmos, Jahrg. 8, Bd. 14 (1884).*
22. **Fick, A.**, *Ueber das Magenferment kaltblütiger Tiere. Würzb. Verhandl. d. Phys.-med. Ges., N. F. Bd. 2 (1873).*
23. **Forbes, S. A.**, *On the food relations of freshwater fishes a summary of discussion. III. Stat. Labor. N. H. Bull., Vol. 2 (1888).*
24. **Frenzel, J.**, *Biologisches über Dreyssenia polymorpha. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897).*
25. **Fuhrmann, O.**, *Recherches sur la nourriture de quelques salmonides. Bull. suisse de Pêche et Pisciculture, 1905, No. 6.*
26. **Fürbringer, P.**, *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskelettes der Cyclostomen. Jen. Ztschr., Bd. 9 (1875).*
27. **de Guerne, J.**, *Nourriture de la Sardine. La Nature, 1887.*
27a. **Gulland, G. L.**, *The minute structure of the digestive traet of the Salmon and the changes, which occur in it in fresh water. Anat. Anz., Bd. 14 (1898), No. 17—18.*
28. **Graber, V.**, *Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Tiere. Das Wissen der Gegenwart, Bd. 44 (1886); Leipzig (G. Freytag), Prag (F. Tempsky).*
29. **Graziano, V.**, *Ueber die sogenannte „Kauplatte" der Cyprinoïden. Zool. Anz., Bd. 22 (1900), p. 66.*
30. **Haempel, O.**, *Ueber die sogenannte Kauplatte der Cyprinoïden. Ber. d. Kgl. Bayer. Biol. Versuchsanstalt München, 1907.*
30a. **Hammarsten, O.**, *Zur Frage nach der Identität der Pepsin- und der Chymosinwirkung. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 56 (1908), p. 47.*
31. **Heineke, A.**, *Naturgeschichte des Herings. Abhandl. d. D. Seefischereivereins, Bd. 2 (1898).*
31a. **van Herwerden, M.**, *Zur Magenverdauung der Fische. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 56 (1908), p. 453.*
32. **Holm, J. F.**, *Ueber den feineren Bau der Leber bei den niederen Wirbeltieren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 10 (1897), p. 277.*
33. **Homburger, L.**, *Zur Verdauung der Fische. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1877, No. 31, p. 561.*
34. **Hoppe, B.**, *Untersuchungen über den Kauapparat des Cyprinoïden Leuciscus rutilus. D. Monatsschr. f. Zahnheilk., Bd. 13 (1895).*
34a. **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber Unterschiede im chemischen Bau der Verdauung höherer und niederer Tiere. Pflügers Arch., Bd. 14 (1877), p. 394.*
35. **Huitfeld-Kaas, H.**, *Planktonundersögelser i Norske Vande. Christiania Nationalstrykk, 1906.*
36. **Jacoby, M.**, *Die Hornzähne der Cyclostomen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43 (1894).*

37. **Inday, Ch.,** *Notes on lake Tahoe, its trout and trout-fishing. Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 26 (1906/07).*
37a. — *A study of Twin-lakes Colorado. Bull. Bureau of Fisheries, Vol. 26 (1906/07).*
38. **Istvénffi, J.,** *Ueber die natürliche Ernährung der Fischbrut. Ref. d. D. Fischereiztg., 1894, p. 382.*
39. **Knauthe, K.,** *Zur Biologie des Karpfens. Korr. f. Fischzucht, 1896, p. 117.*
40. — *Zur Biologie der Fische. Zool. Anz., Jahrg. 14 (1891).*
41. — *Die Verdauungsorgane des Karpfens. D. Fischereiztg., 1897, No. 44, p. 393.*
42. — *Zur Untersuchung der Fischfuttermittel. Fischereiztg., Bd. 1, No. 25.*
43. — *Ueber neue Futterausnützungsversuche an Karpfen. Fischereiztg., Bd. 2, No. 4.*
44. — *und* **Zuntz, N.,** *Vorschläge zur Karpfenfütterung in mageren Teichen. Fischereiztg., Bd. 3, No. 16.*
45. — *Neuere Erfahrungen in der Fischfütterung. Fischereiztg., Bd. 3 (1900), No. 22—25.*
46. — *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Fische. D. Fischereiztg., Bd. 1—3 (1897/98).*
47. **Krüger, A.,** *Untersuchungen über das Pankreas der Knochenfische. Diss. Kiel, 1904.*
48. **Krukenberg, C. F. W.,** *Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 1 (1878), p. 327.*
49. — *Zur Verdauung bei den Fischen. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1878—82), p. 385.*
50. — *Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. 4 Abt. Heidelberg 1881. (Beitr. z. Physiol. von Luvarus imperialis.)*
51. **Laguesse, E.,** *Structure du pancréas et pancréas intrahépatiques chez les poissons. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 112 (1891), p. 440.*
52. — *Développement du pancréas chez les poissons osseux. Journ. de l'Anat. et Physiol., Année 30 (1894).*
53. — *Sur le pancréas du Crénilabre et surtout sur le pancréas intrahépatique. Rév. Biol. Lille, Année 7 (1895).*
54. **Lampert, K.,** *Das Leben der Binnengewässer, 2. Aufl., Leipzig (Tauchnitz) 1910.*
55. **Langley, J. N.,** *On the changes in pepsin-forming glands during secretion. Journ. of Physiol., Vol. 2 (1879), p. 281.*
56. — *and* **Sewall, H.,** *On the changes in pepsin-forming glands during secretion. Proceed. of the Roy. Soc. London, Vol. 29 (1879), p. 383.*
57. **Legouis, P.,** *Recherches sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux. Ann. de Sc. nat., Zool., T. 17 et 18 (1873); daselbst auch die ganze ältere Literatur.*
58. **Leydig, Fr.,** *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.*
59. **Lichtenfeld, H.,** *Literatur zur Fischkunde, eine Vorarbeit, Bonn (M. Hager) 1906.*
60. **Luchau, E.,** *Vorläufige Mitteilung über die Magenverdauung einiger Fische. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1877, No. 28, p. 497.*
61. — *Ueber die Magen- und Darmverdauung bei einigen Fischen. Inaug.-Diss. Königsberg, 1878.*
62. **Maas, O.,** *Ueber ein pankreasähnliches Organ bei Bdellostoma. Anat. Anz., Bd. 12 (1896), p. 570.*
63. — *Ueber ein pankreasähnliches Organ bei Myxine. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, Bd. 12 (1896), p. 46.*
64. **Macallum, A. B.,** *The alimentary canal and pancreas of Acipenser, Amia and Lepidosteus. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 20 (1886), p. 604.*
65. **Mayer, Paul,** *Ueber den Spiraldarm der Selachier. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 12 (1897).*
66. — *Ueber Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachier. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 8 (1888), p. 307.*
67. **Milne-Edwards,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 6 (1860), Paris.*
68. **Möbius, K.,** *Wo kommt die Nahrung für die Tiefseetiere her? Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 21 (1871).*
69. — *Untersuchungen über die Nahrung der Heringe 1875—76. Deutsche Meere, Jahresber. 4—6 (1878).*
70. — *Die Nahrung der Seetiere. Zool. Garten, Bd. 22 (1881).*
71. **Müller, Erich,** *Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darmkanal. Pflügers Arch., Bd. 83 (1901), p. 619.*

72. **Oppel, A.,** *Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. I—III (1896—1900), Jena (G. Fischer).*
73. — *Ueber die Funktionen des Magens. Eine physiologische Frage im Lichte der vergleichenden Anatomie. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896).*
74. — *Die Magendrüsen der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. 11 (1896), p. 596.*
75. **Pancritius, L.,** *Karpfenverdauung. Mitteil. d. Fischereivereins f. d. Provinz Ostpreußen, Königsberg 1885, No. 2, p. 18; 1889, No. 4, p. 33 u. 43.*
76. **Petersen, H.,** *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. I u. II. Jenaische Ztschr., Bd. 43 u. 44 (1907/08), p. 619 u. 123.*
77. **Pilliet, A.,** *Sur la structure du tube digestif de quelques poissons de mer. Bull. de la Soc. zool. de France, T. 10 (1885), p. 283.*
78. **Popta, C. M. L.,** *Les arcs branchiaux de quelques Muraenidae. Ann. de Sc. nat., Zool., (8) T. 19 (1904), p. 367.*
79. — *Les appendices des arcs branchiaux des poissons. Ann. de Sc. nat., Zool., T. 12 (1901).*
80. **Pütter, A.,** *Die Ernährung der Fische. Verworns Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9 (1909), p. 147.*
81. — *Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer, Jena (G. Fischer) 1909.*
82. **Rabuteau, E.,** et **Papillon,** *Observations sur quelques liquides de l'organisme des poissons etc. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 77 (1873), p. 135.*
83. **Rauschenplat, E.,** *Ueber die Nahrung von Tieren aus der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Bd. 5 (1901), Abt. Kiel.*
84. **Rathke, H.,** *Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische. Müllers Arch., Bd. 11 (1826), p. 126.*
85. — *Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke (Petromyzon fluv.), Danzig 1826.*
86. — *Bemerkungen über den inneren Bau des Querder (Amocoetes branchialis) und Petromyzon Planeri. Neueste Schriften der Naturwiss. Ges. in Danzig, Bd. 2 (1827), Halle, p. 66.*
87. — *Zur Anatomie der Fische, I—III. Müllers Arch., 1836—38.*
88. **Redecke, C.,** *Ueber den Darm der Selachier. Anat. Anz., Bd. 17 (1900), p. 146.*
88a. — *Tijdschr. d. Nedert. Dierk. Vereenig., Bd. 6 (1899), p. 292.*
89. **Reinke, J.,** *Die zur Ernährung der Meeresorganismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 21 (1903).*
90. **Renaut, J.,** *Traité d'histologie pratique, T. 2 (1899), Paris.*
91. **Richet, Ch.,** *Des propriétés chimiques et physiologiques du suc gastrique chez l'homme et les animaux. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 14 (1878), p. 170.*
92. — *Sur l'acide du suc gastrique. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 86 (1878), p. 676.*
93. — *Quelques faits relatif à la digestion chez les poissons. Arch. de Physiol. norm. et path., (2) T. 10 (1882), p. 536.*
94. — et **Mourrut, A.,** *De quelques faits relatif à la digestion gastrique des poissons. Compt. rend. Acad. de Paris, T. 90 (1880), p. 879, et T. 86 (1878), p. 676.*
95. — *Les diastases chez les poissons. Compt. rend. Soc. Biol., 1884.*
96. **Robertson, D.,** *On Petromyzon fluviatilis and its mode of preying on Coregonus clupeoides. Glasgow Nat. Hist. Soc. Proc., Vol. 2 (1876).*
97. **Rudolphi, K. A.,** *Grundriß der Physiologie, Bd. 2 (1828), p. 202.*
98. **Ryder, John A.,** *The protozoa and protophytes considered as the primary or indirect source of the food of fishes. U. S. Fish. Comm. Bull. 1, 1882.*
99. — *Observations on the absorption of the yolk, the food, feeding and development of embryo fishes. U. S. Fish. Comm. Bull. 2, 1884.*
100. **Sappey, Th. C.,** *Études sur l'appareil mucipure et sur le système lymphatique des poissons, Paris (Delahaye) 1880.*
101. **Schiemenz, P.,** *Wie frißt der Fisch? D. Fischereiztg., Stettin, 28. Jahrg., p. 605 ff.*
102. — *Betrachtungen über die natürliche Ernährung unserer Teichfische. D. Fischereiztg., Stettin 1907, No. 19—24.*
103. — *Ueber den Wert des Auftriebes (Plankton) als Fischnahrung. D. Fischereiztg., Stettin, 1905, No. 4 u. 5.*
104. — *Die Zoologie im Dienste der Fischerei. Verhandl. d. 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1902.*
105. — *Die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische. D. Fischereiztg., N. F. 30. Jahrg. (1905), Beil. No. 23—26.*
106. — *Bericht über die Fischerei-Expedition des Deutschen Seefischereivereins in der Ostsee 1901. Abhandl. d. D. Seefischereivereins, Bd. 7 (1902).*
107. **Schneider, Camillo,** *Lehrb. der vergl. Histologie der Tiere, Jena (G. Fischer) 1902, p. 721.*

108. **Seligo, E.,** *Ueber den Ursprung der Fischnahrung. Mitteil. d. westpreuß. Fischereivereins, Bd. 17 (1905), No. 4, p. 52.*
109. **Sellier, M. J.,** *De l'action favorisante du suc intestinal sur la digestion pancréatique des matières albuminoïdes chez les poissons cartilagineux. Arcachon Trav. Stat. zool., Année 1902.*
109a. — *Recherches tur la digestion des poissons. Traveaux des Labor. de la Stat. zool. d'Arcachon, 1899, p. 93.*
110. **Shore, Th. W.,** *and* **Jones, H. L.,** *On the structure of the vertebrate liver. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1889), p. 408.*
111. **Smith, S. J.,** *Food of freshwater fishes. U. S. Fish. Comm., Rep. 2 (1874).*
112. **Spallanzani,** *Versuche über das Verdauungsgeschäft des Menschen und verschiedener Tiere, übersetzt von C. F. Michaelis, Leipzig 1785.*
113. **Stannius, H.,** *Ueber das Pankreas der Fische. Arch. f. Anat. u. Physiol. (J. Müller), 1848, p. 405.*
114. **Steuer, A.,** *Planktonkunde, Berlin (B. G. Teubner) 1910.*
115. — *Ueber das Kiemenfilter und die Nahrung adriatischer Fische. Verhandl. d. Zool.-botan. Ges. in Wien, Bd. 55 (1905), p. 275.*
116. **Stirling, W.,** *On the ferments or enzymes of the digestive tract in fishes. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 18 (1884), p. 426.*
116a. **Sullivan, E.,** *The physiology of digestive tract of Elasmobranchs. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1905), p. 42.*
117. **Šusta, J.,** *Die Ernährung des Karpfens und seiner Teichgenossen, 2. Aufl., Stettin (Herrcke & Lebeling) 1905.*
118. **Tiedemann** *et* **Gmelin,** *Recherches expérimentales sur la digestion considérée dans les quatres classes d'animaux vertébrés, traduit par Jourdan, Paris 1827, 2 vols.*
119. **Troschel, F. H.,** *Ueber die Bewaffnung des Kiemenbogens der Fische. Arch. f. Naturgesch., 1849, p. 376.*
120. **v. Uexküll, J.,** *Die Nahrungsaufnahme des Katzenhaies. Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895).*
121. **Valatour, M.,** *Recherches sur les glandes gastriques et les tuniques musculaires du tube digestif dans les poissons osseux et les Batraciens. Ann. de Sc. nat., (4) T. 16 (1861), p. 219.*
122. **Vetter, B.,** *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Ztschr., 1878.*
123. **Vogt, C.,** *und* **Yung, E.,** *Lehrb. d. prakt. vergl. Anat., Bd. 2.*
124. **Vosseler, J.,** *Ueber Bau und Funktion der Dünndarmschleimhaut. Jahreshefte des Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg, 51. Jahrg. (1895), Stuttgart.*
125. **Walter, E.,** *Das Kiemenfilter der Süßwasserfische. Neudammer Fischereiztg., Bd. 6 (1903), No. 49.*
126. **Weber, E. H.,** *Ueber die Leber von Cyprinus carpio, die zugleich die Stelle des Pankreas zu vertreten scheint. Müllers Arch., Bd. 2 (1827), p. 294.*
127. **Weinland, E.,** *Zur Magenverdauung der Haifische. I u. II. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 35.*
128. — *Ueber das Auftreten zweier verschiedener Verdauungssekrete im Magen der Rochen. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München, 1900, Heft 1.*
129. **Yung, E.,** *Sur la fonction du pancréas chez les squales. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 127 (1898).*
130. — *Recherches sur la digestion des poissons. Arch. de Zool. expér., (3) T. 7 (1899).*
131. — *et* **Fuhrmann, O.,** *Recherches sur la digestion des poissons. Arch. de Zool. expér., (3) T. 8, p. 333.*
132. **Zacharias, O.,** *Ueber die natürliche Nahrung der jungen Wildfische in Binnenseen. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896), p. 60.*
133. — *Die mikroskopische Organismenwelt des Süßwassers in ihrer Beziehung zur Ernährung der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893).*
134. **Zander, E.,** *Neuere Untersuchungen über die natürliche Nahrung bei Süßwasserfischen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75 (1903), p. 233.*
135. — *Das Kiemenfilter der Teleostier. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 (1906), p. 620.*
136. — *Studien über das Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75 (1903), p. 233.*
137. — *Das Kiemenfilter bei Tiefseefischen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 85 (1906).*
138. **Zschokke, F.,** *Der Lachs und seine Wanderungen, Stuttgart (E. Naegele).*

Zwölfter Teil.

Die Ernährung der höheren Wirbeltiere.

(Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere.)

Die ziemlich ausgedehnte Literatur über Ernährung und Verdauung der Fische machte eine gesonderte Betrachtung derselben nicht nur möglich, sondern sogar notwendig. Dagegen wird es sich in Anbetracht der äußerst spärlichen Kenntnisse, welche wir zurzeit über die Verdauungsvorgänge bei Amphibien, Reptilien und Vögeln besitzen, empfehlen, diese Klassen gemeinsam mit den Säugetieren zu besprechen und das wenige Bekannte an geeigneter Stelle einzuflechten. Eine im strengeren Sinne vergleichende Betrachtung liegt hier um so näher, als bei aller Verschiedenheit im einzelnen die Grundzüge in Bau und Funktion des Verdauungsapparates der Wirbeltiere viel klarer hervortreten, als bei den Wirbellosen, bei welchen eine ähnliche Zusammenfassung auch nur innerhalb einer einzigen Klasse erst nach vielen eingehenden Detailstudien möglich sein wird.

I. Die Mechanik der Nahrungsaufnahme.

A. Kieferbewegung und Zähne der Säugetiere.

Obschon es natürlich ausgeschlossen erscheint, die überaus mannigfaltigen und zum Teil höchst komplizierten Einrichtungen des Kieferapparates der höheren Vertebraten hier ausführlich zu besprechen, so scheint es mir doch unerläßlich, wenigstens auf die wesentlichsten Punkte seiner für die Nahrungsaufnahme in erster Linie in Betracht kommenden physiologisch und morphologisch gleich interessanten Eigentümlichkeiten einzugehen. Es empfiehlt sich, zum Ausgangspunkt die Säugetiere zu nehmen, da bei ihnen in mancher Hinsicht die relativ einfachsten Verhältnisse gegeben sind. Wie für die meisten Wirbeltiere ist es auch für die aus Ober- und Unterkiefer gebildete „Kiefer-“ oder „Kopfzange“ der Säugetiere charakteristisch, daß ihre aus dem eigentlichen Schädel (bezw. Oberkiefer) gebildete obere Backe feststeht und daß das Oeffnen und Schließen derselben, welches dem Fassen und Halten der Nahrung dient, nur durch die Unterbacke (Unterkiefer) geschieht. Außer dieser „Greifbewegung“, die für alle „Gnathostomen“, außer den Säugetieren, die einzige ist, kommt für diese letzteren auch noch das „Kauen“ in Betracht. Nur bei

den Säugetieren wird im allgemeinen die in die Mundhöhle aufgenommene Nahrung durch Vermittlung der Bezahnung vor dem Abschlucken zerkleinert, während die übrigen Gnathostomen ihre Beute im allgemeinen ungekaut verschlingen. Es muß allerdings bemerkt werden, daß auch schon bei manchen Fischen ein Zerschneiden und Zerreiben der Nahrung im Munde stattfindet. So vermögen die Lippfische (*Labrus*) und die Geißbrassen (*Sargus*) mit ihren pflasterzähnigen Kiefern hartschalige Muscheln und Schnecken aufzuknacken, ja „bei den Cyprinoiden ist das Hinterende des Kiemenkorbes geradezu zu einer Kauhöhle entwickelt, die durch Ringmuskeln nach vorn gegen den Kiemendarm und nach hinten gegen den Schlund abgeschlossen werden kann (Fig. 340). Die dorsale Wand der Kauhöhle trägt eine hornige Kauplatte, die der Schädelbasis von unten her aufliegt; in der ventralen Wand liegen zu beiden Seiten die bezahnten Schlundknochen. Die Kauhöhle ist von einem Ringmuskel umgeben, und die Schlundknochen werden durch 5 Paar Muskeln gegen die Kauplatte bewegt. Hier wird die Nahrung unter komplizierten Kaubewegungen für die

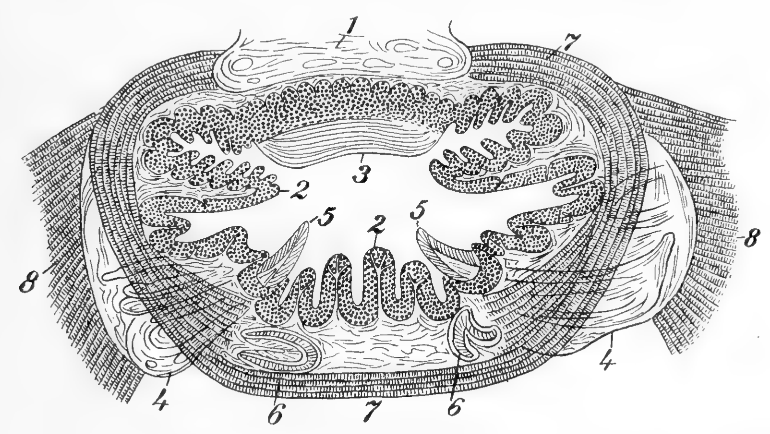


Fig. 340. Halbschematischer Querschnitt durch die Kauhöhle eines Weißfisches (Cyprinoïden). *1* Knochen der Schädelbasis, *2* Schlundepithel, *3* Kauplatte (sogenannter Karpfenstein), *4* Schlundknochen mit Zähnen (*5*) und Ersatzzähnen (*6*), *7* Ringmuskeln, *8* Muskeln der Schlundknochen. (Nach Heineke.)

weitere Bearbeitung im Darm vorbereitet. Bei den vorwiegend pflanzenfressenden Weißfischen sind die Schlundzähne breit und tragen Schmelzfalten, sind also zum Zerreiben der Nahrung besonders geeignet, während sie bei den mehr räuberisch lebenden *Leuciscus*-Arten mehr hakige Form besitzen. Auch bei den pflanzenfressenden Skariden, von denen die Alten behaupteten, daß sie wiederkäuen, werden in der Tat die abgebissenen Ledertange in fein zerkleinertem Zustande im Magen gefunden; die Schlundknochen sind hier mit pflasterartig angeordneten Zähnen besetzt“. (Hesse.) Schon der Mangel eines zum Kauen geeigneten Gebisses bei fast allen niederen Wirbeltieren läßt es verständlich erscheinen, daß unter denselben Pflanzenfresser zu den seltenen Ausnahmen gehören.

Nach Hesse (305) wären, abgesehen von einigen wenigen Fischen, unter den Reptilien nur gewisse Landschildkröten und wenige Echsen (*Amblyrhynchus* und *Conolophus* von den Galopagosinseln)

zu nennen. Dagegen sind nach Semper (595) die Eidechsen der westlichen Hemisphäre im Gegensatz zu denen der östlichen „meist herbivor“. Aber auch unter jenen gibt es „einige Arten (*Lacerta agilis*, *muralis* u. a.), welche mitunter, wie die Hunde, Gras, auch Früchte verzehren“. Derselbe Beobachter gibt an, daß auf den Balearen (Ayre, dicht bei Mahon auf Minorka) eine ganz blauschwarze Varietät der *Lacerta muralis* lebt, welche während der trockenen Monate (Juni—Oktober), wo auf dem kahlen, steinigen Boden nicht einmal grabende Insekten zu finden sind, Pflanzen und insbesondere Früchte verzehrt, welche die Bewohner der Insel dorthin tragen. Semper konnte zahlreiche Exemplare mit süßen und saftigen Früchten am Leben erhalten.

Immerhin darf man sagen, daß erst unter den Vögeln die Zahl der Pflanzenfresser eine beträchtliche ist, namentlich solcher Arten, welche Samen und Früchte mit ihren reichen Stärke- und Eiweißvorräten verzehren. Viel seltener sind Gras- und Blätterfresser (Gänse, Trappen).

Unter den Säugern dagegen ist die Zahl der Pflanzenfresser so groß, daß man wohl sagen kann, mehr als die Hälfte der Arten ernähren sich auf diese Weise. Die Ausrüstung mit kauenden Zähnen ist es, die den Säugetieren dieses Ernährungsgebiet in solcher Ausdehnung zugänglich gemacht hat. (Hesse.)

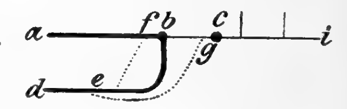


Fig. 341. Schema der Kieferzange der Säugetiere. *ac* Schädel, *ci* Halswirbelsäule, *c* Drehpunkt des Schädels, *db* Unterkiefer, *b* Drehpunkt desselben, *ef* Aufheber des Unterkiefers, *ge* Niederzieher desselben. (Nach Graber.)

Wenn manche Fische, Reptilien und viele Vögel ihre Nahrung mechanisch zerkleinern, so handelt es sich doch niemals um ein wirkliches Kauen, sondern im einen Falle ist es eine hinter dem Kieferapparat gelegene „Kauhöhle“, oder, wie bei Schildkröten, ein Abschneiden mittels der scharfen, hornigen Kieferränder oder endlich, wie bei vielen Vögeln, eine zum Zweck der mechanischen Bearbeitung besonders differenzierte Magenabteilung (Muskel- oder Kaumagen), welche dieser Funktion angepaßt sind.

Was nun den Kieferapparat der Säugetiere betrifft, so besteht hier der Unterkiefer aus zwei Hälften, welche in der Regel in der Mitte fest miteinander verbunden sind. Nur ausnahmsweise (Rodentia, Macropodidae, Soricidae) sind die beiden Unterkieferhälften gegeneinander beweglich, was hier mit der besonderen Art der Nahrungsaufnahme zusammenhängt. Im allgemeinen bildet der Unterkiefer (unterer Hebel der Kieferzange) in der Profilansicht keine gerade, sondern eine annähernd rechtwinklig geknickte Linie, indem nur der vordere, bezahnte Ast wagrecht liegt, während der aufsteigende Gelenkast fast vertikal steht. Er erscheint in allen den Fällen sehr reduziert, wo die Kaufunktion aufgehoben ist (Cetacea, Monotremata, Manis, Myrmecophagidae; vergl. die Figuren in Max Weber, Die Säugetiere, Jena, G. Fischer, 1904, p. 71). Rein schematisch läßt sich die Mechanik des Kieferapparates der Säugetiere durch die beistehende Fig. 341 anschaulich machen. Man sieht, daß der Unterkiefer einen einarmigen Hebel darstellt, dessen Abwärtsbewegung (Oeffnen des Mundes), abgesehen von der Schwerkraft, durch

besondere Muskeln (M. digastricus) (*ge*) vermittelt wird. Berücksichtigt man die außerordentliche Kraft, welche zum Halten schwerer Lasten (Raubtiere) oder zum Zerbeißen harter Körper (Knochen etc.) erforderlich ist, so erscheint es ohne weiteres verständlich, daß gerade die Hebemuskeln des Unterkiefers sehr häufig eine ganz außergewöhnliche Entwicklung erreichen. Dabei kommt noch mit in Betracht, daß die betreffenden Muskeln an einem relativ sehr kurzen Hebelarm angreifen, indem sie sich nicht vorn, sondern in der Regel weit hinten am Unterkiefer inserieren. Wie bekannt, hängt die Kraftleistung eines Muskels vor allem von seinem Querschnitt ab und so sehen wir denn auch hier, ähnlich wie bei dem Schalenschließmuskel der Muscheln, kurze aber dicke Muskeln mit breiten Ansatzflächen als „Kaumuskeln“ fungieren. Von diesen entspringt der eine (Masseter) vom Jochbogen und setzt sich an den hinteren Winkel des aufsteigenden Unterkieferastes an, während der andere (Temporalis) in der Schläfengrube seinen Ursprung nimmt und am Kronenfortsatz des Unterkiefers angreift. „Um bei großer Kraft in der Hebung des Unterkiefers das Maul nicht zu sehr durch die am Körper des Unterkiefers angebrachten Muskeln einzuengen, darf (wie es am deutlichsten bei den Raubtieren hervortritt) hier nicht eine solche Ausdehnung der vorderen Hauptbeißmuskeln (Masseteren) stattfinden, wie in manchen anderen Fällen (Nager), sondern es müssen dieselben, wenn auch kräftig, doch einen bedeutenden Teil der Kiefer nach vorn freilassen, und neben ihnen müssen ganz besonders die an die Kronfortsätze des Unterkiefers sich anheftenden und zum Schädel aufsteigenden Schließmuskeln mächtig entwickelt sein. Diese Muskeln bedecken dann oft einen großen Teil des Schädels, gehen manchmal bis zur Mittellinie desselben in die Höhe und heften sich hier an einem auf der Pfeilnaht sich erhebenden Knochenkamme an (Raubtiere, Gorilla). Auch die hintere Grenze ihrer Ausdehnung ist wohl durch einen solchen quer über den Hinterschädel laufenden Kamm begrenzt.“ (Leuckart.) Damit die Wirkung der Schläfenmuskeln eine hinreichende Kraft auch im vordersten Teil des Gebisses hervorbringen kann, ist die Erstreckung der Kiefer von hinten nach vorn in solchen Fällen kurz, wie es im höchsten Maße am Schädel der katzenartigen Raubtiere hervortritt. Im Gegensatze hierzu erstrecken sich die Masseteren bei den Nagetieren weit nach vorn und liegen auf diese Weise sehr günstig für die Wirkung der Schneide-(Nage-)zähne, auf deren Kraft und Leistungsfähigkeit es hier vor allem ankommt. Gerade hier läßt sich nun sehr deutlich erkennen, daß das Unterkiefergelenk nicht allein als Scharnier fungiert, sondern auch noch wesentlich andere Aufgaben zu erfüllen hat. Die Scharnierbewegung (Greifbewegung) spielt ja in allen Fällen eine wichtige Rolle. „Alle Säugetiere verhalten sich hierin gleich, ob carnivor, ob herbivor, ob omnivor — gleichgültig, ob die Schneidezähne in größerer Reihe eine scharfe Kante bilden, ob die Oberlippe das Gras abrupfen hilft oder ob zwei nagende Zähne die Baumrinde abschälen“ (Lubosch, 415).

Letzterenfalls ist es aber, wenn man die Meißelform und Richtung der Nagezähne gegeneinander berücksichtigt, ohne weiteres klar, „daß die scharfen Kanten der unteren Zähne sich meistens nicht an der Hinterfläche der oberen hinaufschieben können, ohne daß dabei der Unterkiefer etwas zurückgeschoben wird. Zum Beginne jedes neuen Bisses muß er dann wieder vorrücken. Schon deshalb muß

der Unterkiefer sich in der Richtung von hinten nach vorn bewegen können. Ferner dürfte es wohl darauf ankommen, während des Kauens mit den Backenzähnen die Schneidezähne der unteren und oberen Kinnlade so voneinander zu entfernen, daß sie sich nicht ganz unnütz aneinander reiben und abnutzen. Auch dies kann erreicht werden, wenn die Unterkieferschneidezähne durch ein Zurückziehen von der Berührung mit den oberen entfernt werden." (Leuckart).

Es ist klar, daß dieser größeren Freiheit der Bewegung auch eine besondere Beschaffenheit der betreffenden Gelenkflächen entsprechen muß. Während bei den insectivoren und carnivoren Säugetieren der Condylus walzenförmig oder rundlich ist, jedenfalls aber von der Gelenkgrube vorn und hinten derart umgriffen wird, daß nur Auf- und Abwärtsbewegung möglich ist, finden wir bei den Rodentia (Nagetieren) eine in sagittaler Richtung rinnenförmige Gelenkgrube, wobei der Condylus nur durch Bänder und Muskeln in seiner Bewegung nach vorn und hinten beschränkt

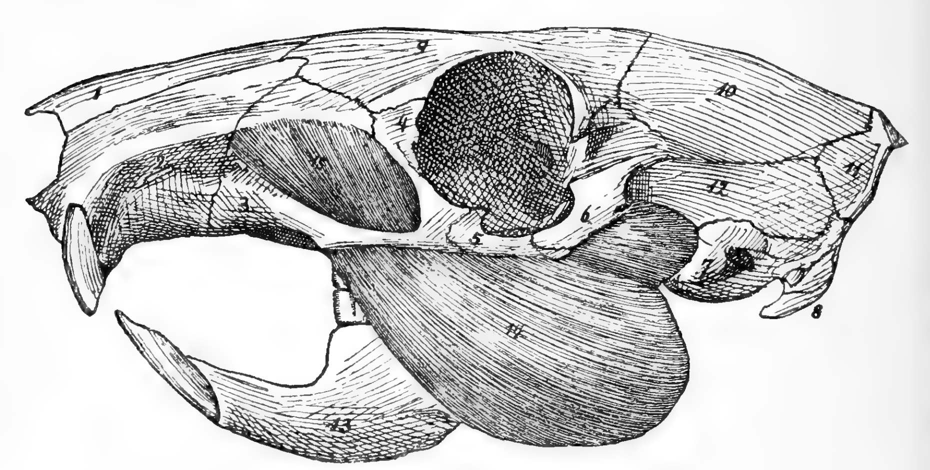


Fig. 342. *Dasyprocta aguti.* Schädel mit den Kaumuskeln. *1* Nasale, *2* Intermaxillare, *3* Maxillare, *4* Lacrymale, *5* Jugale, *6* Processus zygomaticus des Squamosum, *7* Tympanicum, *8* Processus paroccipitalis, *9* Frontale, *10* Parietale, *11* Supraoccipitale, *12* Squamosum, *13* Mandibula, *14* die zwei Portionen des Musc. masseter, *15* Fasern dieses Muskels, die durch den Canalis infraorbitalis ziehen. (Nach M. Weber.)

erscheint (Max Weber, 644). Eine solche „Schlittenbewegung", wie sie für den Nager so charakteristisch ist, prägt sich natürlich auch an dem Muskelapparat aus, und zwar findet man, daß die Masseteren hier in mehrere Portionen zerfallen, „welche in schrägen Richtungen, zum Teil nach vorn, zum Teil rückwärts gewandt, gegen den Unterkiefer hinabsteigen, so daß die einen ihn im Heben nach vorn, die anderen, ebenfalls im Heben, nach rückwärts ziehen" (Leuckart). (Fig. 342.)

Als eine weitere Besonderheit, welche mit der Ausbildung der unteren Nagezähne und der eigenartigen Kaufunktion der Nagetiere Hand in Hand geht und die sonst nur noch bei den Macropodidae unter den Beuteltieren und den Soricidae unter den Insectivoren vorkommt, ist die Beweglichkeit der beiden Unterkiefer-

hälften gegeneinander zu erwähnen, welche bei allen Simplicidentata durch einen besonderen Muskel (M. transversus mandibulae) vermittelt wird, der sich hinter der Symphyse, im Winkel zwischen den beiden Unterkieferhälften ausspannt. Durch seine Kontraktion werden die Spitzen der unteren Nagezähne voneinander entfernt. Das Känguruh soll auf diese Weise durch die scharfen inneren Ränder seiner unteren Incisivi Halme und Gräser zerschneiden (Bartlett und Murie, 34). Die beistehenden Abbildungen (Fig. 343) zeigen für das Eichhörnchen, wie die Schneidezähne des Unterkiefers durch Drehung der Kieferhälften gegeneinander ihre gegenseitige Lage verändern können. „In der Ruhelage (A) stehen die Zähne einander parallel, wobei eine Lücke zwischen ihnen vorhanden ist; durch die Zusammenziehung des M. transversus (*m*), der die Unterkanten der locker verbundenen Kieferhälften einander nähert, werden die Zähne gespreizt (B). Durch die entgegengesetzte Wirkung eines Abschnittes der Kaumuskeln werden sie einander genähert (C). Dadurch wird ihre Verwendbarkeit erhöht. Gespreizt wirken die Zähne wie Fangzähne und mögen den Eichhörnchen und Ratten bei Bewältigung lebender Beute gute Dienste leisten; zusammengepreßt, erlangen sie größere Festigkeit zum Benagen härterer Stoffe. Die Beweglichkeit der unteren Nagezähne findet bei dem Eichhörnchen noch eine andere Verwendung: harte Pflanzensamen, wie Hasel- und Zirbelnüsse, werden von ihnen auf die Weise geöffnet, daß sie nur ein kleines Loch nagen; dahinein stecken sie die geschlossenen Zähne, um durch kräftiges Auseinanderspreizen derselben die Schale zu sprengen.“ (Hesse.)

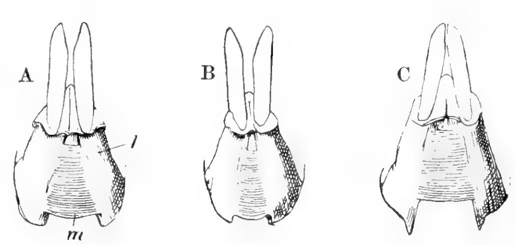


Fig. 343. Verschiedene Stellung der Nagezähne des Unterkiefers beim Eichhorn (*Sciurus vulgaris*). *l* Unterkieferknochen, *m* Muskel, der die Unterkieferhälften verbindet. (Nach Krumbach.)

Damit sind aber die Bewegungsmöglichkeiten im Kiefergelenk noch nicht erschöpft. Der größten Komplikation begegnen wir erst bei den eigentlichen „Kauern“, zu welchen vor allem die Wiederkäuer zu rechnen sind. So bewegt die Giraffe nach Lubosch (l. c.) ihren Unterkiefer deutlich und mit größter Exaktheit in einer dreizeitigen Bewegung (Fig. 344). Die drei durch diese Bewegung beschriebenen Linien bilden die Seiten eines rechtwinkligen Dreieckes. Die Bewegung (I) öffnet den Mund; (II) führt den Unterkiefer in die Diagonale von rechts unten nach links oben bis unter das Auge des Tieres. Diese beiden Bewegungen können als „Vorbereitungsbewegungen“ zusammengefaßt werden. Die „Hauptbewegung“ (III) führt jetzt mit schlagartiger Wucht die Zähne des Unterkiefers an denen des Oberkiefers vorbei, bis beide Zahnreihen in Schlußstellung stehen. Niemals wird die Hauptbewegung, etwa wie II, über die Zahnreihe des Oberkiefers nach außen geführt. Von dieser Grundform kommen nun sehr zahlreiche Abweichungen vor. Indem die Richtung der drei erwähnten Bewegungen, die Ausdehnung jeder einzelnen, ihre Abgrenzung gegeneinander wechselt, indem Tempo und Rhythmus sich ändern und indem der Wechsel zwischen den

beiderseitigen Bewegungen sich verschieden gestaltet, kommen fast ebenso viele Formen der Bewegung zustande, wie es Arten von Wiederkäuern gibt. Wir sehen die so merkwürdige Erscheinung, daß eine spezialisierte Bewegung wieder in hoher Mannigfaltigkeit auftritt. Gemeinsam ist allen Wiederkäuern nur die Zusammensetzung der Bewegung aus Vorbereitungs- und Hauptbewegung, sowie der streng taktmäßige Rhythmus, mit dem jedes Individuum seine Bewegung vollendet. Niemals kommt eine willkürliche Zwischenbewegung hinein, wie wir sie etwa bei Affen finden, wenn eine Nußschale oder ein Stück Holz Widerstand leistet und das Tier ärgerlich darauf losbeißt. Es handelt sich bei den Ruminantiern um uralte, spezialisierte

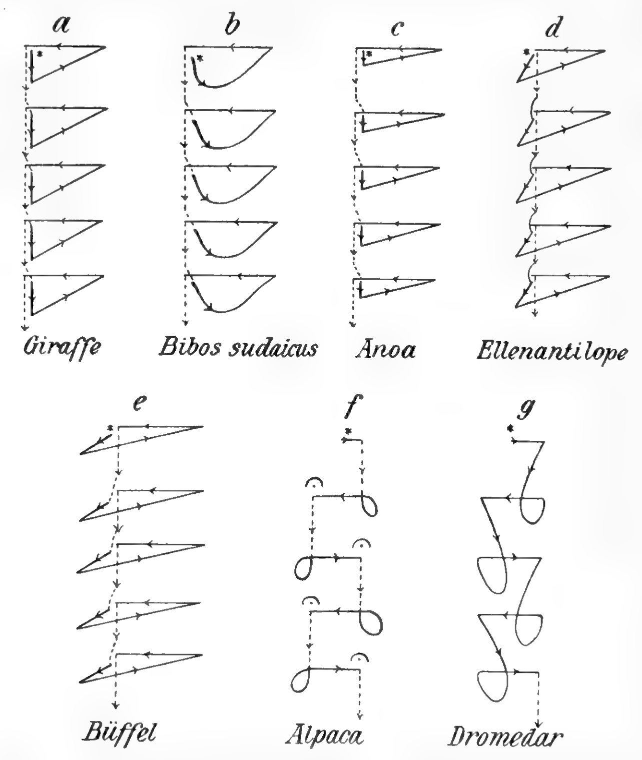


Fig. 344. Darstellungen der Bewegungen, welche der Mittelpunkt der Zahnreihe des Unterkiefers beschreibt, wobei die aufeinander folgenden Bewegungen untereinander gezeichnet sind (nach Lubosch).

Bewegungen, die, man möchte beinahe sagen, reflektorisch erfolgen. Steht man vor einem Gehege, in dem Wiederkäuer sich zum Fressen niedergelegt haben, so hat man oft den Eindruck von sich bewegenden Automaten (Lubosch).

Die beistehenden Schemata zeigen einige der wesentlichsten Differenzen, die durch Richtung, Ausdehnung und Abgrenzung der drei Bewegungen herbeigeführt werden. „Was die Richtung anlangt, so sieht man, daß die Elenantilope und noch stärker der Büffel, die erste Bewegung nach seitwärts ausführen, wie um hiermit stärkeren Schwung für die zweite Bewegung zu gewinnen. Fast alle Cavi-

cornier und viele Cerviden holen derartig nach der Seite aus (auch das Alpaca und Lama). Die Weite der öffnenden Scharnierbewegung (I) ist verschieden groß. Auffällig klein ist sie bei *Anoa depressicornis*, auffällig groß bei Kamel und Dromedar (Fig. 344). Es scheint, daß die Ausdehnung der zweiten Vorbereitungsbewegung hiervon abhängig ist. Wird der Kiefer nur wenig geöffnet, so tritt er weiter nach lateral, wird er weit geöffnet, so genügt die hierdurch gegebene Entfernung der Zahnreihen und die Verschiebung nach der Seite ist gering (sehr auffällig beim Rentier). Eine weitere Unterscheidung liefert die Abgrenzung der drei Bewegungen gegeneinander. Deutlich abgesetzt sind sie bei der Giraffe, bei *Anoa*, *Hippotragus*, *Damaliscus*, Elenantilope, bei vielen Rindern und Hirschen. Die beiden ersten Bewegungen verschmelzen zu einer im Bogen geführten Vorbereitungsbewegung bei *Bibos soudaicus*, Schirrantilope, Säbelantilope, *Oryx* etc. Alle drei Bewegungen fließen zusammen beim Kamel, Dromedar und Alpaca.“ (Lubosch).

Auch bezüglich des Tempos und vor allem im Rhythmus bestehen große Differenzen. Alle Wiederkäuer kauen auf beiden Seiten gleichmäßig, jedoch in verschiedener Einteilung. Regelmäßig alternierend kauen vielfach Dromedare, sowie das Alpaca. Die Giraffe kaut etwa 14—20mal rechts, dann wird gewechselt, ohne daß die Anzahl beim jedesmaligen Wechsel gleich war.

Bei den Artiodactyla (Flußpferde, Schweine) sowie bei den Perissodactyla (Pferd) bemerkt man ein Zurücktreten der typischen Wiederkäuerbewegung. Beim Tapir erfolgt die Hauptbewegung (III) von hinten nach vorn, wobei aber der Unterkiefer gleichzeitig leicht nach der Seite geschoben wird.

Die Oeffnung des Mundes verbindet sich dann mit einem Zurückgleiten des Unterkiefers nach der anderen Seite, bis zur Ausgangsstellung. Noch schwächer sind die Seitwärtsbewegungen beim Elefanten ausgeprägt, so daß mehrfach behauptet wurde, er führe, wie die Nagetiere, eine reine Vor- und Rückwärtsbewegung aus.

Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß in einem geschlossenen Kreis der Wirbeltiere, bei den Marsupialiern (Beuteltieren), alle drei erwähnten Formen des Kauaktes sich verwirklicht finden. „Wir finden unter ihnen Tiere, die ihr Gebiß gebrauchen wie placentale Carnivoren, ferner solche, die kauen wie die Wiederkäuer, andere endlich führen Bewegungen aus, die denen der Nagetiere ähnlich sind“, so daß der Gedanke naheliegt, daß es sich hier, wie bei den Placentaltieren, „um eine einseitige Spezialisierung der Kautätigkeit, ausgehend von einer älteren universellen Bewegung, handelt“. (Lubosch.)

Es ist ohne weiteres klar, daß sowohl die schlittenartigen Vor- und Rückwärtsbewegungen des Unterkiefers der Nagetiere, wie die so auffallenden Seitwärtsbewegungen bei den Wiederkäuern besondere Einrichtungen des Muskelapparates voraussetzen. Was zunächst die letzteren betrifft, so kommen dafür in erster Linie die von den Flügelbeinen der Schädelbasis entspringenden und zum Unterkiefer ziehenden M. pterygoidei in Betracht, die in dem umstehenden Schema (Fig. 345) durch die Linien hk und hi angedeutet sind.

Es ist klar, daß eine Verkürzung der linksseitigen Muskeln eine Drehung des Kiefers nach rechts und umgekehrt eine Zusammenziehung der rechtsseitigen eine Verschiebung nach links bedingen muß.

Was aber das Vor- und Zurückziehen des Unterkiefers betrifft, so handelt es sich dabei nur um Nebenwirkungen der bereits genannten Hebe- und Drehmuskeln. Die im allgemeinen schräg von vorn nach hinten gerichtete Faserung der Masseteren und die umgekehrt von hinten nach vorn verlaufende der M. temporales bedingt es, daß die ersteren bei ihrer Kontraktion den Unterkiefer nicht nur heben, sondern auch nach vorwärts zu ziehen streben, während die Temporales ihm auch einen Zug nach rückwärts erteilen, eine Wirkung, die auch noch durch die beiden inneren Flügelmuskeln unterstützt wird. Daß dessenungeachtet in vielen Fällen (Carnivora) reine Vertikalbewegungen (Greif-Scharnierbewegungen) auftreten, erklärt sich leicht aus der sehr verschiedenen relativen Entwicklung des ganzen Kiefermuskelapparates bei verschiedenen Säugetieren.

„Tritt einfache Hebe und Senkbewegnng des Unterkiefers in den Vordergrund, wie bei carnivoren und insectivoren Säugern, so wird größere Arbeit vom Temporalis gefordert. Eine sonst unbedeutende oberflächliche Schicht von der Schläfenfascie, desgleichen eine Portion von der Medialfläche des Jochbogens scheidet sich alsdann teilweise von der tiefen Portion, die auf der Temporalfläche des Schädels ihren Ursprung nimmt. Sie ruft, wie schon erwähnt, bei starker Ausbildung Knochenkämme am Schädel hervor. Wo nun die Funktion des Temporalis (Hebung) zurücktritt gegenüber Gleitbewegung des Unterkiefers, wie bei den simplicidentaten Nagern und selenodonten Ungulaten, hat er nur geringe Ausbildung.“ (Max Weber.)

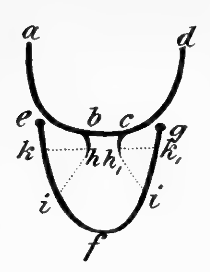


Fig. 345. Schema zur Erläuterung d. Wirkung der M. pterygoidei. (*abcd*) Schädel, *hh*, Flügelbeine, (*efg*) Unterkiefer, *eg* Gelenke desselben, *hk*, *h,k*, äußere, *hi*, *h,i* innere Flügelmuskeln. (Nach Graber.)

Speziell bei den Nagern finden wir dagegen die Masseteren mächtig entwickelt und es kommt dann wohl auch hier zu einer Schichtenbildung. Es läßt sich ein oberflächlicher Masseter lateralis von einem tiefen M. medialis unterscheiden. Ersterer entspringt etwa von dem vorderen Zweidrittel und dem Unterrand des Jochbogens und zieht schräg nach hinten und unten (bei den Nagern mit starker Annäherung der Faserrichtung an die Horizontale) zur Außenfläche des Körpers und zum aufsteigenden Ast des Unterkiefers, kann aber seinen Ursprung, z. B. bei Nagern, auch auf den Oberkiefer ausdehnen. Der M. medialis nimmt seinen Ursprung von der Innenfläche des Jochbogens und vom hinteren Drittel seines Unterrandes, zieht in der Hauptsache schräg nach vorn und unten zum Unterkiefer (wirkt also gleichsinnig mit dem Temporalis zurückziehend auf den Unterkiefer). Bei vielen Nagern reichen seine vorderen Fasern bis in die Orbita oder verlaufen sogar durch denaus geweiteten Infraorbitalkanal zum Ober- und Zwischenkiefer (Fig. 342). Seine engen Beziehungen zum Temporalis verrät er bei starker Ausbildung durch eine dritte Portion, die vom hinteren Drittel des Jochbogens entspringt und zuweilen dem Temporalis zugerechnet wird. (Max Weber.)

So steht auch die Stärke der Entwicklung der M. pterygoidei durchaus in Uebereinstimmung mit dem stärkeren Hervortreten der seitlichen Gleitbewegungen des Unterkiefers und damit natürlich in engster Beziehung zur Ernährungsweise der Tiere.

Wie die Art der Kieferbewegung und die Form des Kiefergelenkes so weist auch die Form und Anordnung der Zähne der Säugetiere unmittelbar auf die Beschaffenheit der Nahrung und die Art ihrer ersten mechanischen Behandlung hin. Nur ganz ausnahmsweise fehlen solche, finden sich dann aber wenigstens in der Anlage. So sind selbst bei *Echidna* Andeutungen von Zahnanlagen in einer Schmelzleiste nachgewiesen, die freilich sehr bald völlig verschwinden. Ein richtiges Gebiß wird bei den Bartenwalen angelegt, bricht aber nie durch und wird wieder resorbiert oder bleibt während des ganzen Lebens verborgen (*Hyperoodon*).

Während bei den niederen Wirbeltieren alle „Zähne" im wesentlichen dieselbe Form haben (homodontes Gebiß) und, wie schon bei den Fischen besprochen wurde, im allgemeinen nicht zum Kauen benützt werden, erreichen sie zwar nicht an Zahl, wohl aber in bezug auf die feinere Ausgestaltung des einzelnen Zahnes bei den Säugetieren den höchsten Grad der Entwicklung und differenzieren sich in formell verschiedene Gruppen, welche man als Schneide-, Eck-, Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi, canini, praemolares und molares) unterscheidet

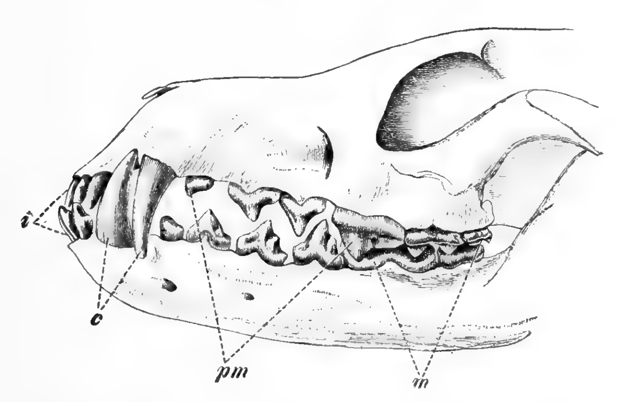


Fig. 346. Gebiß vom Hund im Profil. *c* D. canini, *i* D. incisivi, *m* D. molares, *pm* D. praemolares. (Nach WIEDERSHEIM.)

(heterodontes Gebiß). Nur selten findet man bei Säugetieren ein homodontes Gebiß (Odontoceti, *Orycteropus*, Dasypodidae) und dann ist auch ihre Zahl oft eine sehr große. Während die Schneidezähne gewöhnlich meißelartig gestaltet sind (bei den Insectivoren sind sie nadelartig zugespitzt), besitzen die Eckzähne Kegel- oder Pflockform. Die Prämolaren und Molaren dagegen zeichnen sich durch breite, höckertragende Kronen aus und sind als eigentliche „Kauzähne" zu bezeichnen.

Betrachten wir nun zunächst als ersten Typus das Raubtiergebiß (Fig. 346), so finden wir oben und unten je 6 Schneidezähne, deren meißelförmige Kanten meist eine ziemlich zusammenhängende gerade oder schwach nach vorn konvexe Linie bilden. Ihnen schließen sich die mächtig entwickelten Eckzähne an, welche hier, ähnlich wie bei gewissen Affen, als furchtbare Waffe und Greiforgan ausgestaltet sind. In den in der Richtung der Kiefer langgezogenen Backenzähnen tritt bei den Raubtieren eine besonders entschiedene Gliederung hervor. Bei den höheren Carnivoren mit ausschließlicher Fleisch-

nahrung trat vorwiegender Gebrauch derjenigen Backzähne ein, die dem Mundwinkel am nächsten liegen und daher in bezug auf die Kaumuskeln am günstigsten orientiert sind und durch ihre Größe sofort auffallen. Man bezeichnet sie im Ober- und Unterkiefer als „Reißzahn“ gegenüber den vorderen Backenzähnen (Lückenzähne, Prämolaren) und den nachfolgenden „Höckerzähnen“ (Molaren), denen die schneidende Krone der Reißzähne fehlt. In der Regel hat der obere Reißzahn eine vordere und eine hintere kleinere, sowie eine große mittlere, schneidende Zacke. Es stellt so die ganze Reihe der Backenzähne in jedem Kiefer „eine unterbrochene, in einzelne Gipfel sich erhebende scharfe Kante (gleichsam ein sägeförmiges Scherenblatt) dar, welches sich längs jedes Kieferknochens erstreckt. Die innere Fläche der oberen schneidenden Backenzähne gleitet bei Schließung der Kiefer hart an der äußeren Fläche der entsprechenden unteren Zähne hin. Daß diese Schere ausgezackt ist, hat seinen Nutzen offenbar darin, daß ein Ausgleiten der zu schneidenden Gegenstände dadurch verhindert wird. Bei dieser scherenartigen Wirkung ist es auch begreiflich, weshalb bei diesen Gebissen jede seitliche Bewegung der Kiefer verhütet ist, da eine solche die Scherenblätter aus ihrer richtigen Lage bringen müßte. Der Reißzahn besitzt aber außer seiner Schneide auch einen höckerigen Ansatz, bald sehr unbedeutend, bald überwiegend entwickelt und wie die Lückenzähne eine Fortsetzung des schneidenden Teiles nach vorn bilden, so stellen die Höckerzähne mit jenem Anhang des Reißzahnes zusammen eine malmende höckerige Fläche dar.

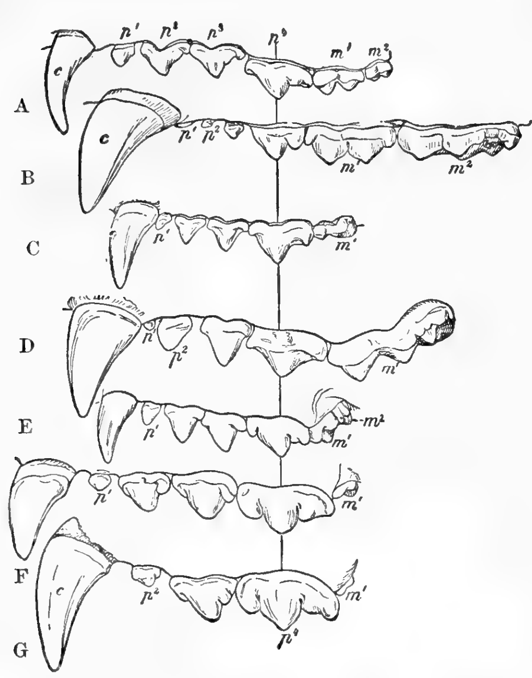


Fig. 347. Die Zähne des linken Oberkiefers: A Hund, B Bär, C Marder, D Dachs, E *Herpestes*, F Hyäne, G Löwe. Die jedesmaligen Reißzähne (p^4) liegen in einer Linie. (Nach Boas.)

Dieser letztere Apparat ist um so weniger entwickelt, je schärfer auch übrigens der Raubtiercharakter hervortritt; er gewinnt um so mehr Ausdehnung, je mehr das Tier sich zu einer gemischten Nahrung neigt. So ist bei den Bären, namentlich den von gemischter oder vorherrschend vegetabilischer Nahrung lebenden, die schneidende Beschaffenheit fast in keinem Backenzahne mehr zu erkennen, sondern an allen größeren Backenzähnen nur eine höckerige Oberfläche entwickelt, während der Apparat von höckerigen Zähnen bei den Katzenarten nur eben angedeutet ist (Fig. 347). Bei dem Eisbären, welcher

nur animalische Kost genießt, sind die Zähne mit weniger breiten Kronen versehen, als bei seinen Verwandten, und etwas mehr schneidend.“ (LEUCKART.)

In Anpassung an das Wasserleben, wobei das Kauen mehr zurücktritt, ist schon das Gebiß der *Carnivora pinnipedia* der Hauptsache nach Greifapparat geworden; es zeigt sich dies nicht nur in dem Mangel der Reißzähne, sondern auch in der sehr vereinfachten Form der Backenzähne. Dagegen finden wir hier in manchen Fällen eine geradezu exzessive Entwicklung der Eckzähne, die beim Walroß mächtige Stoßzähne darstellen, geeignet, den Seegrund aufzuwühlen, um Muscheln zu fischen, welche die Hauptnahrung bilden sollen. (MAX WEBER.)

In noch ungleich höherem Maße ist das Gebiß bei den Cetaceen zurückgebildet. Was zunächst die Zahnwale betrifft, so finden sich unter ihnen zwar Formen (Delphin, Pottwal), welche eine räuberische Lebensweise führen und ihr Gebiß sehr wirksam zum Ergreifen und Festhalten selbst großer Beutetiere (Seehunde, Fische) verwenden, aber die Zähne sind sämtlich als kegelförmige Fangzähne (wie etwa beim Krokodil oder *Ichthyosaurus*) entwickelt, die in sehr großer Zahl (bei *Delphinus longirostris* fast 250) die Kiefer besetzen (homodontes Gebiß). „Andererseits kann auch bei Zahnwalen die Bezahnung ganz zurückgebildet werden, beim Weißwal (*Delphinapterus leucas*) sind die Zähne hinfällig, beim Narwal (*Monodon*) fehlen sie dem Weibchen ganz, beim Männchen ist nur ein Eckzahn des Oberkiefers zu einem Stoßzahn ausgebildet, der andere bleibt rudimentär. Diese beiden Wale nähren sich von kleinen Fischen, Tintenfischen, Weichtieren, Krebsen etc. Dagegen leben die Bartenwale von kleinen, schwarmweise herumschwimmenden Tieren, wie kleinen Fischen, Flügelschnecken (*Clio borealis*), Quallen, Krebschen; größere Beute kann ihren engen Schlund nicht passieren. Um sich dieser Nahrung zu bemächtigen, haben sie ein ungeheuer großes Maul — beim Grönlandwal nimmt es fast ein Drittel der Körperlänge ein. Ihr verbreiterter Oberkiefer ist mit dicht hintereinander stehenden Barten besetzt, d. h. mit hornigen Platten von Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks, die mit der kleineren Kathete der oberen Mundwand ansitzen und die größere Kathete lippenwärts kehren. Ihr Hypothenusenrand ist aufgefranst . . . Die Barten bilden einen gewaltigen Seihapparat: die mit dem Wasser ins Maul gelangenden Tiere werden durch die aufgefransten Ränder zurückgehalten, während das Wasser beim Schließen des Maules seitlich zwischen den Barten hinausgepreßt wird. Zahnanlagen, und zwar solche von beträchtlicher Größe, werden bei den Embryonen der Bartenwale wohl gefunden, aber sie werden vor der Geburt der Jungen zurückgebildet.“ (HESSE, 305.)

Entsprechend der Insektennahrung finden wir bei den Insectivora Backenzähne mit mehreren schneidenden Höckern, wodurch die betreffende vielspitzige Zahnreihe das Aussehen einer doppelt gezähnten Säge erhält (Fig. 348).

Bei den insectivoren Chiroptera sind die breiten Backenzähne oben 7-spitzig, und zwar mit 3 äußeren und 2 inneren scharfen Höckern und einem Talon mit einer oder 2 Spitzen. Unten treten 3 innere und 2 äußere Spitzen auf. Diese Spitzen haben Neigung, sich in der Quere zu Querjochen zu verbinden. In höchst charakteristi-

scher Weise ist das Gebiß bei *Desmodus* der Gewohnheit, Blut zu saugen, angepaßt. Während die Molaren auf einen einzigen jederseits im Unterkiefer reduziert sind, ist der einzige obere Incisivus jederseits zu einem scharf schneidenden, messerartigen Instrument von dreieckiger Form umgebildet. Auch die Canini haben in diesem Falle eine vordere schneidende Kante (Fig. 349).

Den Fleischfressern gegenüber stehen unter den Säugetieren zwei sehr scharf ausgebildete Gruppen pflanzenfressender Tiere: die Nager und die Wiederkäuer. Einige kleinere Gruppen stehen teils den einen, teils den anderen in Zahnbildung (und Art der Kieferbewegung) näher. So wurde schon erwähnt, daß beim Elefanten die Vor- und Rückwärtsbewegung des Unterkiefers durchaus an die entsprechenden Bewegungen der Nager erinnert, während die Kaubewegungen bei *Hyrax*, einem Tier, das man gewöhnlich in Beziehung zu den Huftieren zu bringen pflegt, „eine eigentümliche Kombination von Wiederkäuer- und Nagetierbewegung" darstellen (Lubosch, 415).

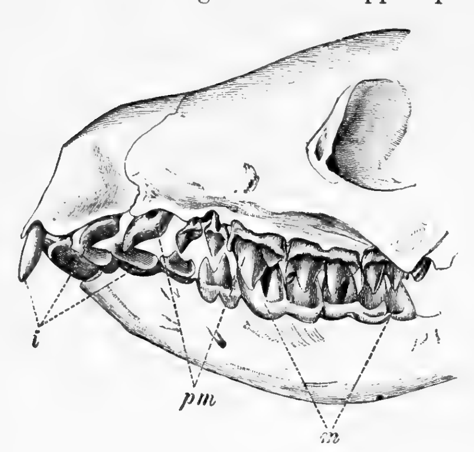


Fig. 348. Gebiß vom Igel im Profil. *i* D. incisivi, *m* D. molares, *pm* D. praemolares. (Nach Wiedersheim.)

„Die Nager sind durch ihren Zahnbau besonders geeignet, sehr harte Pflanzenteile zu zerkleinern, entweder um sie zur Verdauung vorzubereiten oder um die in ihnen enthaltenen Nahrungsvorräte herauszuziehen, wie namentlich die Kerne aus Nüssen u. dgl. Sie haben zu diesem Behufe oben und unten je zwei meißelförmige Schneidezähne (nur die Hasen haben oben 4, unten 2, wobei oben hinter 2 großen die 2 kleineren versteckt stehen), welche auf eigene Weise gegeneinander wirken. Es gehören diese „Meißel- oder

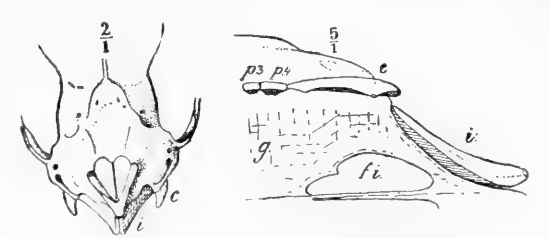


Fig. 349. *Desmodus rufus*. Links, vorderes Schädelende, von oben; rechts, die rechte Gaumenfläche *g*, *fi* Foramen incisivum, *i* und *c* der lange, schneidende Incisivus und Caninus. (Nach H. Allen.)

Nagezähne" zu einer Art von Zahngebilden, welche überhaupt bei pflanzenfressenden Säugetieren besonders häufig sind, zu den Zähnen nämlich, welche sich beständig abnutzen und eben dadurch eine Form der Kaufläche behalten, die für die Funktion besonders geeignet ist. Die Schneidezähne der Nager sind die einfachste Form dieser Art. Sie sind nämlich nur auf ihrer vorderen Fläche mit einer Schicht von weit größerer Härte (Schmelz) und öfters gelber oder gelbbrauner

Farbe bekleidet. Indem diese harte Schicht der Abnutzung bei dem Aneinandergleiten der oberen und unteren Zähne den meisten Widerstand leistet, bildet sie stets eine scharfe Kante und die ganze Kaufläche des Zahnes bildet mit ihrer äußeren Fläche eine in diese Kante auslaufende Meißelform.“ (LEUCKART, 54.) Es kommt aber noch eine andere Besonderheit in Betracht, indem der überaus langwurzelige Zahn genau in dem Maße nachwächst — man könnte sagen, wie durch eine Stellschraube vorgeschoben — als sich sein freies Ende abschleift. „Damit sich der Zahn bequem hervorschieben kann, muß seine und seiner Zahnhöhle Achse entweder eine gerade Linie oder ein Stück eines Kreises bilden.

„Den letzteren Fall sehen wir auf eine sehr in die Augen fallende Weise bei den Nagezähnen ausgebildet. Sie sind nämlich stets bedeutende Teile von Kreisen, zuweilen die volle Hälfte eines solchen. Die Zahnhöhle der Nagezähne des Unterkiefers ragt bei einzelnen Nagern bis in den Kronfortsatz, bei anderen bis in den Gelenkfortsatz hinein (Fig. 350). Die oberen Nagezähne sind meist nach einem kürzeren Radius gekrümmt als die unteren, bilden aber dabei einen um so größeren Teil eines Kreises.“ LEUCKART macht darauf aufmerksam, daß die große Länge der Nagezähne insofern von Nutzen ist, als „die Zahnwurzel und die weiche, blutgefäßreiche Masse (Pulpa), an deren Oberfläche sich die neue Zahnmasse stets bildet, weniger von dem Druck leidet, welcher bei der Tätigkeit der Zähne entsteht. Dieser wird durch die Reibung zwischen dem langen Zahn und seiner Zahnhöhle abgeschwächt. Bei den der Abnutzung ebenfalls unterworfenen Backenzähnen finden wir keine verhältnismäßige Länge der Alveolen. Es ist aber auch zwischen ihrer Funktion und der Tätigkeitsweise der Nagezähne der Unterschied, daß bei letzteren der Druck des einen Zahnpaares gegen das andere mehr parallel mit der Achse wirkt, wohingegen die oberen und unteren Backenzähne dieser Tiere mehr in horizontaler, also gegen die Achse des Zahnes mehr oder weniger normaler Richtung übereinander hingleiten, so daß der Druck sich wenig gegen die Wurzeln hin erstrecken kann.“ (LEUCKART.) „Ein stetes Nagen ist diesen Tieren Bedürfnis, um dem fortwährenden Wachstum der Zähne die Wage zu halten und bei solchen Nagern, die zeitweise eine weichere Nahrung genießen, tritt dann die Notwendigkeit ein, auf andere Weise die Abnutzung zu beschleunigen: so nagen Eichhörnchen allerhand harte Gegenstände, wie Knochen und abgeworfene Geweihstangen an, ohne

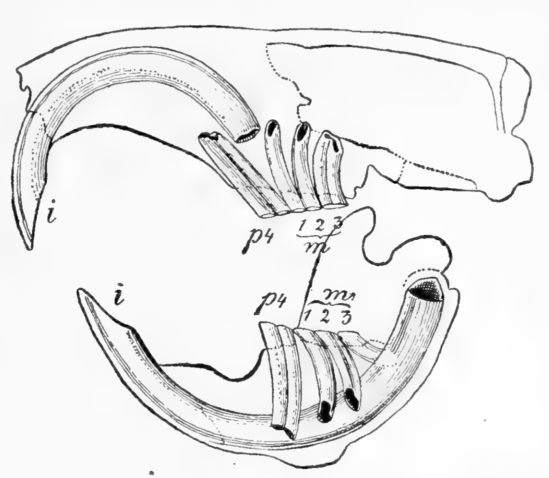


Fig. 350. Umriß des Schädels von *Geomys*, zur Andeutung der Lage der Zähne. (Nach V. BAILEY.)

daß sie die abgenagten Stoffe zu ihrer Ernährung notwendig hätten; ein afrikanisches Eichhörnchen (*Sciurus ebenivorus*) benagt das Elfenbein der Elefantenzähne und Mäuse hat man beim Benagen von Schiefer beobachtet. Wenn aber ein solcher Zahn wegen Verletzung seines Gegenüber nicht mehr zum Nagen benutzt werden kann — wie etwa bei einem Hasen, dem ein Schuß die Nagezähne des einen Kiefers zerschmettert hat — so wächst er, mangels irgendwelcher Abnutzung, zu einem hauerartigen Gebilde heran.“ (Hesse.)

Vor allem besteht aber in bezug auf den Bau der Backenzähne ein durchgreifender Unterschied zwischen den fleisch- und pflanzenfressenden Säugetieren. Im Gegensatz zu den zugespitzten und schneidenden Kronenhöckern der ersteren zeigen die Kronen bei pflanzlicher Kost durch Abschleifen breite, ebene Mahlflächen. Um nun denselben größere Festigkeit zu verleihen, faltet sich der dort kontinuierliche Schmelzüberzug hier in das Innere des Zahnes hinein, harte Riffe daselbst erzeugend, die sich von der äußeren Schmelzmauer

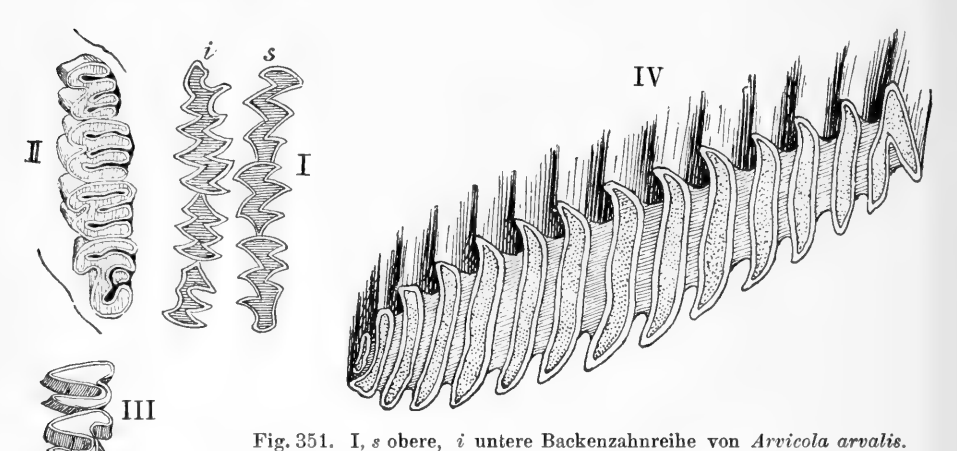


Fig. 351. I, *s* obere, *i* untere Backenzahnreihe von *Arvicola arvalis*. II Untere Backenzahnreihe vom Biber. III Desgl. von *Cavia*. IV Hinterster Backenzahn von *Hydrochoerus capybara*. Das punktierte Dentin wird von den doppeltkonturierten Schmelzfalten umgeben, welche das gestrichelte Zement zusammenhält. (Nach M. Weber.)

des Zahnes zu Schmelzinseln abschnüren können. So bietet die Kaufläche teils am Rande, teils an anderen Stellen erhöhte Kanten der harten Masse dar, zwischen welchen die weiche Substanz wegen leichterer Abnützung sich in Furchen darstellt. Man nennt solche Zähne schmelzfaltige (Figg. 351 u. 353b). Speziell bei den Nagetieren ist die Hauptrichtung der Schmelzleisten und der zwischenliegenden Zementfurchen der immer durch eine große Lücke von den Schneidezähnen getrennten Backenzähne eine quere, was mit dem oben geschilderten schlittenartigen Bewegungsmodus des Unterkiefers zusammenhängt („lophodonter Typus“).

Durch solche Bewegungen kommen die quergerichteten Schmelzleisten der lophodonten Backenzähne zu sehr kräftiger Wirkung, da sie senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen, wie die Leisten einer Feile. Dazu sind bei vielen Formen (Biber, Arvicoliden) die Backenzähne unten offen und wachsen beständig fort, wie die Nage-

zähne. Die Muriden dagegen und die Eichhörnchen sind weniger weit fortgeschritten in der Anpassung ihrer Zähne; ihre Molaren sind Höckerzähne mit geschlossenen Wurzeln und ihre Kaufähigkeit ist daher eine geringere. Das wird auch der Grund sein, warum sie sich von gemischter Kost ernähren gegenüber der ausschließlichen Pflanzenkost jener anderen. Sie vermitteln den Anschluß an die Omnivoren. (Hesse.)

Wie die Kieferbewegung, so ist auch der Bau der Backenzähne bei den Elefanten dem der Nager vergleichbar. Man sieht bei ihnen in ausgezeichneter Weise, wie die quergestellten Schmelzfalten in regelmäßigen Abständen von innen und außen in den Zahn vordringen und ihn so in zahlreiche, durch Zement verbundene, quere Blätter zerlegen (Fig. 352). Die recenten Arten haben in jedem Kiefer nur 6 solcher Zähne (Canini fehlen ganz), die von vorn nach

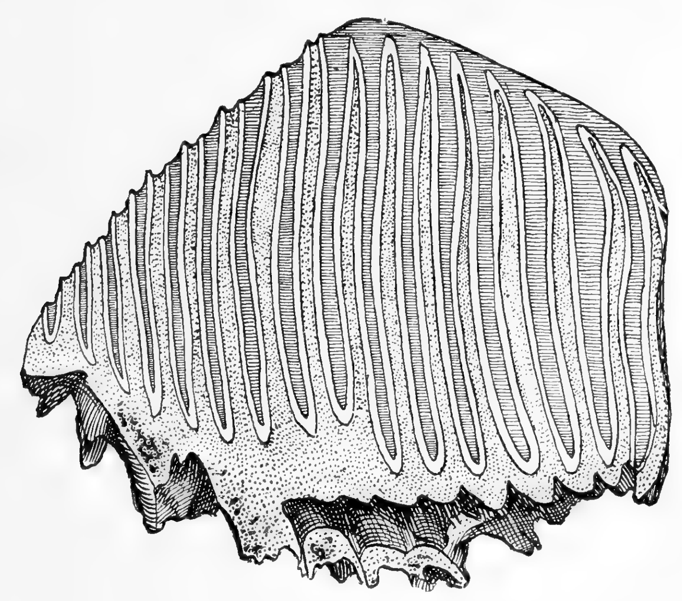


Fig. 352. Backenzahn des Elefanten im Medianschnitt. Der Vorderteil der Krone ist bereits schräg abgekaut. Die Schmelzlamellen, zwischen denen das gestrichelt dargestellte Zement liegt, reichen bis zur Wurzel. Das Dentin ist punktiert angegeben. (Nach M. Weber.)

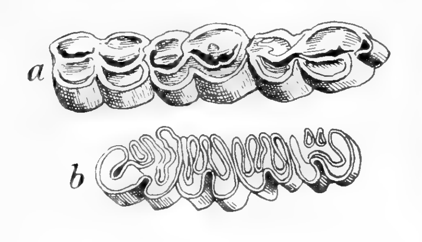
hinten an Größe und Komplikation zunehmen. Sie sind niemals gleichzeitig in Funktion, sondern werden im individuellen Leben der Reihe nach von vorn nach hinten in Anspruch genommen, indem nach Abnutzung eines vorderen der hintere an die Reihe kommt, wobei jedesmal nur einer und das vordere Stück des darauffolgenden in Gebrauch sind. (Max Weber.)

Im Gegensatz zu den eben besprochenen Fällen prägt sich an den sonst ähnlich gebauten Backenzähnen der Wiederkäuer die Seitwärtsbewegung des Unterkiefers auf das deutlichste in der Richtung der Schmelzfalten aus. „Die Backenzähne sind hier mit scharfen Kanten besetzt und schon im Zustand der Ruhe ist es leicht zu erkennen, daß sie bestimmt sind,

durch seitliche Verschiebung aneinander zu wirken. Die beiden Zahnreihen des Unterkiefers stehen einander nämlich merklich näher als die des Oberkiefers, so daß bei ruhig geschlossenem Kiefer die Kauflächen der oberen Backenzähne zum guten Teil nach außen, die der unteren nach innen frei liegen, also die Zähne der linken Seite sich nur decken können, wenn der Unterkiefer sich nach links schiebt usw. Demgemäß ist die Richtung der scharfen Kanten hier vorherrschend von hinten nach vorn." (Leuckart.) (Fig. 353 a.) Da in diesem Falle die Höcker der Kauflächen halbmondförmige Joche darstellen, die mit ihrer Längsrichtung parallel der Achse der Kiefer zu zweit neben- und hintereinander stehen, so spricht man hier von einem „selenodonten Typus".

Es muß bemerkt werden, daß die Kaufläche nicht eben, sondern oben nach der Zungenseite, unten nach der Lippenseite stufenförmig abgesetzt ist (Fig. 353 c), es wirken daher diese Zähne weniger zerreibend, als zerquetschend, und das ist ganz gewiß angemessen bei Verarbeitung einer Nahrung, die schon mit Speichel durchtränkt und durch Gärungsvorgänge in den Vormägen aufgeschlossen ist."

Bei lophodonten und selenodonten Backenzähnen werden die Kronen schnell abgekaut und die zwischen den Dentin- und Zement-



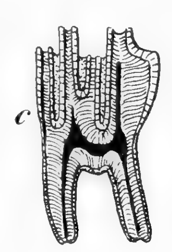


Fig. 353. a Untere Reihe der sichelfaltigen (selenodonten) Backzähne der Giraffe. b Untere Reihe der Backzähne v. Biber mit querverlaufenden Schmelzleisten. (Nach V. Graber.) c Medianschnitt durch den schmelzfaltigen Backenzahn eines Rindes (nach Zittel).

feldern stehenbleibenden harten Schmelzleisten machen die Kaufläche rauh und steigern die Reibewirkung beträchtlich.

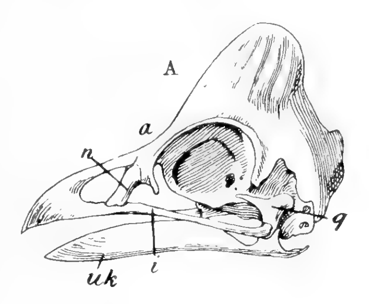
Im direkten Gegensatz zu den Nagetieren, bei welchen die Schneidezähne für die Zerkleinerung der Nahrung eine außerordentlich wichtige Rolle spielen, treten dieselben bei den Wiederkäuern ganz in den Hintergrund und finden sich meist nur im Unterkiefer. „Sie sind daher nicht nach oben, sondern nach vorn gerichtet und dienen mit ihren messerartigen, vorn verbreiterten Schneiden zum Abschneiden des mit der Zunge ergriffenen und in den Mund gezogenen Futterbündels. Die Wirkung kommt aber nicht, wie bei der Schere, durch Zusammenarbeiten zweier Klingen zustande, sondern wie beim Messer." (Hesse, l. c.). Auch die Eckzähne sind in der Regel wenig ausgebildet und fehlen bisweilen ganz; anderenfalls sind sie aber sehr groß und fungieren dann als Waffen.

Wenn es sich in den bisher besprochenen Fällen sozusagen um Extreme funktioneller Anpassung des Zahnbaues handelt (damit natürlich auch der Art der Kieferbewegungen), so gibt es andererseits eine ganze Menge von Fällen — und zu diesen zählt auch der Mensch und die ihm nächstverwandten Affen — wo sich mit der größten Freiheit der Kieferbewegung eine weniger spezialisierte Form der stumpfhöckerigen Kau-(Backen-)zähne verbindet („bunodonter

Typus"). Dies gilt nicht nur von omnivoren Formen (Schweine, Primaten), sondern auch für primitive Pflanzenfresser (Tapir, Vorfahren der Pferde).

B. Der Kieferapparat der Vögel.

Wenngleich die Art der Kieferbewegung bei den Vögeln eine ungleich einfachere ist als bei den Säugetieren, so bietet doch das ganze Skelett der Kieferzange und insbesondere die Art der Verbindung des Unterkiefers mit dem Schädel im mechanischen Sinne sehr viel kompliziertere Verhältnisse dar. Während bei den Säugetieren der Unterkiefer immer direkt am Schädel eingelenkt ist, schiebt sich bei den Vögeln, wie überhaupt bei allen niederen Wirbeltieren, zwischen beide ein besonderer, beweglicher Verbindungsknochen, das Os quadratum, ein. Dieser in mechanischer Beziehung sehr interessante Zwischenknochen bedingt es wohl auch, daß der Unterkiefer nicht die für die meisten Säugetiere so charakteristischen aufsteigenden Aeste besitzt, sondern gerade verläuft. Oben, kurz vor dem hinteren Ende, welches oft hinter dem Quadratbeingelenk noch einen sich nach hinten erstreckenden Fortsatz (hinteren Hebelarm) trägt (Fig. 354 A, B), liegt jederseits eine konkave Gelenkfläche, in welche konvexe Vorsprünge des



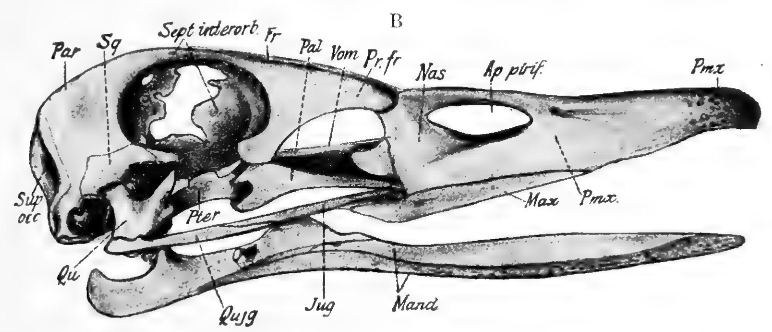


Fig. 354. A Kopfskelett des Perlhuhnes. (*a*) Gelenk des Oberschnabels am Schädel, (*i*) Jochbein, (*q*) Quadratbein, (*uk*) Unterkiefer, *n* Nasenbein, *f* sein hinterer Fortsatz. (Nach SELENKA.) B Kopfskelett der Hausente, seitliche Ansicht. *Ap. pirif.* Apertura piriformis, *Fr* Frontale, *Jug* Jugale, *Max* Maxillare, *Mand* Mandibula, *Nas* Nasale, *Pal* Palatinum, *Par* Parietale, *Pmx* Praemaxillare, *Pr. fr.* Praefrontale, *Pter* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *Sept. interorb.* Septum interorbitale, *Sq* Squamosum, *Sup. occ.* Supraoccipitale. (Nach WIEDERSHEIM.)

Quadratbeines eingreifen. „Dieses letztere ist durch seine Lage sowohl wie durch seine Funktion ein Knochen, von dem sich nicht sagen läßt, ob er zum Oberschädel oder zum Unterkiefer gehört, er ist, wie die Angel der Türe für Pfosten und Flügel, ein integrierender Bestandteil beider. Sein Name ‚Os quadratum' ist, wie die meisten anatomischen Bezeichnungen, cum grano salis zu nehmen; er ist ein unregelmäßig viereckiger, von der Seite her zusammengedrückter

Knochen, der mit seinen meist ziemlich parallelen Flächen schräg nach vorn und innen gerichtet ist und verschiedene (meist 5) Fortsätze zeigt: oben befinden sich deren 2, ein nach dem Grade der Beweglichkeit des Schnabels sehr verschieden gestalteter, aber immer mit einer konvexen Wölbung versehener äußerer zur Gelenkverbindung mit dem Schädel, und ein spitzer, mehr oder weniger verlängerter, der nach innen in die Augenhöhle vorspringt und zur Ansatzstelle gewisser Muskeln dient. Die 3 übrigen Fortsätze des Quadratbeines liegen alle in seiner unteren Hälfte; der mittlere kann, je nach den Ansprüchen, die an die Beweglichkeit des Unterschnabels gestellt werden, außerordentlich verschieden gestaltet zu sein, zeigt aber stets eine oder mehrere Konvexitäten, welche in entsprechende Konkavitäten des Gelenkstückes des Unterkiefers eingreifen. Von den beiden anderen Fortsätzen trägt der innere eine Gelenkfläche zur Verbindung mit dem Flügelbein, während der äußere mit einer kleinen Gelenkpfanne zur Aufnahme des konvexen Hinterendes des Jochbogen-Quadratbeines (Quadratjugale) versehen ist.“ (Marshall.) Nach Graber läßt sich die Einrichtung des ganzen Kieferapparates der Vögel durch das beistehende Schema darstellen (Fig. 355).

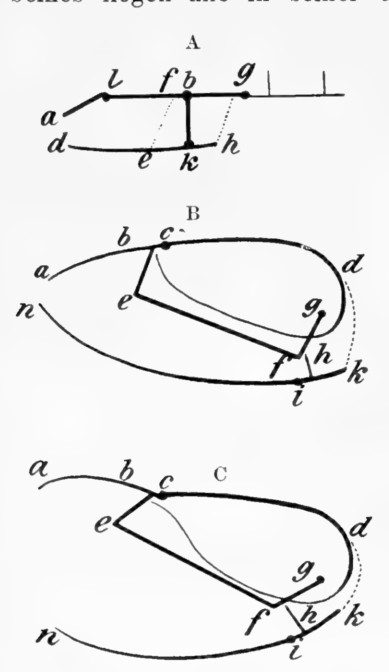


Fig. 355. A Schema der Vogel-Kieferzange. *al* beweglicher Vorderteil des Oberschnabels, *dh* Unterkiefer, *kh* hinterer Fortsatz desselben, *kb* Quadratbein, *gh* Niederzieher des Unterkiefers, *ef* Heber desselben. B und C Schemata zur Erläuterung der Bewegung des Oberschnabels der Vögel. (Vgl. Text.) (Nach V. Graber.)

Aus demselben ist ersichtlich, daß ganz im Gegensatze zu den Säugetieren auch der obere Teil der Kieferzange eine gewisse Beweglichkeit besitzt, so daß der Oberschnabel bei festgehaltenem Schädel einen beträchtlichen Bogen nach auf- und abwärts beschreiben kann. Fig. 354 zeigt ohne weiteres, daß das schmale und sehr lange Jochbein mit dem Quadratbein beweglich verbunden ist, desgleichen erscheinen die Flügelbeine (Pterygoidea) mit dem Quadratum gelenkig verbunden. Hält man nun an einem frisch präparierten Hühnerkopf den Schädel von oben her fest und zieht dann den Unterschnabel stark nach abwärts, so sieht man den Oberschnabel sich heben. Dies ist möglich, weil sein hinteres Ende mit dem Schädel durch ein federndes (falsches) Gelenk verbunden ist. Bei manchen Vögeln, wo man, wie bei den Papageien (Fig. 356), in gewissem Sinne von einem Kauen (Knacken) sprechen kann, bei welchen dann auch der Schnabel (besonders der Unterschnabel) auffallend verkürzt erscheint (ähnlich bei den Raubvögeln), ist diese Verbindung schon nahezu als ein wahres Gelenk zu bezeichnen. Da zugleich jedes Quadratbein, das sich mit dem Unterkiefer in einem langen, fast halbmondförmigen Gelenke ver-

bindet, sehr stark nach vorn und oben geschoben werden kann, so ist auch gerade hier die Beweglichkeit des Oberschnabels eine ganz bedeutende, und ist derselbe bei seiner starken, hakigen Biegung auch zu einem Kletterorgan ersten Ranges geworden. (Marshall.) Die eigenartige Mechanik dieser Hebebewegung hat V. Graber durch Schemata erläutert (Fig. 355 B, C).

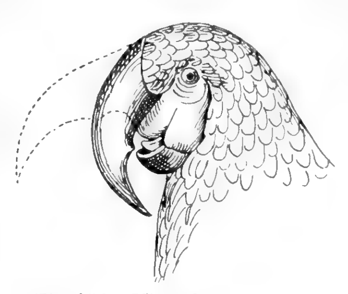


Fig. 356. *Microglossus aterrimus.* Die Punktlinie deutet die Stellung des gehobenen Oberschnabels an. Der Unterschnabel ist hier sehr kurz. (Nach V. Graber.)

„In Fig. B, welche die Kopfzange im Ruhezustand darstellt, bezeichnet zunächst (*nk*) den um den Punkt *i* drehbaren Unterkiefer, während (*ab*) der Oberschnabel mit dem Drehpunkt (*c*) und *cd* der eigentliche Schädel ist. Ferner hat man sich unter der Linie (*be*) das Nasenbein (Nasale) [vgl. Fig. 354 *n*] und unter (*gf*) das Quadratbein zu denken; (*h*) ist dann weiter ein unmittelbar hinter dem Unterkiefer-Quadratbeingelenk befindlicher Stift am erstgenannten Knochen, der aber in Wirklichkeit nicht so lang ist. Endlich soll die das Nasen- und Quadratbein verbindende Linie (*ef*) das Jochbein resp. Quadratojugale und die Pterygoide ver-

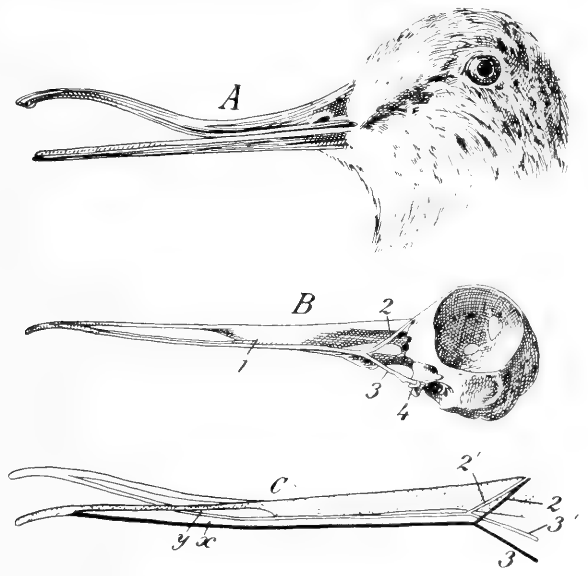


Fig. 357. A Schnepfenkopf mit aufgebogenem Vorderschnabel. B Schädel ohne Unterkiefer. *1* Oberkiefer, *2* Jochbein, *3* Quadratojugale, *4* Quadratbein. C Schematische Darstellung des Mechanismus der Schnabelbewegung: Wenn *3* durch Muskelzug nach *3'* bewegt wird, verschiebt sich *2* nach *2'* und der Punkt *x* nach *y*. (Nach Beckmann aus Hesse, Tierbau.)

sinnlichen. Denken wir uns nun den Unterkiefer (wie in C) herabgezogen, so wird offenbar durch den erwähnten Stift (*h*) das Quadratbein und damit das vor ihm befindliche Gestänge in der aus der Figur ersichtlichen Weise nach vorn gestoßen, wobei der mit dem

Nasale (*be*) einen Winkelhebel bildende Oberschnabel in die Höhe gehoben wird.“ (V. Graber.)

Bei Vögeln mit sehr langen und dünnen Schnäbeln (Schnepfen) hebt sich nicht der Oberschnabel als Ganzes, sondern nur sein vorderes Ende (Fig. 357). Die Schnepfe bohrt, um ihrer Nahrung nachzugehen, mit geschlossenem Schnabel im Moorboden, und wenn sie mit dem Tastapparat an der Schnabelspitze einen Wurm entdeckt, kann sie, ohne den Unterkiefer zu senken, den vorderen Teil des Schnabels öffnen und die Beute ergreifen. „Der Schnepf hat“, wie ein alter Jagdschriftsteller sagt, „in seinem oberen Schnabel ein Gewerbe gleich einer Drahtzange.“ Der Mechanismus ist folgender Art: Das Quadratojugale bildet mit dem Jochbein die gleichen Seiten eines gleichschenkligen Dreieckes; wenn es nun durch einen Muskel gehoben wird, so wird die Basis des Dreiecks kürzer, die Höhe damit länger, und dadurch wird der Oberkiefer nach vorn geschoben, der Punkt x kommt nach y; dem so ausgeübten Druck weicht das Vorderende des Oberschnabels aus, indem es sich nach oben biegt. Diese Schnabelbewegung läßt sich an jedem Schnepfenschädel durch einen geeigneten Druck auf das Quadratojugale hervorbringen.“ (Hesse.)

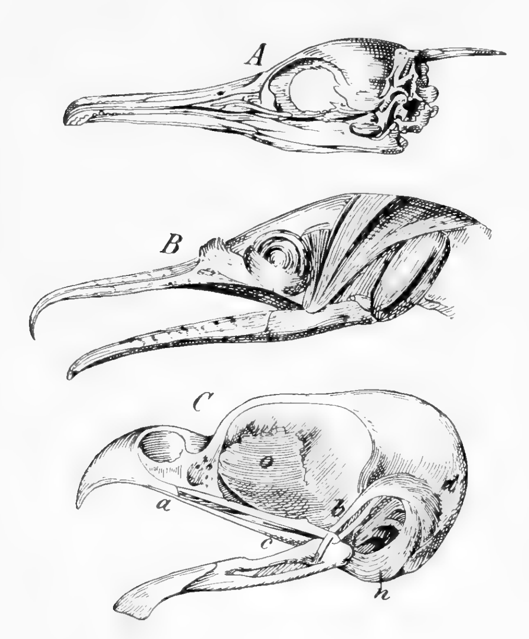


Fig. 358. Schädel (A) und Schädelmuskulatur (B) des Kormorans (nach Marshall). C Schädel und Kiefermuskeln einer Eule. (*ac*) Flügelmuskeln zum Herabziehen des Oberschnabels, (*bd*) M. temporalis (Hebemuskel des Unterschnabels), *n* Niederzieher desselben. (Nach V. Graber.)

Obschon man bei den Vögeln von wirklichem Kauen nicht sprechen kann, sind doch die den Kieferapparat bewegenden Muskeln in erheblichem Maße entwickelt. Was zunächst die Schnabelöffner betrifft (Senker des Unterkiefers), so entspringen dieselben an der Hinterseite des Schädels und setzen sich (vgl. die Schemata Fig. 355) an den hinter dem Drehpunkt gelegenen Teil des Unterkiefers, d. h. also an dessen hinter dem Quadratum befindlichen Fortsatz (am kürzeren Arm des hier im Gegensatz zu den Säugetieren zweiarmigen Hebels) an. Sie heben, indem sie den Unterschnabel nach abwärts bewegen, zugleich in vielen Fällen, wie schon bemerkt wurde, den Oberschnabel. Die Hebemuskeln des Unterkiefers entspringen, wie der besonders bei Papageien und Kernbeißern kräftig entwickelte Temporalis, teils vom eigentlichen Schädel, teils von den Flügel- und Gaumenbeinen. In höchst auffallender Weise ist (den Knochenkämmen bei Raubsäugetieren und anthropoïden Affen vergleichbar) das Ursprungsgebiet des Temporalis beim Kormoran vergrößert,

„indem sich an das Hinterhaupt eine unpaare, beweglich mit ihm verbundene Verknöcherung in Gestalt eines gestreckten, pyramidenförmigen Stäbchens anlegt“ (Fig. 358 A, B). Nach MARSHALL (428) wird auf diese Weise die Faß- und Haltkraft dieser Vögel, welche unter Wasser größere und sehr muskelstarke Fische (Aale) fangen, sehr verstärkt. Von großer Bedeutung sind bei vielen Vögeln auch die inneren Flügelmuskeln (Fig. 358 C), indem sie den aufgerichteten Oberschnabel kräftig wieder herunterziehen. „Dies ist aber insofern notwendig, als ja sonst, wenn zwischen den sich schließenden Zangenbacken ein harter Gegenstand liegt (etwa eine Frucht), der Vorderteil des Oberschnabels wegen des oben erwähnten Gelenkes nach oben ausweichen und somit ein Festhalten und Zerdrücken des Objektes vereiteln würde.“ (V. GRABER.)

Bewundernswert ist die Vielgestaltigkeit des Vogelschnabels und die damit Hand in Hand gehende Anpassungsfähigkeit desselben. Man vergleiche nur die kurz-kegelförmigen Schnäbel der Meisen und Körnerfresser mit den meist sondenartig in die Länge gezogenen Schnäbeln der meisten Insektenfresser (Grasmücken, Drosseln etc.), geeignet, die Nahrungstiere aus ihren Schlupfwinkeln hervorzuziehen, oder man erinnere sich des mit herabgebogener scharfer Spitze und außerdem manchmal mit einem zahnartigen Fortsatz oben versehenen Packschnabels der Raubvögel, Würger und Fliegenschnäpper, des merkwürdigen, so vorzüglich zum Aufbrechen der Coniferenzapfen und zum Herausholen der Samen geeigneten Schereninstrumentes des Kreuzschnabels, des zum Meißel entwickelten Spechtschnabels, der zarten, langen, zum Sondieren der Blüten dienenden Schnäbel der Honigsauger und Kolibris. Bei diesen letzteren finden sich gerade, nach oben gekrümmte und nach unten gebogene Schnäbel von den verschiedensten, manchmal den Körper übertreffenden Längen. Nach GOULD hat das seinen Grund in einer merkwürdigen Anpassung. Die schmetterlinghaften Kolibris, die auf Blumen angewiesen sind, bekanntlich weniger des Nektars derselben, als der diesen aufsuchenden Insekten wegen, sind in ihrer Verbreitung wesentlich von jenen abhängig. ... Die Form des Schnabels entspricht nun im wesentlichen der Gestalt der in ihrem Revier häufigsten Tutenblumen. Wo Blüten vorkommen, deren Kelchgrund tiefer als der Eingang ist, finden sich Kolibris, welche diese besuchen, mit nach unten gebogenem Schnabel (*Bourcieria longirostris, Grypus aquila*), an gerade Tuten sind geradschnäbelige Formen gebunden, an solche mit oben konkaver Krümmung, andere mit nach oben gebogenen Schnäbeln (*Calipie Annae, Docimastes ensifera* mit ihrem riesig langen Schnabel).“ (MARSHALL.) Zu ganz außerordentlicher Längenentwicklung bringen es auch die Schnäbel vieler Stelzvögel (*Ibis*, *Numenius*), deren Länge der des Körpers in manchen Fällen nur wenig nachgibt. Im direkten Gegensatze hierzu bildet der Schnabel bei vielen Sperrvögeln (*Cypselus*, *Caprimulgus* u. a.) einen kaum merkbaren Vorsprung. In diesem Falle ist aber die Mundöffnung tief bis unter die Augen gespalten und am Rande oft mit steifen, langen Borsten versehen, welche, durch die Jagd auf fliegende Insekten erworben, nach Art eines Schmetterlingnetzes oder Trichters ein leichteres Erhaschen der Beute ermöglichen. In Anpassung an die Fischnahrung finden wir teils lange, gerade und starke Schnäbel (Eisvögel, Reiher, Rallen, Kraniche, Storch), teils sind richtige Schöpfkellen entwickelt, wie vor allem beim

Pelikan, dessen mit einem weiten Kehlsack versehener Unterschnabel eine Art von Netz darstellt, um mit einem einzigen Zuge vieler Fische habhaft zu werden, während die scharfen Seitenleisten des Unter- und Oberschnabels geeignet sind, die etwa entschlüpfenden Fische zu fassen und festzuhalten. (Graber.) Einer sehr sonderbaren Form begegnen wir beim Löffelreiher, dessen Schnabel mit seinen stark verbreiterten Vorderenden mehr einer Klappe gleicht. Bei den Flamingos ist der Schnabel in der Hälfte plötzlich nach unten gekrümmt, dabei ist der Oberschnabel kürzer und schmäler als der untere, so daß er wie der Deckel auf einer Dose auf diesem liegt. (Marshall.) „Eines der sinnreichsten Fischereiwerkzeuge ist der vorwiegend zum ‚Grundeln' dienende Entenschnabel. Mit Rücksicht darauf, daß die seitlichen Schnabelränder mit Zähnen, Rillen oder steifen Borsten besetzt sind, zwischen welchen, wenn der Schnabel geschlossen ist, das aufgenommene Wasser abläuft, während die erbeuteten Schlammtiere zurückbleiben, darf man diese Form geradezu als Sieb oder Seihschnabel bezeichnen." (Graber.) (Fig. 359 A.) „Aehnlich wie den Enten, dient auch dem Schnabeltier sein breiter Schnabel, wenn es tauchend allerhand Getier, Würmer, Insektenlarven und Muscheln vom Boden der Flüsse heraufholt" (Hesse).

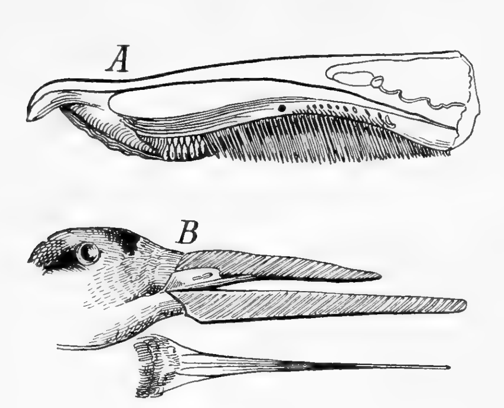


Fig. 359. A Oberschnabel der Löffelente im Längsschnitt. B Schnabel von *Rhynchops* von der Seite und von oben. (Nach Marshall.)

Höchst sonderbar ist auch der Schnabel der sogenannten Verkehrtschnäbler (*Rhynchops*) konstruiert (Fig. 359 B). „Er ist (besonders der Unterschnabel) seitlich äußerst stark zusammengedrückt, so daß er elastisch, wie eine dünne Messerklinge, ist, dabei ist der Unterschnabel um ein Bedeutendes länger als der obere. Es handelt sich um nächtlich lebende Tiere, die von pelagischen, an der Oberfläche des Meeres und der größeren süßen Gewässer lebenden Geschöpfen sich nähren. Der Vogel fliegt nun ganz nahe über dem Wasser hin, senkt seinen Unterschnabel in das Wasser ein, der es rasch und mit wenig Geräusch durchschneidet. Vermutlich ist er sehr nervenreich an seiner vorderen Schneide und daran anstoßende Tiere werden sofort gefühlt, der Kopf des Vogels senkt sich ein wenig und der Oberschnabel greift schnellstens zu, die Beute ist erschnappt." (Marshall.)

C. Der Kieferapparat der Reptilien (Schlangen).

Die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen der Vögel zu den Reptilien lassen ja die weitgehende Aehnlichkeit des Kieferapparates in beiden Klassen ohne weiteres verständlich erscheinen. Nichtsdestoweniger bestehen aber bei den einzelnen Ordnungen hier viel weiter gehende Differenzen als dort, die sich nur als Anpassungserscheinungen

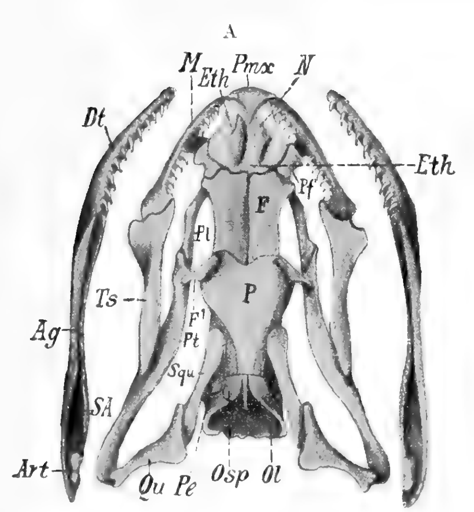
an die sehr verschiedene Ernährungsweise verstehen lassen. Leider fehlt zurzeit noch fast vollständig eine „physiologische Anatomie“ des Wirbeltier- und namentlich des Reptilienschädels, indem das Bestreben der vergleichenden Anatomie nur darauf hinausgeht, das gemeinsame Grundprinzip des Baues ohne Rücksicht auf die funktionelle Bedeutung der Verschiedenheiten desselben klarzustellen. Es ist dies um so bedauerlicher, als doch in allen Fällen die Funktion die Form mit bedingt und jene daher in erster Linie mit Berücksichtigung verdient. Leben gewinnt eine vergleichende Betrachtung nur dadurch, daß sie das lebendige Zusammenwirken der Teile nicht außer acht läßt. Es ist sehr bezeichnend für die auf diesem Gebiete noch immer herrschende Richtung, wenn Lubosch in einer seiner Arbeiten über das Kiefergelenk der Säugetiere gewissermaßen entschuldigend bemerkt: „kein Hilfsmittel kann uns gleichgültig sein, wenn es uns methodisch brauchbar erscheint; und so schien mir auch die Untersuchung der Kautätigkeit lebender Tiere als eine förderliche Methode für unsere Aufgabe“. Ohne die großen und für unsere ganze Auffassung der Tierwelt so folgenschweren Ergebnisse der vergleichenden Anatomie auch nur im geringsten zu unterschätzen, halte ich doch die Zeit für gekommen, wo es nicht nur wünschenswert, sondern absolut notwendig ist, daß sich der rein morphologischen Betrachtungsweise nun auch mehr, als es bisher leider der Fall war, die physiologische an die Seite stellt. Erst dann werden wir zu einem wirklichen Verständnis der Formen gelangen.

Unter den Reptilien ist wohl der Kiefermechanismus bei den Schlangen in Anpassung an die eigenartige Nahrungsaufnahme am eigentümlichsten entwickelt. Bekanntlich verschlingen viele Schlangen unter Umständen Beutetiere von einer Größe, die im Vergleich zur Schlange selbst geradezu als riesig bezeichnet werden kann. Eine Riesenschlange (*Python reticulatus*) von etwa 8 m Länge, deren Kopf man beinahe mit der Hand umspannen kann, verschlingt eine Beute von 1,4—1,5 m Umfang (Hesse). Da eine Zerkleinerung nicht stattfindet, so hat dies eine enorme Erweiterungsfähigkeit des Maules zur Voraussetzung. Die oft in großer Zahl vorhandenen Zähne haben, wie bei den Fischen, lediglich die Bedeutung von Fangzähnen und sind, wie dort, scharf spitzig und schräg nach hinten gerichtet. „Bei Fluchtbewegungen der Beute bohren sich die Zähne immer tiefer ein, dagegen lassen sie sich leicht herausziehen, wenn der Kiefer nach vorn geschoben wird. So greifen denn die überaus beweglichen Kieferabschnitte abwechselnd vor, um sich wieder mit ihren Zähnen zu verankern; die Schlange schiebt sich gleichsam schrittweise immer weiter über ihr Fraßtier herüber, eine recht mühevolle Arbeit, bis der ganze Bissen hereinbefördert ist und die Schlundmuskulatur mit kräftiger Unterstützung der Körpermuskeln das weitere besorgt. Bei einer Riesenschlange nahm das Verschlingen einer Steinziege $2^1/_2$ Stunden in Anspruch. Durch die Gewohnheit vieler Schlangen, die Beute mit engen Spiralwindungen ihres Körpers zu umschlingen, wird diese allerdings in die Länge gestreckt und dabei auch in der Weise für den Schlingakt vorbereitet, als die Gelenke der Rippen und Gliedmaßen ausgerenkt werden.“ (Hesse.)

Betrachtet man einen skelettierten Schlangenschädel (Fig. 360), so fällt einerseits die Länge des Unterkiefers und andererseits der Umstand auf, daß das Unterkiefergelenk ganz weit nach hinten von

dem verhältnismäßig sehr kleinen Schädel, sowie zugleich stark seitwärts von demselben liegt. Es ist dies dadurch bedingt, daß das überaus in die Länge gestreckte Quadratbein, welches auch hier die Verbindung zwischen dem Unterkiefer und Schädel vermittelt, nicht unmittelbar am letzteren entspringt, sondern von einem langen, schief nach hinten und außen gerichteten stielförmigen Fortsatz desselben (Squamosum). Nicht minder wichtig, als die Einlenkung des Unterkiefers, ist sein eigener Bau. Seine beiden, einen mächtigen Bogen bildenden Aeste sind nämlich vorn nicht miteinander verwachsen, sondern derart durch ein elastisches Band verbunden, daß sie weit auseinandergezogen werden können.

Aber auch die Oberkiefer können nicht nur nach oben und unten, sondern auch nach vorn und nach hinten bewegt werden und sind in einer sehr eigentümlichen Weise mit dem Quadratbein jederseits verbunden. Das ganze Prinzip dieser Verbindung erinnert zwar an das



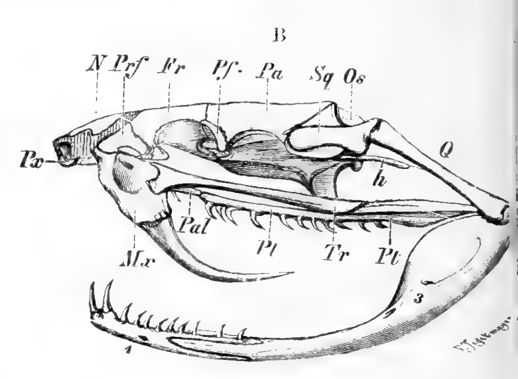


Fig. 360. A Schädel von *Tropidonotus natrix* von der Dorsalseite. *Ag* Angulare, *Art* Articulare, *Dt* Dentale, *Eth* Ethmoid, *F* Frontale, *F*¹ Postorbitale, *M* Maxillare, *N* Nasale, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, *P* Parietale, *Pe* Petrosum, *Pf* Praefrontale, *Pl* Palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *Pt* Pterygoid, *Qu* Quadratum, *SA* Supraangulare, *Squ* Squamosum, *Ts* Os transversum. (Nach Wiedersheim.) B Schädel der Grubenotter. *Px* Praemaxillare, *N* Nasale, *Prf* Praefrontale, *Fr* Frontale, *Pf* Postfrontale, *Pa* Parietale, *Sq* Squamosum, *Os* Occipitale superius, *Q* Quadratum, *h* Hyomandibulare (Columella), *Pt* Pterygoid, *Tr* Transversum, *Pal* Palatinum, *Mx* Maxillare, *1* Dentale, *3* Articulare. (Nach Boas.)

der Vögel, es ist aber hinsichtlich der freien Beweglichkeit der einzelnen Teile noch viel vollkommener. Im wesentlichen handelt es sich um eine Knochenspange, die aus zwei fest vereinigten Knochen (Pterygoid und Transversum) besteht, welche vielfach noch mit Zähnen besetzt sind.

Das Spiel dieses außerordentlich komplizierten Hebelwerkes wird verständlicher, wenn man die bewegenden Muskeln mit in Betracht zieht. Will die Schlange eine umfangreichere Beute verschlingen, so senkt sie zunächst den Unterkieferbogen, indem sie ihn zugleich rückwärts zieht und die hinteren und vorderen Aeste möglichst weit auseinanderspreizt. Das Herabziehen des Unterkiefers geschieht vor allem durch einen starken Muskel (Fig. 361), der, dem Digastricus der Säugetiere ähnlich, weit vor dem Drehpunkt des Unterkiefers an-

greift, aber nicht, wie dieser, am Hinterkopf, sondern, und dies offenbar, um eine möglichst ausgedehnte Stützfläche zu haben, weit hinten am Stamm, und zwar an den Rippen sich inseriert. Wie beistehendes Schema (Fig. 362) lehrt, dient dieser Muskel (*ef*, *e'f'*) dazu, die beiden Kieferäste (*ab* und *a'b'*) vorn auseinanderzuziehen, was, nach der Stärke des Muskels zu urteilen, jedenfalls mit großer Kraft geschieht. Der am Quadratbein angreifende, nicht minder starke Muskel (*bg*, *b'g'*), der am Hals entspringt, hat dann besonders die Bestimmung, den Unterkiefer nach rückwärts zu ziehen, während andere zwischen Schädel, Quadrat- und Unterkieferbein befindliche Muskeln (*i*) ein flügelartiges Ausspreizen desselben bewirken. Der zweite Schlingakt besteht nun darin, daß die zwei kräftigen Hebemuskeln des Unterkiefers in Tätigkeit treten, während gleichzeitig die Oberkiefer samt den Gaumenbeinen derart zurück- und herabgezogen werden, daß ihre Zähne in die Beute einschlagen und letztere zugleich, während der Unterkiefer durch andere Muskeln fixiert ist, etwas nach hinten zerren.

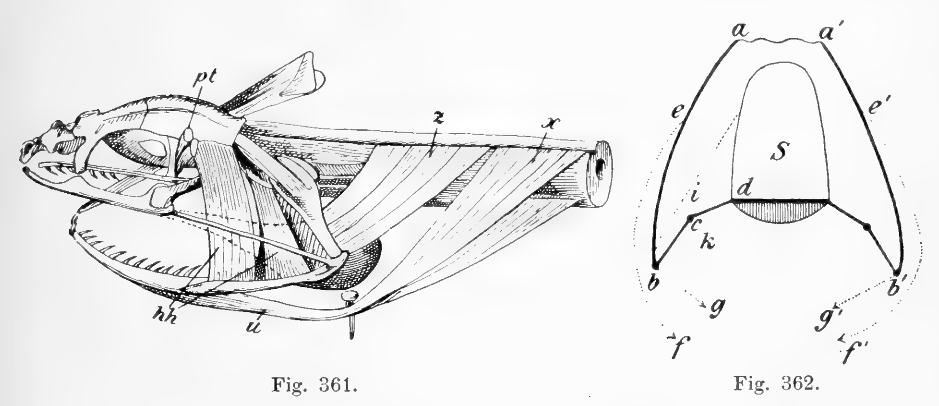


Fig. 361.

Fig. 362.

Fig. 361. Kiefermuskulatur der Natter. *pt* Mm. pterygoidei interni, *hh* vorderer und hinterer Hebemuskel des Unterkiefers, (*ux*) Unterkiefer-Nackenmuskel (Herabzieher), *z* Unterkiefer-Halsmuskel (Herabzieher). Durch Punktlinien ist der M. pteryg. ext. angedeutet. (Nach V. Graber.)

Fig. 362. Schema der Kieferbewegung bei einer Schlange. Der Kopf ist von oben her gesehen. *S* Schädel, *dc* Schuppenbein (O. squamosum), *cb* Quadratum. Die Punktlinien *i* und *k* bezeichnen die Lage der Muskeln, welche das Quadratum heben resp. senken. (*ba*) Unterkieferast. Die Muskeln *ef* und *e'f'* senken den Unterkiefer und ziehen zugleich seine beiden Aeste auseinander. (Nach V. Graber.)

Diese Abwärts- und Nach-hinten-Bewegung der Oberkiefer ist aber das Werk der äußeren Flügelmuskeln, die vom hinteren Ende der Oberkiefer entspringen und sich um das Unterkiefer-Quadratbeingelenk als dicker Wulst herumschlingen. Während der Oberkiefer dann vermittels seiner Zähne an der Beute selbst fixiert ist, ziehen sich die äußeren Flügelmuskeln abermals zusammen und erzielen nun eine Vorwärtsbewegung des Unterkiefers. Schließlich wird durch Kontraktion der inneren Flügelmuskeln der Oberkiefer samt den Gaumen und Flügelbeinen von der Beute abgehoben, worauf dann der ganze Zyklus von Bewegungen wieder von vorn anfängt. (V. Graber.)

Während bei den Schlangen die Beweglichkeit des Oberkiefergaumenapparates sein Maximum erreicht, ist derselbe bei den Krokodilen und Schildkröten ganz unbeweglich, indem das Quadratum mit

dem Schädel in feste Nahtverbindung getreten ist, während andererseits auch die Pterygoïde untereinander sowie mit der Schädelbasis fest verbunden sind. Die Kiefer sind bei den Schildkröten in der Mehrzahl der Fälle ähnlich wie bei den Vögeln mit einer Art von Hornschnabel mit schneidenden Rändern bewaffnet. Vorübergehend findet sich etwas Aehnliches auch bei den Larven von Batrachiern (Fröschen). Es scheint, daß bei gewissen auf Amerika beschränkten Saurierformen (Iguaniden, Agamiden), welche sich vegetabilisch ernähren und deren Zahnbau demgemäß wesentlich verschieden ist, eine Art von Kaubewegung vorkommt, doch vermochte ich Näheres hierüber nicht aufzufinden.

Der Kieferapparat der Amphibien bietet, soweit ich dies zu beurteilen vermag, keinerlei neue Momente und erinnert einerseits (Urodelen) an den der Fische, während bei den Anuren sich (freilich nur in mechanischer Hinsicht) Anklänge an den Schlangenrachen finden, wie denn auch manche Frösche (*Rana mugiens*) vergleichsweise riesige Nahrungstiere (andere Frösche) lebend hinunterwürgen.

D. Hilfsorgane der Nahrungsaufnahme.

1. Zunge.

Es muß nun noch auf einige Hilfseinrichtungen näher eingegangen werden, welche bei der Nahrungsaufnahme der Wirbeltiere in vielen Fällen eine höchst wichtige Rolle spielen. Es handelt sich dabei vor allem um die Zunge, ein Organ, welches in bezug auf Vielgestaltigkeit und Mannigfaltigkeit der Verwendung den Kieferapparat womöglich noch übertrifft und neben seiner mechanischen Bedeutung bekanntlich auch in vielen Fällen als Geschmacksorgan fungiert. In geringer Entwicklung finden wir sie bei Fischen, wo sie dem Mundboden eben nur jenen geringen Grad von Beweglichkeit verleiht, der für die Weiterbeförderung der aufgenommenen Nahrung unbedingt erforderlich ist. „Ein mehr oder weniger vorragendes Polster auf der vordersten Copula, dem Verbindungsstück zwischen den Spangenhälften des zweiten Schlundbogens (Zungenbeinbogens), bildet die erste Spur jenes Organes, das bei den höheren Wirbeltieren als Zunge entwickelt ist. Da sie keine freie Beweglichkeit besitzt, sondern nur im Zusammenhang mit dem ganzen Kiemenskelett verschoben werden kann, geht dieser primitiven Fischzunge eine ausgiebigere Verwendbarkeit ab.“ (Hesse.) Auf diesem niederen Standpunkt finden wir die Zunge auch noch bei den auf Wasseratmung angewiesenen Amphibienlarven, während sie bei den luftatmenden entwickelten Tieren mit einer von der des Visceralskelettes unabhängigen Beweglichkeit sofort eine hohe Bedeutung für die Nahrungsaufnahme gewinnt und in manchen Fällen (Frosch, *Spelerpes*) als richtige „Fangzunge“ entwickelt erscheint. Sie kann dann mittels eines komplizierten Muskelmechanismus aus der Mundhöhle, in der sie nur vorn festgewachsen ist, sonst aber ganz frei liegt, weit hervorgeschossen oder richtiger herausgeklappt werden (Fig. 363).

An der Oberfläche mit einer stets feuchten und klebrigen drüsenreichen Schleimhaut überzogen im übrigen mit einer sehr entwickelten Eigenmuskulatur ausgestattet und dementsprechend äußerst veränderlich in der Form, „gestaltet sich die Froschzunge zu einem wichtigen

Fangapparat einer Insektenklappe, die die Fähigkeit besitzt, sich dem getroffenen Tier allseitig anzuschmiegen, es einzuhüllen und so in das Maul sicher zurückzuziehen" (GAUPP, 248). Der Bewegungsmechanismus ist hauptsächlich durch GAUPP aufgeklärt worden. Als kräftiger Protractor fungiert der M. genioglossus, als Retractor der

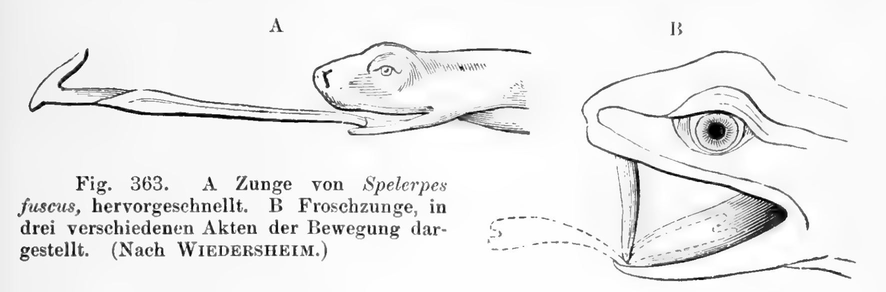


Fig. 363. A Zunge von *Spelerpes fuscus*, hervorgeschnellt. B Froschzunge, in drei verschiedenen Akten der Bewegung dargestellt. (Nach WIEDERSHEIM.)

M. hyoglossus (Fig. 364). „Die Zunge wird durch die Pars basalis des erstgenannten Muskels um die vorn gelegene Ursprungsstelle desselben herum im Kreise nach vorn bewegt und erfährt dabei eine Dehnung und Verlängerung ihrer hinteren weichen Hälfte. Die Kontraktion der dorsalen Genioglossusfasern wird dann geeignet sein, das weiche Organ eng um das getroffene Objekt herumzuschmiegen. Die Größe der Rotationsbewegung, die die Zunge bei dem Hervorschleudern durchmacht, beträgt 180°: die frühere dorsale Fläche blickt am Ende der Bewegung ventralwärts. Die rasche Senkung des Unterkiefers durch die Mm. geniohyoidei und wohl auch eine Hebung und Vorwärtsbewegung des Zungenbeinknorpels wird das Herausklappen der Zunge begünstigen können, aber die wichtigste Bedeutung besitzt doch die Pars basalis des M. genioglossus." (GAUPP.)

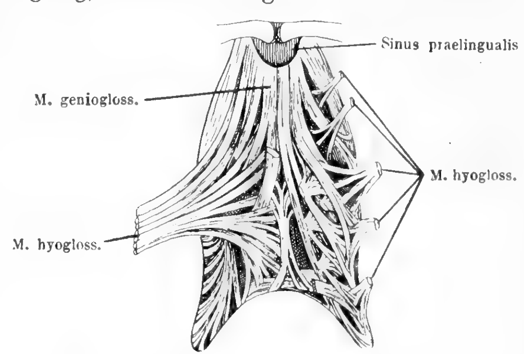


Fig. 364. *Rana esculenta.* Muskeln der Zunge von der Ventralseite, rechts hauptsächlich M. hyoglossus, links hauptsächlich M. genioglossus. (Nach GAUPP.)

Bei *Spelerpes*, wie in allen anderen Fällen, wo behufs Nahrungsaufnahme ein rasches Vorstrecken (Ausschleudern) der Zunge geschieht, erfolgt dies durch Muskeln, welche sich vom Unterkiefer nach den oft sehr langen Hörnern des Zungenbeines erstrecken und so die Zunge um so weiter nach vorn ziehen, je länger diese letzteren sind. Speziell bei *Spelerpes* umgreifen dieselben seitlich die Halsgegend und erstrecken sich weit unter die Haut des Rückens; dem stielförmigen Zungenkörper, der in eine Scheide zurückziehbar ist, sitzt die ovale eigentliche Zunge wie ein Pilzhut auf (Fig. 363 A). Neuerdings hat SZAMOYLENKA (619) die Muskelinnervation und den Mechanismus der Schleuderzunge bei *Spelerpes* wieder untersucht und gelangt zu der Annahme einer aktiven Extensionsfähigkeit der Muskeln, was

freilich als höchst fragwürdig gelten muß. Bei den Schlangen liegen die langen Zungenbeinhörner zu beiden Seiten des Halses (Fig. 365).

Das Erstaunlichste in dieser Richtung wird wohl von den Chamäleonen geleistet, deren Zunge „gleich einem Pfeil nach Insekten auf eine mitunter die Körperlänge des Tieres übertreffenden Entfernung geschleudert und dann ebenso schnell mit dem an der klebrigen Zungenspitze haftenden Insekt in das Maul zurückgezogen wird. Die Zunge bildet hier das eigentliche Organ zur Herbeischaffung der Nahrung, während der übrige Körper der überaus trägen Tiere in Ruhe bleibt.“ (Kathariner, 347.) Im Laufe der Zeit sind die verschiedensten Theorien über diesen eigenartigen Mechanismus entwickelt worden, doch hat erst Kathariner denselben wirklich aufgeklärt, nachdem schon Brücke wichtige Befunde mitgeteilt hatte (90).

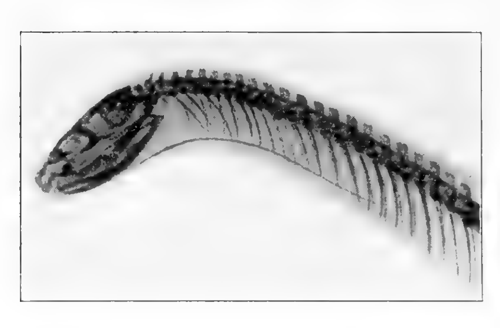
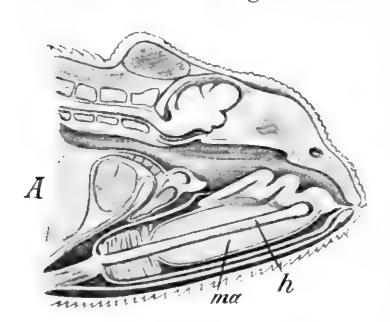


Fig. 365. Röntgenbild des Vorderendes einer Ringelnatter. Unter den Rippenenden sind die Zungenbeinhörner sichtbar. (Nach Hesse.)

Die beistehenden nach Gefrierschnitten angefertigten Uebersichtsbilder (Fig. 366) lassen erkennen, daß das Zungenbein nach vorn in einen geraden, etwa 3 cm langen, knorpeligen Stift ausläuft (*h*). Auf diesem ist die Zunge in Form eines Schlauches aufgesteckt, an dem man einen vorderen dicken, muskulösen und einen hinteren dünnwandigen, in viele Falten gelegten häutigen Teil unterscheidet, welch letzterer in die Auskleidung der Mundhöhle sich fortsetzt (*ma* und *hg*). Ersterer sei der Kürze halber Zungenkeule, letzterer Zungenschlauch genannt. Die Zungenkeule trägt vorn einen dorsalen Wulst (*p*) (Pulvinar der früheren Autoren) und an ihrer Spitze eine dicke, mit zahlreichen, ein klebriges Sekret absondernden Drüsen durch-



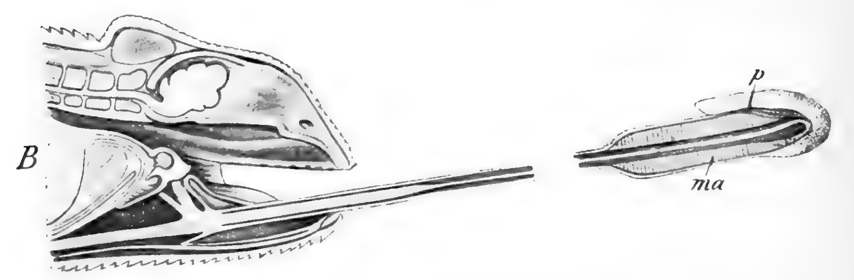


Fig. 366. Sagittale Schnitte durch den Kopf von *Chamaeleo*. A Mit der Zunge in Ruhelage. B Mit vorgestreckter Zunge. *p* Pulvinar, *h* knorpeliger Stift des Zungenbeines, *ma* M. accelerator linguae. (Nach Kathariner.)

setzte Schleimhaut („Leimmembran“ RUSCONIS). Bei der Ruhelage der Zunge sieht man nach Oeffnung des Maules von ihr nur das Pulvinar sowie die Leimmembran. Die ganze übrige Zunge liegt in einer vom Kinnwinkel nach hinten und unten gehenden Einstülpung des Mundhöhlenbodens, der Zungentasche. An der ausgeschleuderten Zunge bemerkt man, daß das Zungenbein weit nach vorn gezogen ist, so daß die Spitze des Stiftes zum geöffneten Maul über dem Kieferrand heraussteht. Der Zungenschlauch ist durch Ausgleichung seiner Falten gestreckt und dadurch hauptsächlich die Verlängerung der Zunge erreicht, welche das Fünffache ihrer Länge in der Ruhelage betragen kann. Der innere Hohlraum wird von einem bindegewebigen Strang durchzogen, der sich von der Spitze des Zungenbeinstiftes bis in das vordere Ende der Zungenkeule erstreckt.

Hat nun das Chamäleon irgendein ihm schußgerecht sitzendes Insekt erspäht, öffnet es zunächst langsam die Kiefer und schiebt die Zungenspitze über den Rand des Unterkiefers hervor; unter Zusammenziehung des Kopfes wird gleichzeitig die vorher schräg von vorn-oben nach hinten-unten gelagerte Zunge in eine mehr horizontale Lage gebracht. Die mit Querfalten versehene nischenförmig eingestülpte Leimmembran wird während des Herausschiebens teilweise über die vordere Spitze der Zunge nach unten gezogen; dabei gleichen sich die Querfalten aus, und das vordere, vorher mehr spitze Ende der Zunge wird rundlich. Nun fährt plötzlich mit großer Geschwindigkeit die Zungenkeule in gerader Linie auf ihr Ziel los, den vorher

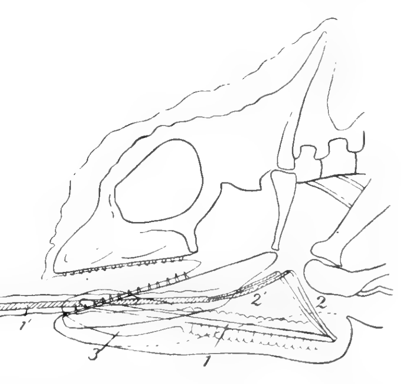


Fig. 367. Schema des Vorschnellens der Zunge beim *Chamaeleo*. Das Zungenbein mit seinem Körper und den Hörnern *2* geht in die schraffierte Lage *1' 2'* über; dabei wird der Kolben *3* nach *3'* vorgeschleudert und reißt die in der Ruhelage gefältelte Scheide mit, die im Innern den Hohlraum *4* zeigt. (Nach HESSE.)

gefalteten Zungenschlauch nach sich ziehend und entfaltend. Bei einem Chamäleon, das von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze 23,5 cm maß, erreichte dabei die gesamte Zunge eine Länge bis zu 20 cm, während sie in der Ruhelage nur eine Ausdehnung von 4 cm hatte. Beim Hervorschießen der Zunge beobachtet man gleichzeitig durch die Haut des Halses hindurch, daß der ganze Zungenbeinapparat dabei energisch mit nach vorn gerissen wird, so daß der lange Zungenbeinstiel weit aus dem Maule herausragt. Auch das Zurückziehen geschieht mit großer Schnelligkeit und wird dabei die an der Leimmembran klebende Beute mit in das Maul aufgenommen. (KATHARINER.)

Es kann hier auf den überaus komplizierten Muskelapparat, der die geschilderten Bewegungen und Formänderungen der Chamäleonzunge bedingt, nicht näher eingegangen werden und ich muß mich

unter Hinweis auf die Originalarbeit von Kathariner begnügen, nur das Allernotwendigste an der Hand des beistehenden Schemas wiederzugeben (Fig. 367). Man sieht sofort, daß das kolbige Endstück der Zunge bei der Bewegung des Herausschleuderns einen viel größeren Weg macht als die Spitze des Zungenbeinkörpers dem er im Ruhezustand wie ein Fingerhut der Fingerspitze aufsitzt. Die dicke Wand der Zungenkeule wird von Muskelfasern in sehr eigentümlicher Anordnung gebildet. Auf einem Querschnitt sieht man alle Fasern von der äußeren Peripherie nicht radial, sondern, wie zuerst Brücke gezeigt hat, schief und in einem nach außen schwach konvexen Bogen gegen die Begrenzungsfläche des inneren Hohlraumes verlaufen. Dabei wechselt die Richtung in aufeinanderfolgenden Querschnitten, so daß die Muskelfasern sich in den einzelnen Schichten kreuzen. Brücke glaubt nun, daß, wenn alle Fasern kontrahiert sind, „die Gleichgewichtsfigur der Muskelmasse von der Art ist, daß der Achsenkanal zu eng ist, um wie im erschlafften Zustande das Zungenbein aufnehmen zu können, so daß die Zunge während der Kontraktion von diesem heruntergleiten müsse". Der Erfolg elektrischer Reizung schien ihm durchaus zugunsten dieser Ansicht zu sprechen und er nannte den betreffenden Hohlmuskel Accelerator linguae. Es würde demnach seiner Meinung zufolge „einmal das Zungenbein durch die Mm. geniohyoideus und mylohyoideus nach vorn gezogen und zweitens gleitet in demselben Moment die Zunge auf dem konisch zulaufenden Zungenbeine von hinten nach vorn, indem der Druck ihrer Muskeln auf eine schiefe Ebene wirkt; die Geschwindigkeiten beider Bewegungen addieren sich und daher rührt es, daß die geschnellte Zunge trotz ihres geringen Gewichtes z. B. eine Fensterscheibe, von der sie eine Fliege hascht, mit einem so lauten Schlage erschüttern kann, daß man über denselben erschrickt, indem man ihn den Kräften eines so kleinen und schwächlichen Tieres nicht zugetraut hätte." (Brücke.)

Nach Kathariner hat die Brückesche Auffassung nur für die das vordere Ende des Zungenbeinstiftes umgebenden, zirkulär verlaufenden Muskelfasern der Zungenkeule Geltung, deren Kontraktion in der Tat ein Abgleiten bewirken muß, während die weiter nach hinten liegenden Anteile des „Accelerator linguae" bei ihrer Verkürzung im Gegenteil das Lumen des Hohlmuskels erweitern und zugleich eine Streckung der Zungenkeule bewirken. „Durch dieses (bei elektrischer Reizung leicht nachweisbare) Strecken, welches mit einer großen Energie geschieht, erfährt der die Zungenkeule der Hauptmasse nach bildende M. accelerator an dem nach hinten von ihm in dichten Falten liegenden und nicht weiter zurückdrängbaren Zungenschlauche einen kräftigen Rückstoß im Sinne einer Bewegung nach vorn; die Zungenkeule wird demnach von dem feststehenden Zungenbeinstift nach vorn herunterfliegen. Zu gleicher Zeit aber wirken die in der Gegend des größten Umfanges des Zungenbeinknopfes verlaufenden Ringfasern komprimierend auf denselben und gleiten von ihm als von einer schiefen Ebene nach vorn herab; sie verstärken somit die nach vorn gerichtete Bewegung." (Kathariner.)

Wenn so unter allen Umständen die Eigenmuskulatur der Zunge die bei weitem wichtigste Rolle bei dem Vorstoßen derselben spielt, so kommt doch auch, wie schon erwähnt, der Zungenbeinapparat mit in Betracht, dessen Vorzucken im gegebenen Falle dadurch zustande

kommt, „daß sich die kurzen Zungenbeinhörner, die in der Ruhelage mit dem Zungenbeinkörper einen spitzen Winkel bilden, um ihr freies Ende drehen, wobei der Körper vorgestoßen und der ganze Apparat gestreckt wird (Fig. 367); dadurch wird der Kolben weggeschleudert, soweit das die Länge der Scheide (des Zungenschlauches), die er mitreißt, gestattet". Ein Wort muß noch über die die Zungenkeule überziehende Schleimhaut gesagt werden, die vorn tief eingestülpt ist. Gerade in dieser Nische liegen aber im wesentlichen die Schleimdrüsen, deren Sekret sich durch eine außergewöhnliche Klebrigkeit auszeichnet. Die Adhäsion der Zungenspitze an einem gut befestigten Insekt ist nach KATHARINER infolge davon so groß, daß selbst die energische rückziehende Kraft sie nicht zu überwinden vermag. Es erscheint daher im hohen Grade zweckmäßig, daß jene Schleimhautfalte erst nach dem Hervorstrecken der Zunge bloßgelegt wird und nun mit reichlichem Sekret bedeckt voll zur Geltung kommt. Ist sie ins Maul mit der anklebenden Beute zurückgezogen, so wird diese bei der nunmehr erfolgenden gänzlichen Einstülpung heruntergeschoben und von den Kiefern erfaßt.

Einer sehr großen Beweglichkeit erfreut sich auch die Zunge bei den sogenannten Spaltzünglern (Fissilinguia) unter den Reptilien (Eidechsen, Schlangen). Beim Herausstrecken („Züngeln" der gespaltenen und bei den Schlangen in einer besonderen Scheide steckenden Zunge kommen ganz vorzugsweise die an den sehr langen Zungenbeinhörnern (vgl. Fig. 365) sich ansetzenden Muskeln in Betracht. Da die Schlangenzunge bei der Nahrungsaufnahme vollständig in ihre Scheide zurückgezogen wird, so kommt sie mit der Oberfläche des erbeuteten Tieres gar nicht in Berührung und hat daher auch als Geschmacksorgan keine Bedeutung. Sie fungiert wohl mehr als Schreckmittel und vielleicht auch als Tastorgan. Eine sehr geringe Beweglichkeit besitzt die kurze und dicke Zunge der Schildkröten und Krokodile, die übrigens immer sehr drüsenreich ist, auch dürfte ihre Bedeutung als Geschmacksorgan nicht zu unterschätzen sein.

Die **Zunge der Vögel** entbehrt im allgemeinen eigener Muskeln und ihre in manchen Fallen (Spechte) sehr große Beweglichkeit wird dann ausschließlich durch den Zungenbeinapparat vermittelt. In der Regel besitzt sie einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Ueberzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten sein oder eine pinselartige Form gewinnen (Kolibris). Eine stärker entwickelte Binnenmuskulatur findet sich bei den Papageien, bei denen sie auch an den Bewegungen mitbeteiligt ist. Im allgemeinen entspricht die Vogelzunge nach Form und Länge dem Unterschnabel, von dem sie durchschnittlich einen verkleinerten Abguß darstellt.

In Anpassung an die jeweilige Ernährungsweise finden sich nun im einzelnen sehr große Verschiedenheiten, und es mag verstattet sein, dies an einigen besonders merkwürdigen Beispielen zu erläutern.

Bei den Loris, deren Zunge, wie bei allen Papageien, weich, dick, fleischig und sehr beweglich ist, stehen auf der von einer tiefen medianen Längsfurche durchzogenen Oberfläche im vorderen Viertel einige Hundert 1,5—2 mm langer, steifer Borsten, aus verhorntem Epithel bestehend, die eine Art von Bürste darstellen, deren sich die Vögel wahrscheinlich bedienen, um den Pollen von den Staubfäden der Blüten der *Eucalyptus*-Bäume abzubürsten. Beim Arara-

Kakadu (*Microglossus aterrimus*) ist die Zunge sehr verkürzt und von ausgeprägter Löffelform. Der Vogel kann die Ränder derselben einander bedeutend nähern, so daß fast ein Rohr zustande kommt. Bei den Entenvögeln, von deren „Seihschnabel" schon die Rede war, ist die Zunge an beiden Seiten mit einer Reihe dichtstehender teils blattartiger, teils borstenförmiger Papillen besetzt, die im Verein mit den borstenartigen Randblättchen des Schnabels dem Abseihen der Nahrung dienen. (Marshall.)

Bei vielen Körnerfressern (Passerinae) ist die Zunge am hinteren Rande mit spitzen Zähnchen bewaffnet, von denen die Eckzähne am stärksten entwickelt sind. Ihre Bedeutung liegt in diesem Falle vor allem darin, die aufgenommene Nahrung in die richtige Lage zu den Schnabelrändern zu bringen und man kann leicht sehen, wie beim Enthülsen von Samenkörnern die Zunge diese oft kleinen Objekte den scharfen Kanten der Schnabelspitze darbietet.

Ein spezifisches Organ der Nahrungsaufnahme wird die Zunge bei den Spechten und Kolibris. In beiden Fällen legen sich die Zungenbeinhörner unter der Haut um den Schädel herum und reichen auf dessen Rückenseite bis zwischen die Augen und noch weiter (vgl. Fig. 376). „Je länger diese Hörner sind, um so weiter läßt sich (wie bei manchen

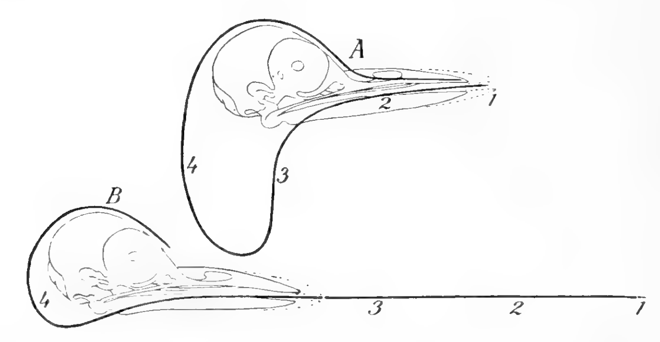
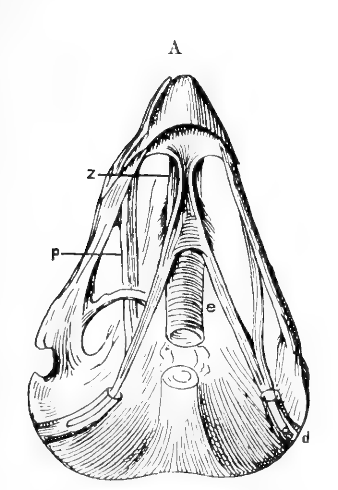


Fig. 368. Schema der Bewegung des Zungenskelettes beim Vorstrecken der Zunge des Grünspechtes. A Ruhelage, B Vorstrecken der Zunge. *1* Os entoglossum, *2* Zungenbeinkörper, *3* und *4* unteres und oberes Glied der Zungenbeinhörner. (Nach Leiber.)

Reptilien) die Zunge herausstrecken. Unter den Spechten haben die ameisenfressenden Arten (Wendehals, Grün- und Grauspecht) die längsten Zungen, die vorwiegend meißelnden Buntspechte dagegen die kürzesten; der Schwarzspecht hält die Mitte. Beim großen Buntspecht ist der Zungenbeinapparat $2^1/_2$mal so lang wie der Oberschnabel, beim Schwarzspecht 3mal, beim Grünspecht 4mal, beim Wendehals sogar 5mal. Beim Buntspecht reichen die Zungenbeinhörner bis zwischen die Augen, beim Grünspecht und Wendehals legen sich ihre Enden zusammen und dringen gemeinsam durch ein Nasenloch in den Hohlraum des Oberschnabelknochens (Zwischenkiefers) ein, in dem sie fast bis zur Spitze reichen; trotzdem sind sie beim Grünspecht immer noch zu lang, um dem Schädel dicht anzuliegen, sie bilden vielmehr zu beiden Seiten des Halses eine nach unten gerichtete Schlinge. Die Verschiebung des Zungenskelettes beim Vorstrecken der Zunge zeigt das beistehende Schema (Fig. 368).

Die Zunge selbst ist bei den Spechten durch einen langen, dünnen Zungenbeinkörper (*2*) gestützt, dem nach vorn ein kleines Knöchelchen ansitzt, das Os entoglossum (*1*). Sie bildet ein festes Stilett, mit dem die Tiere weichhäutige, holzbohrende Insektenlarven oder Puppen aufspießen können. Ihr Hornüberzug trägt dazu an der Spitze kleine Widerhäkchen, die beim Wendehals fehlen." (HESSE.)

Der Mechanismus der Bewegung ist im Prinzip der gleiche, wie bei anderen Vögeln, und läßt sich an dem beistehenden Schema nach GRABER leicht übersehen (Fig. 369 B). Dasselbe stellt einen Vogelkopf von der Unterseite her dar, (*abc*) deutet den Unterkiefer an,



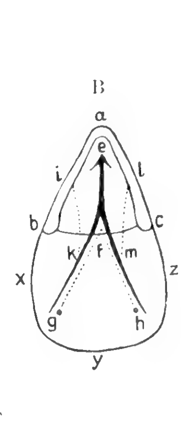


Fig. 369.



Fig. 369. A Zungenbeinmuskeln einer Eule. *Z* Zunge, *ed* von Muskeln umkleidete Zunkenbeinhörner, *d* sehnige Scheiden, in welchen diese am Hinterkopf auf- und abgleiten, *p* Protraktoren der Zunge. B Schema zur Erläuterung der Zungenbewegung (vgl. Text). (Nach V. GRABER.)

Fig. 370. Horizontalschnitt der Zunge von *Picus major*. Das mittlere Stück des Schnittes ist in der Zeichnung ausgefallen. *1* Basibranchiale, *2* dessen vorderer Abschnitt, welcher, breiter werdend, mit *3*, dem Basihyale, in gelenkige Verbindung tritt, *4* und *5* die Längsmuskeln der Zunge, *6* Nervenstämme, *7* Teilung der Nerven im vorderen Zungenabschnitt, *8* und *9* VATERsche Körperchen, *10* und *11* die dichtgedrängte Gruppe der terminalen Endapparate. (Nach LUDWIG FERDINAND Prinz von Bayern.)

Fig. 370.

(*xyz*) den Schädel und (*ef*) die Zunge resp. das Zungenbein, (*fg*) und (*fh*) sind die Hörner desselben. Die punktierten Linien (*fg*) und (*fh*) entsprechen Rückziehmuskeln (Retraktoren), welche ihre Insertionspunkte (*g h*) am Schädel haben und im übrigen die Zungenbeinhörner einhüllen (Fig. 369 A). Da die Fasern dieser Muskeln den Zungenbeinhörnern parallel verlaufen, so ist ihre Wirkung leicht verständlich. Das Zurückziehen der Zunge wird bei den Spechten außerdem noch durch einen anderen paarigen Muskel unterstützt (Tracheohyoideus), der beim Grünspecht unterhalb des oberen Kehlkopfes

von der Seite der Luftröhre entspringt, dieselbe viermal spiralig umschlingt und dann nach vorn verläuft, um sich mit seinem Pendant zu kreuzen und an der Basis des gleichseitigen Hornes zu inserieren. Als Vorwärtszieher (Protraktoren) fungieren zwei Muskeln (Geniohyoidei) (*lm* und *ik*, Fig. 369 A *p*), welche jederseits an der Innenseite des Unterkiefers, ziemlich in der Mitte entspringen und rückwärts in großer Ausdehnung am hinteren Teil des Zungenbeinhornes inserieren, um den sich ein Teil der Fasern herumschlägt (Marshall). Bei der Art und Weise, wie Spechte sich ihrer Zunge zum Aufsuchen und Fassen der oft sehr verborgenen Nahrungstiere bedienen, erfordert dies, daß dieselbe auch mit einem entsprechend entwickelten Tastvermögen ausgestattet ist, wie es in der Tat der Fall ist. Wie der Entenschnabel ist auch die Spechtzunge überreichlich mit Tastorganen (Vaterсche Körperchen) ausgerüstet (Fig. 370).

In bezug auf die Zungenbeinmechanik stimmten die Kolibris mit den Spechten ganz überein, wesentliche Unterschiede machen sich aber bezüglich des Baues der Zunge selbst bemerkbar. Diese ist tief gespalten, und jede Hälfte stellt ein Halbrohr dar, die sich beide zur Bildung eines Rohres aneinanderlegen, welches die Aufnahme von Nektar der Blüten durch Saugen ermöglicht (Marshall.)

Zunge der Säugetiere. Trotz der vielseitigen Verwendbarkeit, deren die Zunge als wichtiges Organ der Nahrungsaufnahme bei den niederen Wirbeltieren fähig ist, spielt sie doch bei den Säugetieren eine noch ungleich bedeutungsvollere Rolle. Eine hoch entwickelte Binnenmuskulatur in Verbindung mit der sich erhaltenden in die Zunge einstrahlenden Außenmuskulatur verschafft der Säugetierzunge eine funktionelle Vielseitigkeit, welche bei keinem niederen Wirbeltier in gleichem Maße erreicht wird und welche die Zunge zu einem der wichtigsten Organe des Säugetierkörpers werden läßt. „Die Hauptbedeutung der fleischigen Zunge bei den Säugern steht in Zusammenhang mit der Kautätigkeit; sie dient zusammen mit den muskulösen Wangen dazu, die Nahrung beim Kauen zwischen die Backenzähne zu bringen, und muß deshalb die volle Breite und Länge des Mundhöhlenbodens besitzen. Von dieser gewöhnlichen Form kann sie nur bei Tieren abweichen, die nicht kauen, also bei den Ameisenfressern und den Waltieren; bei jenen ist sie lang, wurmförmig, bei diesen aber bleibt sie vorn und hinten kürzer als der Mundhöhlenboden und ist in ihrer Bewegungsfähigkeit beschränkt. Ja, in vielen Fällen ist die Zunge der Säuger an der Verarbeitung der Nahrung noch unmittelbar beteiligt, indem sie weichere Nahrungsbrocken durch Anpressen an den harten Gaumen zerdrückt und der Durchspeichelung zugängig macht.“ (Hesse.) Die große Bedeutung der Säugerzunge für die Nahrungsaufnahme prägt sich vielleicht am besten in der Rolle aus, die sie beim „Trinken“ und Schlucken spielt. „Bei den Vögeln z. B., wo die Wände der Mundhöhle außer dem Boden und der daran befindlichen Zunge starr, auch die hinteren Nasenöffnungen nicht so gegen den Speisekanal geschützt sind, geht das Saufen nicht anders, als daß die Tiere etwas Wasser ins Maul nehmen, dieses schließen und dann den Hals in die Höhe recken, während die Säugetiere, ohne die Haltung des Halses zu ändern, fortwährend schlürfen oder lecken und schlucken können.“ (Leuckart.) Nicht nur beim Lecken (Schöpfen), sondern auch beim Saugen flüssiger oder breiiger Nahrungsstoffe spielt die Zunge die wichtigste Rolle. Während die Katzen Flüssigkeiten

in der Weise aufnehmen, daß sie „die mit der Spitze etwas rückwärts gebogene Zunge eintauchen und das benetzte platte Organ dann rasch wieder in den Mund zurückziehen“, stecken Hunde „die Zungenspitze platt in die Flüssigkeit hinein und schleudern dieselbe mit der löffelförmig gebogenen Zunge in den Mund“. (SCHEUNERT.) Eine Saugwirkung kommt in der Weise zustande, daß unter Senkung des Unterkiefers die Zunge nach unten und hinten gezogen wird, so daß sie wie der zurückgezogene Stempel einer Spritze wirkt. Es entsteht so ein Saugraum mit einem ganz beträchtlichen negativen Druck (100—200 mm Hg), der bei wiederholtem Saugen um das Mehrfache steigen kann. Es bestehen übrigens in Hinsicht des Saugemechanismus Differenzen, indem in manchen Fällen der luftverdünnte Raum mehr durch die Unterkiefersenkung, in anderen mehr durch Verlagerung der Zunge hergestellt wird (Unterkiefersaugen und Zungensaugen). (SCHEUNERT.) Bei Pferden und Wiederkäuern ist das Trinken im wesentlichen ein Saugen. „Indem sie die Lippen auf die Flüssigkeit setzen, öffnen sie bei gleichzeitigem Abziehen des Unter- vom Oberkiefer den mittleren Teil der Lippenspalte, während dieselbe im übrigen seitlich fest geschlossen bleibt und durch Vorziehen der Lippenwinkel sogar verkürzt wird. Indem nun die Zunge zurück- und herabgezogen wird, strömt die Flüssigkeit in den luftverdünnten Raum; sobald dieser gefüllt ist, legt sich unter gleichzeitigem Anziehen des Unter- an den Oberkiefer die Zunge von der Spitze beginnend dem harten Gaumen an und treibt die Flüssigkeit nach dem Schlundkopf.“ (SCHEUNERT.)

Wieder etwas anders erfolgt die Flüssigkeitsaufnahme beim Schwein. „Da dieses seine Lippenspalte, sobald sie zum Zwecke des Saufens zu öffnen ist, seitlich nicht wie Einhufer und Wiederkäuer fest zu schließen vermag, so muß es beim Saugen die kehlseitige (untere) Partie des Kopfes bis zur Lippenspalte in die Flüssigkeit einsenken. Erfolgt dies nicht tief genug, dann tritt ein geräuschvolles Schlürfen ein, bei welchem Luft und Flüssigkeit in der Weise eingesaugt werden, daß das Saugen durch die Respirationsorgane bewirkt wird (inspiratorisches Saugen). Im Notfalle senken die Schweine die Schnauze momentweise in die Flüssigkeit ein und nehmen immer nur einen Schluck auf.“ (SCHEUNERT.)

Die Fähigkeit zu „Lecken“, welche für die Säugetierzunge so sehr charakteristisch ist, spielt übrigens nicht nur bei Aufnahme von Flüssigkeiten eine große Rolle, sondern nicht minder, wenigstens in manchen Fällen, auch beim Fressen fester Nahrungsstoffe, und es steht hiermit dann immer eine besondere Beschaffenheit der Zungenoberfläche in Zusammenhang. Es finden sich nämlich, abgesehen von den in sehr verschiedener Verteilung und Ausdehnung vorkommenden „Geschmackspapillen“, auch vielverbreitet und in manchen Fällen in ungewöhnlichem Maße entwickelt „mechanische Papillen“, deren Form sehr verschieden ist, deren Gemeinsames aber in ihrer mechanischen Funktion liegt, die sich wohl am besten mit der einer Raspel oder Feile vergleichen läßt. Man findet über die Anordnung und Struktur dieser Bildungen eine Unmenge sehr detaillierter Angaben in der Monographie von OPPEL (485, III), leider aber wieder ohne die geringste Berücksichtigung der funktionellen Bedeutung. Am deutlichsten tritt diese letztere bei den Raubtieren hervor, und jeder, der sich einmal von einer Katze „lecken“ ließ,

kann nicht darüber im Zweifel sein, daß die hier mächtig entwickelten, sämtlich nach rückwärts gekrümmten, zahnartigen Hornpapillen beim Abscheuern der letzten Fleischreste an einem Knochen eine wichtige Rolle spielen. Wie die beistehende Figur (Fig. 371) erkennen läßt, ist der verhornte Epithelmantel jeder solchen Papille an der Basis besonders stark entwickelt, d. h. in der Richtung der Beanspruchung auf Biegungsfestigkeit verdickt. Da aber außerdem auch von oben her ein Druck einwirkt, so erscheint als Widerlager auf der konvexen Seite ein dickes Epithelpolster angebracht, auf das sich der Druck verteilt. (Hesse.) Auch bei den Wiederkäuern sind die Hornpapillen mächtig entwickelt und erreichen z. B. auf der Zunge des Rindes eine Länge bis zu 4 mm. Hesse glaubt, daß sie für die Gewohnheit des Salzleckens von Wichtigkeit sind, indessen scheint mir ihre Hauptbedeutung hier wie in anderen Fällen darin zu liegen, daß sie die Zungenoberfläche rauh und damit geeignet machen, die

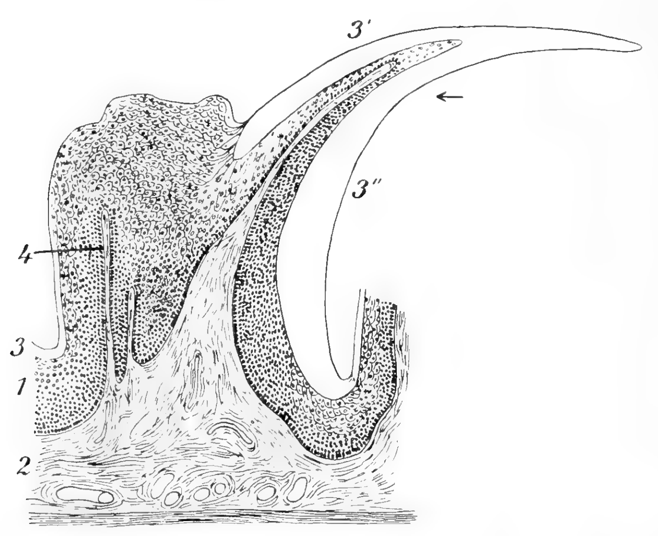


Fig. 371. Fadenpapille von der Zunge der Hauskatze. *1* Oberhaut, *2* Lederhaut (Cutis), *3* verhornte Schicht der Oberhaut, *4* Papillen der Lederhaut; der Pfeil zeigt die Richtung der Beanspruchung, die Hornkappe der Papille ist also in *3''* auf Biegungsfestigkeit beansprucht und deshalb verdickt, in *3'* dagegen auf Druck und erhält deshalb ein Widerlager in dem Zellpolster links, auf das sich der Druck verteilt. (Nach Hesse.)

Nahrung besser zu fassen und festzuhalten. Dies wird aber gerade bei den Pflanzenfressern von Wichtigkeit sein, die sich ihrer Zunge vielfach zum Ergreifen der Nahrung bedienen. So besitzt gerade das Rind zur Nahrungsaufnahme „wesentlich die lange, sehr bewegliche Zunge und nur wenig die dicken, kurzen und wenig beweglichen Lippen. Es öffnet das Maul, steckt die Zunge weit vor, erfaßt mit dieser die Pflanzenteile und führt sie in die Mundhöhle. Das Erfassen geschieht in der Weise, daß die Zunge sich um das Gras herumschlägt, daß der rauhe, mit Hornüberzug und scharfen, rachenwärts gerichteten Warzen (Papillen) versehene Zungenrücken die Pflanzenteile umschlingt. Durch festes Andrücken der Schneidezähne gegen die Dentalplatte des Zwischenkiefers wird das Gras abgekniffen

und zum Teil durch ruckweises Vorschieben und Erheben des Kopfes abgerissen. Bei kurzem Gras benützen die Rinder auch die Lippen und die Schneidezähne. Vorgelegtes Heu und breiige Substanzen werden nur mit der Zunge aufgenommen. Auch Schafe und Ziegen gebrauchen vorwiegend die Zunge. Dagegen ergreifen die Pferde das Gras mit den Lippen und den Schneidezähnen, wobei es durch die letzteren teilweise abgekniffen wird. Indem die Pferde den Kopf mit einem leichten Ruck zurück, aufwärts und seitlich bewegen, reißen sie das nicht abgekniffene Gras ab, welches dann von der Zunge erfaßt und zwischen die Backenzahnreihen befördert wird." (SCHEUNERT.) Von besonderer Bedeutung scheint die auffallend lange Greifzunge der Giraffen bei der Nahrungsaufnahme (Abreißen von Zweigen) zu sein.

Demungeachtet gibt es zahlreiche Fälle, wo wir die ganz eigenartige Entwicklung der Hornpapillen der Zunge zurzeit noch nicht sicher zu deuten imstande sind. Dies gilt vor allem von den großen Hornzähnen auf der Zungenoberfläche von *Echidna*, welchen ähnlich geformte Erhabenheiten des Gaumens entsprechen. Es scheint sich hier fast um eine Art von Zungenkauen zu handeln. Ferner kommen die Hornplatten am vorderen Teil der Zunge von *Ornithorhynchus* in Betracht. Ich erwähne schließlich noch die eigentümlichen „Knochenschuppen", welche sich auf der Zungenspitze von *Hystrix* und *Atherura africana* finden, deren freie Enden nach rückwärts gerichtet und gezackt sind (Fig. 372).



Fig. 372. Zunge eines erwachsenen Stachelschweines, *Hystrix cristata*, in natürlicher Größe, von oben gesehen. Zwei Papillae vallatae, auf jeder Seite eine; davor bei *g* sind die Papillae fungiformes zahlreich, *e* feine Hornspitzen, *h* Knochenschuppen vorn auf der Zunge. (Nach CARUS und OTTO.)

Auf den Bewegungsmechanismus der Zunge, der im wesentlichen in der ganzen Säugetierreihe derselbe ist, glaube ich hier nicht näher eingehen zu müssen, da er vom Menschen her als bekannt vorausgesetzt werden darf. Dagegen sind noch einige ganz spezialisierte Zungenformen zu erwähnen, die mit einer besonderen Ernährungsweise in Zusammenhang stehen. Hierher gehören vor allem die langgestreckten, der Ameisennahrung angepaßten Zungen von *Myrmecophaga* und *Manis*. Bei *Myrmecophaga tetradactyla* kann die Zunge angeblich gegen $1/2$ m weit aus der engen Mundöffnung vorgestreckt werden (BRAUN, 86), um dann mit Ameisen, die an der klebrigen Oberfläche haften, reich beladen wieder zurückgezogen zu werden. In der Achse dieser Zunge liegt ein spindelförmiger Faserknorpel, welcher in einer Scheide aus queren Muskelringen eingeschlossen ist. Die Fähigkeit dieser Tiere, ihre wurmförmigen Zungen so weit hervorstrecken und zurückziehen zu können, beruht auf einem ähnlichen

Mechanismus, wie wir ihn bei Vögeln und gewissen Reptilien kennen gelernt haben. Das Zungenbein und der Kehlkopf liegen sehr tief am Halse, und die starken und langen M. geniohyoidei und genioglossi können daher die Zunge weit vorschieben, während der mit dem Hyoglossus verbundene sehr dicke, runde und von einer starken Aponeurose umgebene Sternohyoideus tief am Brustbein angeheftet ist und somit ebenso bestimmt als kräftig die Zunge rückwärtsziehen kann.

„Beim Gürteltier (*Dasypus*) finden sich an der Spitze der unteren Zungenfläche zwei Klammern, die mit ihrer Konkavität gegeneinander gekehrt sind und mit ihrer Spitze kaum etwas die Zunge überragen. Sie gleichen einer Zangenschere oder Kneipzange. Vom hinteren Ende der beiden Haken geht ein sehniger Streifen aus, welcher mit dem der anderen Seite, in der Mitte unten an der Zunge, nach hinten verläuft und sich hier in der Muskulatur verliert. Dadurch können die beiden Zangen bewegt und zum Ergreifen und Festhalten, vielleicht auch zum Töten kleiner Tiere geöffnet und geschlossen werden.“ (F. J. C. Mayer, 433.)

Wie die vorstehende kurze Uebersicht lehrt, hat die Zunge der Säugetiere als Hilfsapparat der Ernährung eine sehr viel mannigfaltigere Verwendbarkeit, als in irgendeiner anderen Wirbeltierklasse.

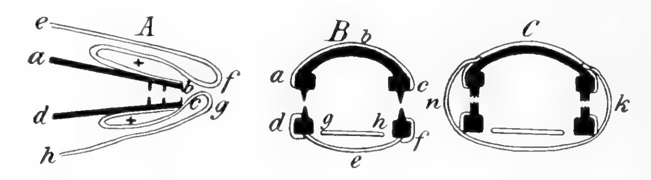


Fig. 373. A Schema des Längsschnittes durch das Maul eines Säugetieres. *ab* Ober-, *cd* Unterkiefer, *ef* Ober-, *hg* Unterlippe. B Schema eines Querschnittes durch das Maul eines lippen-(wangen-)losen Wirbeltieres. *abc* Oberkiefer mit Hautüberzug, *d* und *f* Durchschnitt der Unterkieferäste, *def* Hautverbindung zwischen denselben, *gh* Zunge. C Schema eines Querschnittes durch ein Säugetiermaul. *nk* Wangenhaut. (Nach V. Graber.)

Sie dient nicht nur zum Ergreifen, Festhalten und teilweise auch zur Zerkleinerung fester Nahrung, sondern spielt nicht minder die wichtigste Rolle bei der Aufnahme von Flüssigkeiten. Infolge ihres Reichtums an den verschiedensten Sinnesnerven ist sie ferner geeignet, den weitgehendsten Aufschluß über die Beschaffenheit der eingeführten Nahrungsstoffe zu geben, vor allem auch über deren Geschmack. Endlich leistet die Säugerzunge auch die wichtigsten Dienste beim Kauen, Einspeicheln, der Bildung des Bissens und dem Abschlucken desselben.

Der Grund hierfür liegt einerseits in der großen Beweglichkeit und Formveränderlichkeit des Organes, die wieder durch die reiche Entwicklung der Binnen- und Außenmuskulatur bedingt wird, andererseits aber und viel mehr in dem Umstande begründet, daß es bei den Säugetieren, im Gegensatze zu allen niederen Wirbeltieren, zur Bildung einer Mundhöhle kommt, welche auch bei weiter Oeffnung der Kiefer geschlossen bleiben kann, indem vorn Lippen und seitlich Wangen vorhanden sind und den Verschluß herstellen. Die ersteren gewinnen unter Umständen eine selbständige Bedeutung für die Nahrungsaufnahme, indem sie, mit einer komplizierten Muskulatur ausgestattet,

große Beweglichkeit erlangen und förmlich als Greiforgane dienen (Pferd, Rhinoceros, Wiederkäuer). Die beistehenden Schemata nach V. Graber sind geeignet, eine klare Vorstellung von den angedeuteten Verhältnissen zu geben (Fig. 373). Während die äußere Haut bei den meisten niederen Wirbeltieren über den Kiefern einen einfachen und dicht anliegenden Ueberzug bildet (Vogelschnabel), bildet dieselbe am Vorderende des Säugermaules eine faltenförmige Ausstülpung oder Duplikatur, die sich über die Hartteile hinwegzieht. Indem bei den Säugetieren die Haut eine frei abstehende Seitenwand zwischen Ober- und Unterkiefer bildet (vgl. die Querschnitte), kommt der ganze Kieferapparat gewissermaßen in einen rings umschließenden Sack zu liegen, der bei den niederen Wirbeltieren entweder ganz fehlt oder wenigstens nicht so weit nach vorn reicht, daß er vor den Kiefern geschlossen werden kann. Es hängt dies einerseits damit zusammen, daß hier die Nahrung nicht gekaut, sondern ganz verschlungen wird, während es offenbar für den kauenden Säuger von großem Vorteil sein mußte, die Zerkleinerung in einer allseits geschlossenen Höhle vorzunehmen und so Verluste zu vermeiden. Auch wird so die Möglichkeit gegeben, durch Bildung sogenannter Backentaschen, wie sie bei vielen Nagern und den Affen der alten Welt vorkommen, unter Umständen große Mengen von Nahrung aufzusammeln.



Fig. 374. Hamsterkopf mit Backentasche (nach Pagenstecher).

Beim Hamster, dessen Backentaschen bis zur Brust reichen (Fig. 374) und durch einen vom Dornfortsatz des zweiten Lendenwirbels kommenden Muskel zurückgezogen werden, stülpt sich die behaarte Haut des Mundwinkels tief in das Vestibulum oris ein und bildet den Eingang zur Backentasche.

Nach Scheunert (563) fassen die Taschen 8—15 ccm Flüssigkeit. Beobachtet man Hamster beim Fressen, so fällt auf, daß weiche Nahrung (Rüben, Krautblätter, Möhren) niemals in die Backentaschen aufgenommen wird, sondern immer nur Körnerfrüchte. Mit diesen füllen die Tiere in der Regel zuerst die Taschen an und bringen dann erst einzelne Körner aus jenen in das Maul unter die Nagezähne, entfernen unter Mithilfe der Vorderbeine die Spelzen und verzehren lediglich den relativ cellulosearmen Kern. Kleinere Taschen als der Hamster haben *Spermophilus*, *Arctomys*, *Coelogenys* u. a.

Bei manchen Säugetieren entwickelt sich aus Oberlippe und Nase gemeinsam ein Organ, welches als „Rüssel“ oft die allerwesentlichste Bedeutung für die Nahrungsaufnahme gewinnt und auch sonst der mannigfachsten Verwendung fähig ist, ja wie beim Elefanten geradezu ein Universalinstrument darstellt.

2. Die Munddrüsen (Speicheldrüsen).

Wie zum Teil schon aus dem früher Mitgeteilten hervorgeht, spielen bei der Nahrungsaufnahme in vielen Fällen (man kann wohl eigentlich sagen immer) wässerige und schleimige Sekrete eine mehr oder weniger wichtige Rolle, indem sie infolge ihrer Klebrigkeit entweder beim Erfassen der Nahrung von Bedeutung sind (Frösche, *Spelerpes*, Chamäleon, Spechte, *Echidna*, *Myrmecophaga* u. a.) oder das Hinabschlucken trockener Bissen erleichtern, oder endlich, wie bei vielen Säugetieren, beim Kauen trockener Pflanzenstoffe (Heu, Hafer u. a.) die Formung eines Bissens überhaupt ermöglichen. Neben dieser rein mechanischen Funktion kommt in manchen Fällen (Säugetiere) auch noch eine chemische Wirkung auf Kohlehydrate (Stärke) in Betracht, die sich allerdings nur zum kleinsten Teil in der Mundhöhle abspielt und erst im Magen eine größere Bedeutung erlangt.

a) Anatomisches.

Als Erzeuger jener Sekrete fungieren in allen Wirbeltierklassen Drüsen, welche teils in der Mundhöhle selbst, teils in deren Umgebung gelegen sind, die man, obschon es zurzeit nicht allgemein üblich ist, am besten als Speicheldrüsen zusammenfassen kann, zumal auch ihr feinerer Bau wie die Beschaffenheit des Sekretes viel Uebereinstimmendes zeigen.

Wenn wir von den Fischen absehen, welchen echte mehrzellige Drüsen in der Mundhöhle ganz fehlen, die hier durch einzellige Schleimdrüsen (Becherzellen) ersetzt werden, so sind es zuerst die Amphibien, bei denen man von eigentlichen Speicheldrüsen in dem oben erwähnten Sinne sprechen kann. Als solche fungieren einerseits die Zungendrüsen, andererseits die Zwischenkieferdrüse (Gl. intermaxillaris s. internasalis), denen sich bei den Anuren als dritte noch die sogenannte Rachendrüse gesellt. Alle drei zeigen den Charakter von reinen Schleimdrüsen. An den schlauchförmigen Zungendrüsen des Frosches habe ich seinerzeit zeigen können, daß sie bei anhaltender Reizung des sie innervierenden N. glossopharyngeus in typischer Weise jene Veränderungen erkennen lassen, welche R. Heidenhain bekanntlich zuerst an den großen Speicheldrüsen des Hundes (Submaxillaris) näher studiert hat. In beiden Fällen findet man die Zellen im frischen Zustande erfüllt mit dunklen Körnchen, die als Vorstufe des Mucins (Mucigen) zu deuten sind und bei dem Sekretionsakte in Mucin umgewandelt werden (67, 68). Auch die Intermaxillardrüse, deren Sekret sich durch besondere Klebrigkeit auszeichnet, besteht bei den Fröschen wie bei den Urodelen aus einer großen Anzahl einzelner Schlauchdrüsen, deren Ausführungsgänge am Dache der Mundhöhle münden (vgl. Gaupp, 248, p. 24 f.). Das Sekret wird bei den Fröschen von der nach vorn umklappenden Zunge abgestrichen und befähigt letztere vorzugsweise, einen vortrefflichen Fangapparat für die zu erhaschende Beute abzugeben. Das bei den Anuren als „Rachendrüse“ beschriebene Organ wird durch eine Anzahl einzelner, mit gesonderten Ausführungsgängen versehener Drüschen dargestellt, die halbkreisförmig um den lateralen, hinteren und medialen Umfang der Choane angeordnet sind (vgl. Gaupp, l. c. p. 26, Fig. 12). Sie münden hinter der Choane am Dache der Mundhöhle aus.

Auch bei den Reptilien ist die Zunge in den meisten Fällen reich mit Drüsen ausgestattet: dies gilt nach v. Seiller (591) hauptsächlich von *Anguis*, *Pseudopus* und *Lacerta*, deren Zunge massenhaft schleim-sezernierende Elemente in Form von Becherzellen enthält. Sie bedecken mehr als $^2/_3$ der Oberfläche. Der

Inhalt der Theca erscheint in Form von Körnchen und einer homogenen Zwischensubstanz, welche aus den Granulis hervorgeht. Das Sekret wird in Form von kugeligen Ballen (Pfröpfchen) ausgeschieden. Speziell bei *Lacerta* finden sich auf der Zungenoberfläche Becherzellen etwa vom Beginn der hinteren Hälfte an, zuerst vereinzelt nahe dem Zungenrand, dann rücken sie gegen die Mittellinie, in der Gegend der Zungenwurzel haben sie aus allen Einbuchtungen der oberen und seitlichen Fläche fast alles (Pflaster-)Epithel verdrängt. Bemerkenswert ist, daß bei *Lacerta (viridis)* die Becherzellen während des Winterschlafes einen protoplasmatischen Zustand annehmen sollen (Ruhezustand). Beim Chamäleon ist die Zunge in ihrer ganzen Ausdehnung an ihrer Ober- und Seitenfläche von einer dichten Schicht zusammengesetzter tubulöser Drüsen überdeckt, die das schon erwähnte äußerst klebrige Sekret liefern, welches beim Insektenfang eine so wichtige Rolle spielt. Im Gegensatz zu den Seeschildkröten, bei welchen, wie überhaupt bei den im Wasser lebenden Tieren, die Munddrüsen sehr reduziert sind oder fehlen, ist die Zunge der Landschildkröten (*Testudo*) außerordentlich reich an Drüsen, die schon an der Zungenwurzel beginnen und auf dem ganzen Rücken, den Seitenflächen und auch der Unterfläche der Zunge und am Boden der Mundhöhle ein fast kontinuierliches Stratum bilden, bestehend aus weiten großen Acini mit engen, flaschenförmigen Ausführgängen (OPPEL, 485, III, p. 175). Beim Krokodil ist die Zungenoberfläche mit einem mächtigen Plattenepithel bekleidet, in welchem sich namentlich im mittleren Teil acinöse Schleimdrüsen eingelagert finden.

Neben den Zungendrüsen kommen nun bei den Reptilien, und zwar in ziemlich mannigfaltiger Form und Anordnung, auch noch andere Mundhöhlendrüsen vor, die funktionell sehr verschieden differenziert sein können (Giftdrüsen der Schlangen). Den Amphibien gegenüber macht sich ein Fortschritt vor allem darin bemerkbar, daß es hier schon (abgesehen von den ganz spezialisierten, hier nicht zu besprechenden Giftdrüsen) zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe Gaumendrüse, sondern auch noch Unterzungen- sowie obere und untere Mundranddrüsen (WIEDERSHEIM). Bei manchen Sauriern (*Lacerta* und *Anguis fragilis*) kommt es im Gebiet der Sublingualdrüse zur Bildung einer „serösen" Drüse und einer Schleimdrüse, ein Verhalten, welches direkt zu den bei Säugetieren sich findenden überleitet (OPPEL, l. c. III, p. 521). Am weitesten geht die Spezialisierung der einzelnen Drüsengruppen bei den Schlangen, doch bieten die bisher vorliegenden anatomisch-histologischen Beschreibungen, bezüglich deren ich auf OPPELs Zusammenfassung verweisen muß (l. c. III, p. 520 f.), noch so wenig physiologische Gesichtspunkte, daß ich es mir versagen darf, darauf näher einzugehen. In Uebereinstimmung mit dem vorwiegenden Wasserleben fehlen bei den Krokodilen, abgesehen von den schon erwähnten Zungendrüsen, Gaumen-Lippen-Unterzungendrüsen vollkommen. Dagegen beschrieb RÖSE (537) bei *Crocodilus porosus* Drüsen, die er als Gl. palatinae bezeichnete und die eine nicht unwichtige Funktion zu besitzen scheinen. „Bekanntlich beißen bei Krokodilen die Zähne des Unterkiefers in von Schleimhaut ausgekleidete Knochengruben des Oberkiefers ein, welche zwischen und etwas nach innen von den Alveolen der oberen Zähne liegen. In der Schleimhaut, welche die erwähnten Knochengruben (und zwar die ersten an der Schnauzenspitze) auskleidet, finden sich nun konstant eine oder mehrere acinöse Drüsen, deren Sekret offenbar dazu dient, diese von den Zahnspitzen getroffenen Schleimhautpartien feucht und schlüpfrig zu erhalten. Der Ausführgang dieser Gaumendrüsen liegt gewöhnlich am hinteren Umfang der Gruben. (RÖSE.) Während sich bei den Seeschildkröten keine Speicheldrüsen finden, sind solche bei den Landschildkröten (*Testudo*) besonders stark entwickelt und erinnern an die der Vögel. „Eine Drüsengruppe ist bei der griechischen Schildkröte

und beim jungen Huhn fast identisch. Diese Gruppen bilden bei beiden eine Läppchenreihe, ausgehend vom Schnabelboden, in der Höhe der Gingivalrinne und absteigend bis zum Hornrand des Schnabels. Es sind bei beiden zusammengesetzte schlauchförmige Drüsen. Die dieselben auskleidenden Zellen bestehen nur aus einer einzigen Art, es sind mit Schleim erfüllte lange, sehr große Becherzellen.“ (Pilliet.) Bei vielen Vögeln spielen schleimliefernde Munddrüsen bei der Nahrungsaufnahme eine außerordentlich wichtige Rolle und finden sich schon reichlich in der Zunge, namentlich am Seitenrand und an der Basis, entwickelt (Ludwig Ferdinand Prinz von Bayern, 416). Bisweilen sind dieselben recht ansehnlich. Bei den Eulen münden sie mit zahlreichen kleinen Oeffnungen an der Zungenoberfläche; wenig zahlreich, aber groß sind sie bei Papageien und am größten und zahlreichsten bei *Cathartes papa*. Bei der Gans liegen sie in Längsreihen angeordnet an den Seitenflächen der Zunge (Marshall, vgl. auch Oppel, l. c. III, p. 180 f.). Auch bei Hühnervögeln (Fig. Oppel, III, p. 184) und Tauben finden sich Zungendrüsen stark entwickelt.

Ueber die eigentlichen außerhalb der Mundhöhle gelegenen Speicheldrüsen der Vögel sind wir leider noch recht wenig unterrichtet, und es ist namentlich ihr histologischer Aufbau kaum bekannt, obschon er in vielen Fällen besonderes Interesse bieten würde. Bei den ihre Nahrung im Wasser suchenden Vögeln sind sie nur schwach entwickelt und können ganz fehlen. Bei den übrigen Vögeln sind sie vorhanden und bei den Herbivoren, besonders den Körnerfressern, sowie bei Insektivoren am stärksten ausgebildet. Man unterschied eine Submaxillardrüse, eine Parotis (am Mundwinkel) und häufig eine Sublingualis. In diesen Bezeichnungen tritt das Bestreben hervor, die Speicheldrüsen der Vögel mit jenen der Säugetiere zu homologisieren, was zum mindesten sehr bedenklich erscheint. Dies gilt erst recht in bezug auf die von Rapp als „Tonsillen“ beschriebenen Drüsen, die in eigentümlichen kissenartigen Drüsenpaketen bestehen, welche in der Umgebung der Choanen gelegen sind. Nach Marshall hätte man in ihnen Homologa der Gaumendrüsen der Reptilien zu sehen. Bei Raubvögeln und hühnerartigen Vögeln zeigen diese Organe am inneren Rande eine der Länge nach verlaufende Spalte. Ihre Verrichtung soll darin bestehen, einen dicken Schleim abzusondern, um die festen Körper, die verschluckt werden, mit einem schlüpfrigen Ueberzug zu versehen.

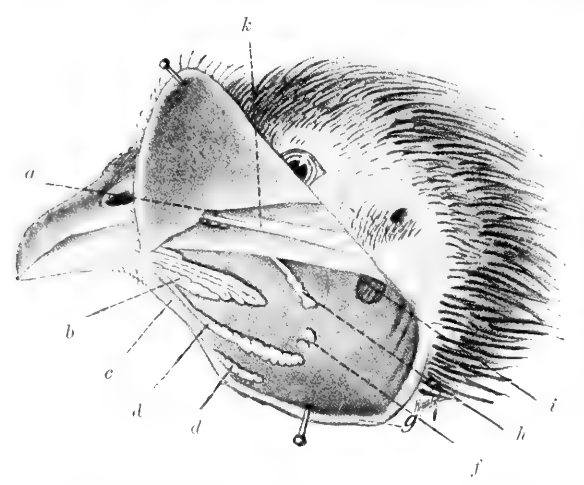


Fig. 375. Kopf von *Gallus domesticus*. *a* Glandula angularis oris, *b* Glandula inframaxillaris interna, *c* Lingua, *d d* Folliculi linguales, *f* Folliculi separati, *g* Cornu ossis hyoidei, *h* Glandula inframaxillaris externa, *i* Tonsilla, *k* Os jugale. (Nach Cholodkowsky.)

Eine Uebersicht der Speicheldrüsen beim Huhn gibt die beistehende Abbildung nach Cholodkowsky (Fig. 375). Die weitaus größte Bedeutung gewinnen die Speicheldrüsen bei den Spechten und bei manchen Schwalben. In bezug auf die ersteren muß betont werden, daß hinsichtlich des Grades der Entwicklung der Speicheldrüsen zwischen den einzelnen Spechtarten beträchtliche, durch ver-

schiedene Lebensweise bedingte Unterschiede bestehen. Bei dem fast ausschließlich von Ameisen lebenden Wendehals sind sie bei weitem am größten, dann folgt unter den einheimischen Spechtarten der Grünspecht (Fig. 376), während sie bei den Buntspechten beträchtlich kleiner sind. Diese leben aber auch mehr von vegetabilischen Substanzen, als von Insekten. In der Unterfamilie der Zwergspechte sind jene Drüsen noch mehr zurückgetreten. Die am stärksten entwickelten Mundhöhlendrüsen der Spechte sind die vorderen und hinteren Unterkieferdrüsen, welche sich miteinander zu je einer seitlichen weit nach hinten, beim Grünspecht z. B. bis unter die Schädelbasis reichenden Drüse mit einem Ausführgang vereinigen. Der Speichel aller spechtartigen Vögel ist in hohem Grade klebrig und wird reichlich abgesondert; die eingezogene Zunge befindet sich gewissermaßen in einem Leimtöpfchen. Wird sie hervorgeschnellt, so ist sie vorn mit jener klebrigen Masse überzogen, und die Insekten, besonders Ameisen, bleiben an ihr, wie Fliegen an einer Leimrute, hängen. (Marshall.) Nach Meckel (Reichel, 523) ist bei den Spechten die vordere Unterkieferdrüse rot und weich und sondert eine dünne Flüssigkeit ab, während die hintere weiß und hart ist und ein klebriges Sekret liefert. Ihre Ausführgänge münden unten vor der Zunge in die Mundhöhle.

„Auch bei den Seglern (Cypselidae) sind die Unterzungendrüsen ansehnlicher entwickelt als bei anderen Vögeln gleicher Größe, und ihre Speichelabsonderung ist eine gesteigerte, aber der Speichel tritt hier nicht in Beziehung zur Nahrungsaufnahme, sondern vielmehr zum Fortpflanzungsgeschäft bezw. zur Brutpflege."

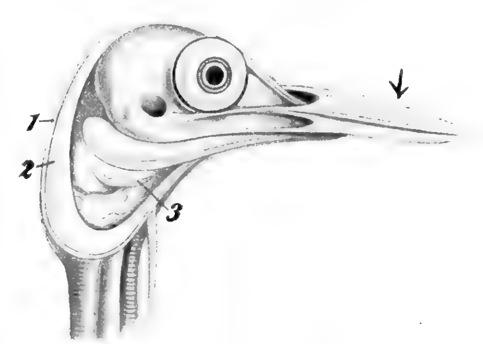


Fig. 376. Abgebalgter Kopf des Grünspechtes. *1* Zungenbeinhorn, das im Oberschnabel bis zu dem Pfeil reicht, mit seiner Muskelscheide; *3* Unterschnabeldrüse. (Nach Leiber.)

„Schon unsere gewöhnliche Turmschwalbe überzieht das dürftige Material, aus dem ihr Nest besteht, mit ihrem schleimigen Speichel, ‚so daß es aussieht, als seien die Schnecken darüber weggekrochen'. Der Zwergsegler (*C. ambrosiacus*) klebt nicht nur sein Nest an die senkrecht herabhängenden Blätter der Dompalme mittels seines Speichels, er befestigt auch im Neste selbst seine Eier damit. Die größte Entwicklung, welche die Unterzungendrüsen bei Vögeln überhaupt erlangen, findet sich aber bei den Verfertigerinnen der eßbaren Schwalbennester (*Collocalia esculenta*). Hier nehmen sie den ganzen, bei so breitschnäbeligen Vögeln sehr bedeutenden Raum zwischen den beiden Unterkieferästen ein und erstrecken sich nach hinten bis hinter die Kiefergelenke. Der Speichel ist hier das ausschließliche Material, aus welchem die berühmten Nestchen verfertigt werden." (Marshall.)

Ueber den feineren Bau der Vogelspeicheldrüsen hat nur Ranvier einige Mitteilungen gemacht (zit. bei Oppel, III, p. 554). Ihm zufolge sind sie durchwegs nach dem Typus schlauchförmiger, zusammengesetzter Drüsen gebaut, eine Bindegewebskapsel umhüllt sie, und von ihr ziehen Septen gegen das Zentrum der Drüse. Die Zellen sind zum Teil Schleimzellen mit wandständigem Kern, in anderen Drüsen sollen sich gekörnte Zellen mit rundem Kern finden. Gemischte Drüsen kommen bei den Vögeln nicht vor. Nach Cholodkowsky (126, 127) sollen gewisse Formen der Speicheldrüsen (z. B. die Gl. inframaxillaris bei *Loxia*) einen Uebergang vom tubulösen zum acinösen Bau darstellen. Das Sekret, welches die Höhle der Drüsen ausfüllt, soll nach diesem Autor aus lauter schleimig entarteten Zellen bestehen (?? B.).

Den höchsten Grad der Entwicklung in morphologischer wie physiologischer Hinsicht erreichen die Munddrüsen und insbesondere die eigentlichen Speicheldrüsen bei den Säugetieren. Während bei den meisten niederen Wirbeltieren eine funktionelle Sonderung in „Schleimdrüsen" und „seröse" (ein mucinfreies, mehr wässeriges Sekret liefernde) Drüsen, wenn überhaupt, nur wenig ausgeprägt ist, tritt eine solche schon bei den Zungendrüsen der Säuger immer deutlich hervor (vgl. Oppel, III, p. 214). In bezug auf diese letzteren unterschied zuerst Ebner (bei Mensch, Hund, Katze, Schaf, Kaninchen, Meerschweinchen) Drüsen, welche ein schleimiges, und solche, welche ein schleimfreies Sekret absondern. Letztere stehen in ganz besonderer Beziehung zu den Geschmacksorganen und finden sich nur an jenen Stellen der Zunge vor, die durch zahlreiche Geschmacksknospen ausgezeichnet sind (Umgebung der Papillae vallatae und foliatae). Ihre Aufgabe scheint die Lösung fester, schmeckbarer Stoffe sowie Verdünnung oder chemische Veränderung von Flüssigkeiten zu sein, die als zu starke Reize wirken, und endlich rasche Reinigung der Gräben und Furchen der Geschmacksorgane von schmeckbaren Flüssigkeiten, um die Geschmacksknospen für die Vermittlung neuer Erregungen tauglich zu machen („Verdünnungsspeichel" im Sinne Pawlows), während das schleimige Sekret der Mehrzahl der Zungendrüsen der Einhüllung der Speise und der Erleichterung des Schluckens dient („Schmierspeichel" Pawlows).

Sehr detaillierte Angaben über die topographische Verbreitung der beiderlei Drüsenarten auf der Zungenoberfläche verdanken wir Oppel (l. c. III, p. 219 ff., und Taf. I u. II). In allen Fällen treten die nahen Beziehungen der serösen Zungendrüsen zu den die Geschmacksknospen tragenden Papillen ganz unverkennbar hervor, doch ergab sich auch, daß sie keineswegs ausschließlich an die unmittelbare, nächste Umgebung derselben gebunden sind, sondern im einen Falle mehr, im anderen weniger, bald in dieser, bald in jener Richtung sich über jenen Bezirk hinauserstrecken. Den engsten Anschluß an die Geschmackspapillen zeigen die serösen Drüsengruppen bei sämtlichen untersuchten Carnivoren (l. c. Taf. II, Fig. 12—15). Ein weniger enger Anschluß zeigt sich bei Mensch und Fledermaus und noch weniger bei Nagetieren und Insectivoren (l. c. Taf. II, Fig. 19, 18, 10, 11, 16, 17), der geringste bei den Beuteltieren (Taf. I). Hinsichtlich der Anordnung der Schleimdrüschen kann es nach Oppel als Grundsatz gelten, daß dieselben die Schleimhaut der Zungenwurzel einnehmen und fast allgemein bis zur hinteren Grenze der serösen Drüsengruppen heranreichen. Sehr weit nach vorn reichen sie bei den Beuteltieren. Außer an der Zungenwurzel finden sich Schleimdrüsen auch noch an der Unterfläche entlang dem Zungenrande bis nahe an die Spitze der Zunge. Außer an der Zunge finden sich in den meisten Fällen kleine Drüsen von gleicher Bedeutung auch sonst in der Mundhöhle verbreitet (Wangen, Gaumen und Lippendrüsen). Beim Pferde fehlen die ersteren, dagegen kommen an der Oberlippe und in geringerem Maße auch an der Unterlippe neben einem etwas vom Lippenrande entfernten starken Drüsenlager noch starke Drüsenpakete in den Lippenmuskeln vor, sowie auch am Velum. Ziemlich zahlreich findet man Wangendrüsen bei den Wiederkäuern, desgleichen im oberen Teil des harten Gaumens und im Zahnfleisch. Bei Rind, Schaf und Ziege sollen die unteren Wangendrüsen serösen Charakter tragen, während die mittleren und oberen Schleimdrüsen oder gemischte Drüsen sind. Die Drüsen des weichen Gaumens gehören den Schleim-, beim Schafe zum Teil den serösen Drüsen an (vgl. Oppel, III, p. 690).

In nicht minder scharfer Weise, als bei den kleinen Munddrüschen [bezüglich dieser vgl. auch HARTIG (289a) und LIADZE (401a)], prägt sich auch bei den eigentlichen (großen) Speicheldrüsen der Säugetiere die morphologische und funktionelle Sonderung in zwei Gruppen aus, und es ist die von R. HEIDENHAIN herstammende Einteilung in Eiweiß-(seröse)Drüsen und Schleimspeicheldrüsen auch hier geltend. Zu jenen gehört die Parotis aller Säuger sowie die Submaxillaris der Rodentia (Nagetiere), zu diesen die Sublingualis und in den meisten Fällen die Submaxillaris. Es muß aber gleich bemerkt werden, daß die beiden letzteren in der Regel als gemischte Drüsen zu bezeichnen sind, wobei das Mengenverhältnis der sie aufbauenden verschiedenartigen Drüsenzellen (Schleim- und Eiweißzellen) sehr wechselnd sein kann. Als reine Schleimspeicheldrüsen wären die Sublingualis des Meerschweinchens und der Ratte sowie die Gl. retrolingualis des Igels zu nennen.

Mit diesem letzteren Namen belegte RANVIER und mit ihm ZUMSTEIN (663a) auf Grund umfassender Untersuchungen bei einer großen Zahl von Säugetieren eine Drüse, welche eigentlich der Gl. sublingualis im herkömmlichen Sinne entspricht, indem diese vielfach aus zwei ihrer Struktur nach verschiedenen Drüsensorten besteht. RANVIER nennt die der Submaxillaris bei manchen Tieren anliegende Drüse, die meist durch ein blasseres, durchscheinendes Aussehen ausgezeichnet ist und deren einziger Ausführgang mit jenem der Submaxillaris, aber stets unabhängig von demselben, verläuft, „Gl. retrolingualis“ und Gl. sublinguales jene Drüsen, welche vor der Kreuzung des Ductus submaxillaris mit dem N. lingualis am Boden der Mundhöhle liegen und stets eine Vielheit von Ausführgängen zeigen (vgl. OPPEL, III, p. 570, und METZNER in NAGELS Handb., II, p. 906).

Eine solche Gl. retrolingualis (Gl. sublingualis monostomatica nach ILLING) im Sinne von RANVIER kommt den Mäusen, Eichhörnchen, Meerschweinchen, Igeln, Spitzmäusen, Maulwürfen, Mardern, Fledermäusen, Katzen, Hunden, Schweinen, Schafen, Rindern zu; sie fehlt beim Pferd, Esel, Kaninchen, Hasen (ZUMSTEIN).

Wie schon bei den niederen Wirbeltieren, ist auch bei den Säugern die Massenentwicklung der großen Speicheldrüsen in den verschiedenen Fällen eine außerordentlich wechselnde; nur selten sind alle gleichmäßig entwickelt, gewöhnlich überwiegt die eine oder andere in beträchtlichem Grade, und da nach Maßgabe des verschiedenen Baues auch die Sekrete sehr verschiedene Beschaffenheit zeigen und auch verschiedenen Zwecken dienen, so gibt schon die vergleichende Anatomie der Drüsen wichtige Anhaltspunkte für die Beurteilung ihrer Funktion. Nur ganz ausnahmsweise, so bei den Cetaceen, fehlen sie gänzlich, was, wie schon mehrfach erwähnt wurde, mit dem Wasserleben zusammenhängt. Sie erscheinen dementsprechend auch bei den Robben sehr zurückgebildet.

Im direkten Gegensatze hierzu finden wir bei Säugetieren, welche sich ihrer lang vorstreckbaren, wurmförmigen Fangzunge ähnlich wie die Spechte unter den Vögeln dazu bedienen, um ihre namentlich in Ameisen bestehende Nahrung aufzunehmen, die Speicheldrüsen und zwar vor allem die ein zähschleimiges, klebriges Sekret liefernde Submaxillaris geradezu riesig entwickelt, während die Parotiden sehr reduziert erscheinen. Dies gilt von den Monotremen für *Echidna*, von den Edentaten für *Myrmecophaga*, *Dasypus* und *Manis*. In diesen

Fällen kommt es sogar zur Bildung von besonderen Speichelreservoiren, um das Sekret, welches hier vielleicht kontinuierlich abgesondert wird, in den Pausen zwischen den Mahlzeiten aufzuspeichern (vgl. Oppel, l. c. III, p. 683—686). Bei *Myrmecophaga tamandua* reichen die Submaxillardrüsen vom Kieferwinkel bis zum Sternum, bei *Manis javanica* an der Vorderseite von Hals und Brust bis in die Höhe der Zitzen (Eggeling).

Es ist hieraus klar ersichtlich, daß die Größe der Speicheldrüsen und insbesondere das Verhältnis zwischen Schleim- und Eiweißdrüsen in erster Linie durch die Art der Nahrung bestimmt wird. „Trockene Kost erfordert reiche Entwicklung der Speicheldrüsen; saftige Nahrung, wie sie Fleischfresser haben, bedarf geringer Durchspeichelung“ (Hesse). So sehen wir, daß bei Pflanzenfressern, den Wiederkäuern, Unpaarhufern und Nagern, die ein wasserreiches und oft auch zugleich fermenthaltiges Sekret liefernden Drüsen überwiegen.

Nach Hesse „haben alle pflanzenfressenden Landtiere große Parotiden: Beim Pferd ist die Parotis 4mal so groß als die Submaxillaris und macht 75 Proz. der gesamten Drüsenmasse aus; beim Rind ist ihre absolute Größe noch bedeutender, dazu ist bei ihm die Unterkieferdrüse vorwiegend ‚serös‘. Beim Biber ist die Parotis 20mal so groß als die Submaxillaris, und beim Kaninchen ist nur die kleine Sublingualis mukös. Die rein muköse Sublingualis der Wiederkäuer ist klein, und beim Pferd, wo diese Drüse vorwiegend mukös ist, macht sie nur 5 Proz. der gesamten Drüsenmasse aus.“ Nach Ellenberger ist die Parotis beim Pferde die größte Speicheldrüse, bedeutend größer als die des Rindes (im Gegensatz zu Hesses Angabe). Dagegen ist die Submaxillaris des Rindes 3mal größer als die des Pferdes. Die Parotiden von Schaf und Ziege sind einander gleich, die Submaxillaris der letzteren ist aber viel kleiner als die des Schafes. Die Parotis des Schweines ist relativ sehr groß, wie die des Rindes. Beim Hund und der Katze sind beide Drüsen klein. Die Sublingualis des Rindes ist fast doppelt so groß als die des Pferdes; bei Schaf, Ziege und Schwein ist diese Drüse dagegen klein, beim Hunde aber wieder groß (3—4mal größer als die des Schafes und der Ziege). (Ellenberger.) Es ergibt sich hieraus, daß wir zurzeit die Beziehungen der Speicheldrüsen zur Ernährungsweise der Tiere nur sozusagen in den gröbsten Zügen kennen und daß es weiterer Untersuchungen bedarf, die Einzelheiten aufzuklären.

b) Histologie.

Indem ich mich nun dem feineren Bau der Speicheldrüsen zuwende, bedarf es wohl der besonderen Rechtfertigung, wenn ich die gewöhnlich als „reine“ Schleimspeicheldrüsen aufgefaßten Unterkieferdrüsen (ausgenommen die der Nagetiere) durchwegs als „gemischt“ bezeichne. Für manche Fälle, insbesondere den Menschen, wird das ja allgemein angenommen, während es sonst bestritten wird (Hund, Katze, Schwein, Wiederkäuer u. a.). Es hängt dies mit der Deutung gewisser Bildungen zusammen, die seit ihrem Entdecker Gianuzzi als „Halbmonde“ bezeichnet werden. Wir wollen von der Betrachtung einer typisch gemischten Submaxillaris ausgehen, wie sie beim Menschen vorkommt. Es wird sich dabei zugleich Gelegenheit finden, die wesentlichen Elemente einer Säugetier-Speicheldrüse überhaupt kennen zu lernen.

Die beistehende Fig. 377 gibt eine schematische Darstellung des feineren Aufbaues der Submaxillaris vom Menschen und einer ganzen Reihe von Säugetieren (nach Schaffer, 553), und man erkennt daraus,

daß es sich um einen Drüsenbau handelt, der zwischen rein tubulösen und acinösen Drüsen die Mitte hält. Den letzteren entsprechen mehr die serösen Drüsen resp. die serösen Anteile gemischter Drüsen, den ersteren die schleimproduzierenden Teile. „Die interlobularen Ausführungsgänge (*Ag*) mit ihrem einfachen zylindrischen oder kubischen Epithel gehen in die ‚Speichelröhren‘ (*Sp*) mit basal aufgefaserten, meist höheren Zellen und diese in die engen ‚Schaltstücke‘ (*SA*) über, welche in die gewundenen absondernden Endschläuche übergehen, die zum Teil aus Eiweißzellen, zum Teil aus Schleimzellen führenden Schläuchen und Endbläschen bestehen. Die Schleimzellenschläuche (*SL*) besitzen ausgesprochen tubulösen Charakter und ihnen sitzen end- oder seitenständige (*SH*) sogenannte Halbmonde aus Eiweißzellen an. Die Schleimzellenschläuche zeichnen sich durch weite Lichtungen (*SQ*), scharfe Zellgrenzen, an die Basalmembran gedrängte Kerne und den schleimigen Inhalt ihrer Zellen aus, der aus dem breiten Zellende ausströmt und unter bestimmten Voraussetzungen mit den bekannten Schleimfärbemitteln (Mucinkarmin, Hämatoxylin Delafields, basischen Anilinfarben) stark färbbar ist, während die Eiweißzellen diese Farben ablehnen, sich dagegen mit sogenannten sauren Farben (Eosin, Säurefuchsin) färben. Die serösen Teile zeigen einen mehr alveolären Charakter, indem sie am Durchschnitt meist rundliche, niemals längere schlauchförmige Zellgruppen darstellen. Die Lichtungen der Eiweißalveolen sind meist eng (*SE*), die Zellgrenzen weniger deutlich, die Zellkerne rundlich und von der Basalmembran abstehend, das Plasma im sekretgefüllten Zustande mit oxyphilen Körnchen versehen.“ (Schaffer.) Einen wesentlich verschiedenen Bau zeigt die Submaxillaris bei Spitzmäusen, beim Igel und Maulwurf, doch muß ich es mir versagen, auf diese Einzelheiten hier näher einzugehen, zumal über das Sekret bis jetzt nähere Angaben nicht vorliegen (vgl. Schaffer, 553).

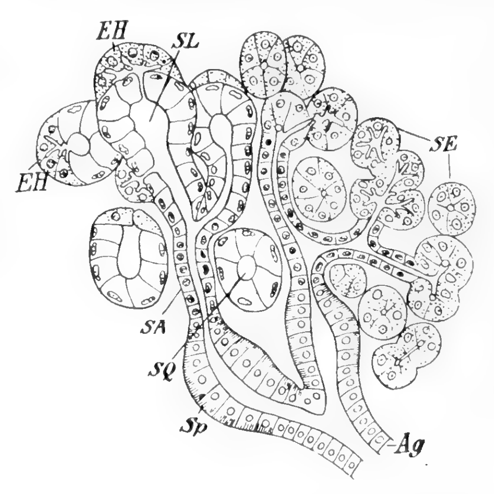


Fig. 377. Schema einer gemischten Speicheldrüse (Submaxillaris des Menschen). *Ag* Ausführungsgang eines Endläppchens, *Sp* Speichelrohr, *SA* Schaltstück, *SL* ein Schleimschlauch der Länge nach, *SQ* quergetroffen, *EH* Halbmonde, *SE* seröse Alveolen. (Nach Schaffer.)

Dagegen muß auf die für die meisten sogenannten Schleimspeicheldrüsen und die mucinösen Anteile der gemischten Speicheldrüsen vielfach so charakteristischen „Halbmond“-Bildungen noch näher eingegangen werden, da ihnen ohne Zweifel eine wichtige funktionelle Bedeutung zukommt. Die Ansichten hierüber sind allerdings zurzeit noch sehr geteilt. Gianuzzi beobachtete diese Gebilde zuerst (1865) an der als „reine Schleimspeicheldrüse“ geltenden Submaxillaris des Hundes, indem er in den einzelnen „Acini“ zweierlei zellige Elemente fand, von denen die einen halbmondförmig (kappenartig) in

der Peripherie gelegen sind, während die Hauptmasse von typischen Schleimzellen gebildet wird. Viel stärker entwickelt sind diese Zellkomplexe in der gleichnamigen Drüse der Katze und vor allem in der Gl. sublingualis des Hundes, wo die Halbmondzellen einzelne Alveolen ganz ausfüllen. Es liegt, wie mir scheint, schon hierin ein Hinweis auf die richtige Deutung dieser Zellgruppen, deren Elemente in allen wesentlichen Punkten mit den „Eiweißzellen" der „serösen Drüsen" übereinstimmen.

Ich übergehe hier ganz die ursprüngliche Auffassung von R. HEIDENHAIN welcher die GIANUZZIschen Halbmonde als Ersatzzellen der, wie er irrtümlich meinte, bei der Sekretion zugrunde gehenden Schleimzellen deutete (vgl. OPPEL, III, p. 504 ff.). Dagegen spricht nicht nur das Fehlen von Kernteilungsfiguren, sondern auch der Umstand, daß Randzellen in vielen Schleimdrüsen, deren Sekretion doch wohl kaum als prinzipiell verschieden von der der Schleimspeicheldrüsen gelten kann, ganz fehlen. Später hat dann besonders STÖHR die sogenannte Phasentheorie vertreten, derzufolge Schleimzellen und Randzellen nur verschiedene Funktionsstadien einer und derselben Zellenart darstellen sollen. Die letzteren wären sekretleer gewordene Schleimzellen und können wieder zu solchen werden, worauf das Spiel von neuem beginnt. Diese Lehre wird zurzeit von vielen Physiologen vertreten und erscheint namentlich gestützt durch Untersuchungen von NOLL (475) und METZNER (439, 440). Es muß aber nachdrücklich hervorgehoben werden, daß beide Autoren von jeder Verallgemeinerung absehen und ihre Meinung lediglich für die von ihnen untersuchten Objekte (Submaxillaris von Hund und Katze, zum Teil auch Retrolingualis der letzteren) aufrecht erhalten wollen. Mir scheint es nun allerdings in hohem Grade unwahrscheinlich, daß Bildungen, wie die Halbmonde, welche man doch wohl in allen Fällen, wo sie vorkommen, für homolog halten möchte, nicht auch gleiche funktionelle Bedeutung haben sollten. Desgleichen scheint mir in Hinblick auf die Tatsache, daß der Sekretionsvorgang, soweit wir wissen, in allen ein- und mehrzelligen Schleimdrüsen im wesentlichen gleichartig verläuft, das Fehlen solcher Halbmonde in vielen typischen Fällen (Zungenschleimdrüsen, Gl. retrolingualis des Meerschweinchens, Igels u. a.) schwer verständlich. Ich halte daher auch die namentlich von v. EBNER vertretene Anschauung für zutreffend, wonach das Vorkommen von Halbmonden auf dem Vorhandensein zweier funktionell verschiedener Zellarten (Schleimzellen und Eiweißzellen) beruht, zumal ja in gewissen Drüsen des Magens von Säugetieren sich ähnliche Verhältnisse finden.

Speziell beim Schaf (und den Gazellen), wo der tubulöse Charakter der Unterkieferdrüsen sehr deutlich ausgeprägt erscheint und wo sich die Halbmonde „wie kleine Kuppen" über die Außenfläche der Tubuli erheben (OPPEL, l. c. III, p. 690), sieht man oft Bilder, welche den Vergleich mit den Belegzellen der Fundusdrüsenschläuche des Magens sehr nahelegen, „nur daß an Stelle einer Belegzelle hier eine Gruppe von 3, 5 oder mehr Zellen tritt" (R. KRAUSE). [Fig. 378.] v. EBNER stützte sich bei seiner von mir geteilten Auffassung auch mit auf den Umstand, daß sich an der Gl. submaxillaris des Meerschweinchens Alveolen finden, welche nur Schleimzellen, und andere, welche umgekehrt nur Eiweißzellen enthalten. Auch LANGLEY, einer der besten Kenner der Speicheldrüsen, hat sich entschieden zugunsten der v. EBNERschen Lehre ausgesprochen. Er hält die Halbmonde für sezernierende Zellen, welche den Elementen seröser Drüsen durchaus entsprechen. Drüsen mit Halbmonden wären demnach einfach solche, in welchen die serösen (protoplasmatischen) Elemente auf ein Minimum reduziert sind. Dabei darf freilich nicht unbemerkt bleiben, daß, wie KRAUSE (OPPEL, III, p. 709) fand, bei der Manguste (*Herpestes badius* und *leucurus*) die Halbmonde der Submaxillaris gerade umgekehrt wie sonst aus Schleim-

zellen zu bestehen scheinen. Doch bedarf dieser Fall noch eingehenderer Untersuchung. Von der allergrößten Bedeutung für die Deutung der fraglichen Gebilde scheint mir nun das Verhalten der „Sekretkapillaren" zu sein, welches hier ein ganz ähnliches ist, wie bei den sogenannten Belegzellen der Fundusdrüsen des Säugetiermagens. Durch Anwendung der GOLGIschen Silberimprägnation gelingt es, die Ausführungsgänge bis in ihre feinsten Ver-



Fig. 378. A Submaxillaris vom Schaf. Halbmonde mit Sekretpapillaren. Schleimzellen in Tätigkeit. B Submaxillaris von der Gazelle. (Nach R. KRAUSE.)

zweigungen schwarz zu färben. Während sich nun in reinen Schleimdrüsen nur die Lichtungen der Alveolen imprägnieren und in den zentralen Enden der Zellen nur hier und da kurze, tropfenförmige Anhänge hineinragen, sieht man bei serösen Drüsen die Aeste der Ausführgänge in die Alveolen eintreten und sich hier mehr oder weniger reichlich dendritisch verzweigen. Die zwischen den Zellen liegenden Sekretkapillaren sind mit kleinen Knötchen und tropfenförmigen Anhängen reichlich besetzt und erreichen niemals die Membrana propria (Fig. 379). Ein ganz übereinstimmendes Verhalten wie in reinen serösen Drüsen zeigen nun auch die Ausführungsgänge in den aus ähnlichen Zellen bestehenden Halbmonden gemischter Drüsen. Dem Einwand,

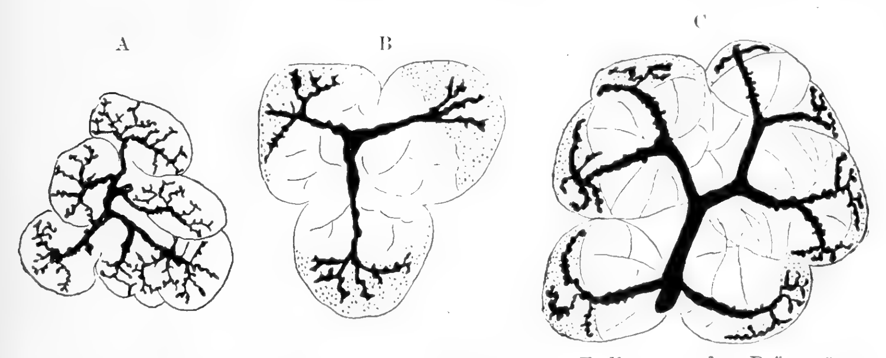


Fig. 379. A Submaxillaris des Kaninchens. Endigungen der Drüsengänge. GOLGIs Chrom-Osmium-Silbermethode. (Nach RETZIUS.) B Submaxillaris der Katze. GOLGI-Methode. Ruhestadium. (Nach LASERSTEIN.) C Submaxillaris des Hundes. Die Endigungen der Drüsengänge. Die GIANNUZZIschen Lunulae sind punktiert. Man sieht die Enden der Drüsengänge in die Lunulae hineindringen und sich in ihnen verzweigen. (Nach RETZIUS.)

daß die Sekretkapillaren der Schleimzellen durch die pralle Füllung der Zellen komprimiert sein könnten, dem an sich wenig Bedeutung zukommt, ließe sich begegnen, wenn es möglich wäre, auch an einer andauernd gereizten Submaxillaris vom Hund entsprechende GOLGI-Bilder zu gewinnen, wie an der ruhenden. Nach kürzerer oder längerer Reizung der Chorda lassen sich nach NOLL (l. c.) wohl noch Bildungen erkennen, welche den Halbmonden sehr ähnlich sind, aber man findet

im Schnittpräparat Zellen oder Zellgruppen, die „Uebergangsformen“ zu den Schleimzellen darstellen. Noll schließt daraus auf eine Beziehung der Halbmonde zu den Schleimzellen (wenigstens im gegebenen Falle) „derart, daß sie zu ihnen umgebildet werden oder aus ihnen hervorgehen können“. Wenn nun schon das Vorhandensein von Sekretkapillaren in den Halbmonden außer Zweifel stellt, daß es sich tatsächlich um aktiv sezernierende Zellgruppen handelt, so wird dies noch weiter bestätigt durch neuere Befunde von R. Krause (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 59, 1901), welcher fand, daß nach Injektion von Indigkarmin in die Vena femoralis eines Hundes hauptsächlich die Halbmonde es sind, welche in der Submaxillaris die Ausscheidung des Farbstoffes vermitteln.

Auf Grund aller der angeführten Erfahrungen sowie einer Reihe weiterer Beobachtungen, bezüglich deren ich auf die Darstellung von Oppel (III, p. 610 ff.) verweisen muß, wird man wohl der Schlußfolgerung R. Krauses beipflichten können, der alle diejenigen Schleimdrüsen, welche neben den Schleimzellen noch halbmondartige Bildungen enthalten, zu den gemischten Speicheldrüsen rechnet, deren Aufgabe es ist, neben dem mucinreichen Sekret der Schleimzellen auch noch ein anderes zu liefern, dessen Beschaffenheit es wohl dem der rein serösen Drüsen vergleichen läßt.

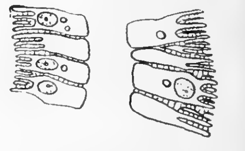


Fig. 380. Glandula submaxillaris der Katze. Einschichtiges Stäbchenepithel einer längsdurchschnittenen Speichelröhre; in vielen Zellen sind Vakuolen sichtbar. (Nach Kolossow.)

Wenn demnach in den meisten Fällen [abgesehen von der Submaxillaris der Nager und der Parotis[1])] die Speicheldrüsen der Säugetiere als aus zwei funktionell verschiedenen Zellenarten aufgebaut erscheinen, so sprechen triftige Gründe noch für eine weitere Komplikation, indem, wie schon Pflüger annahm, auch das eigentümliche Stäbchenepithel der sogenannten „Speichelröhren“ wahrscheinlich in besonderer Weise sekretorisch tätig ist, so daß die Speicheldrüsen dann sozusagen aus drei verschiedenen ineinander geschachtelten Drüsenarten bestehen würden. Es wäre daher, da die Speichelröhren mit ihrem charakteristischen Epithel auch in der sonst rein serösen Parotis sich finden, auch diese Drüse mindestens als aus zwei verschiedenen Zellenarten bestehend anzusehen, und man wird daran um so weniger zweifeln können, als R. Krause die Ausscheidung von injiziertem Indigkarmin seitens der fraglichen Zellen beim Hunde direkt beobachten konnte.

Die Speichelröhren fallen in der Parotis kleiner Säugetiere schon bei geringer Vergrößerung auf, wenn man ein Stück der Drüse durch 24 Stunden in 5-proz. Ammoniumchromat liegen läßt. Das Epithel ist einschichtig, und die einzelnen zylindrischen Zellen zeigen, wie die ganz ähnlich gebauten Zellen der gewundenen Nierenkanälchen, die Eigentümlichkeit, daß ihr der Membrana propria zugewendetes Ende pinselartig aufgefasert erscheint (Fig. 380).

1) Selbst in dieser, bisher für ein Prototyp seröser Drüsen gehaltenen Drüse sind schleimzellenführende Läppchen schon von Cl. Bernard und R. Heidenhain nachgewiesen worden. Nach Metzner (Nagels Handb., II, p. 909) ist deren Vorkommen namentlich bei jungen Tieren (Hund, Katze) Regel.

In bezug auf **den feineren Bau des sezernierenden Epithels und seine Veränderungen bei der Tätigkeit** werde ich mich sehr kurz fassen können, da es zahlreiche vortreffliche zusammenfassende Darstellungen aus älterer und neuerer Zeit gibt (vgl. insbesondere NOLL und METZNER, l. c.).

Sowohl die „Eiweißzellen" der serösen Speicheldrüsen wie die „Schleimzellen" der Mucindrüsen erscheinen im frischen Zustande von kleinen, meist stark lichtbrechenden Körnchen oder Granulis erfüllt, deren Bedeutung für die Sekretbildung zuerst LANGLEY (376—383) erkannte. Da diese Gebilde in den beiderlei Zellarten äußerlich nur wenig verschieden sind, so sehen frisch untersuchte Schleim- und Eiweißzellen einander im allgemeinen sehr ähnlich, im Gegensatze zu Schnittpräparaten, welche nach den üblichen Methoden hergestellt sind. Es beruht dies auf der großen Vergänglichkeit der Mucin-(Mucigen-)Granula sowie der Sekretkörnchen der serösen Drüsen. Beide halten fast nur der ALTMANNschen Fixierungsflüssigkeit gegenüber stand. „Unter der Einwirkung einer ganzen Reihe anderer Fixierungsflüssigkeiten, unter anderem auch des Alkohols, verschwinden die Granula, d. h. man sieht sie im Schnittpräparat nicht mehr. An ihrer Stelle sind bei Eiweiß- und Schleimdrüsen anscheinend leere Maschen des zarten Protoplasmanetzes zu sehen, welches im Falle der Schleimdrüsen etwas zarter und weitmaschiger ist als bei den serösen Drüsen; daher das hellere Aussehen der Durchschnittspräparate von Schleimdrüsen." (NOLL.) Es muß aber demungeachtet daran festgehalten werden, daß die Granula in beiden Fällen chemisch gänzlich verschieden sind. Der Sekretionsakt selbst ist nun immer durch das Verschwinden der Körnchen und dementsprechend durch Aufhellung der frisch untersuchten Zellen charakterisiert (LANGLEY), wobei sowohl die Zahl wie die Größe der Granula abnimmt. Bei Eiweißdrüsen fand LANGLEY schließlich nur noch an dem dem Lumen zu gelegenen Rande der Zellen einen Saum von Körnchen, wie ich es auch an den Zungenschleimdrüsen des Frosches konstatierte (67, 68). Nach 4—6-stündiger Reizung der Drüsennerven (N. glossopharyngeus) waren hier die Körner zwar nicht aus allen Zellen vollständig verschwunden, aber im allgemeinen herrschten doch ganz homogen aussehende (lebende) Zellen vor. Gleichzeitig hatte das Volumen der Zellen erheblich abgenommen. In keinem Falle hat sich bisher ein völliger Untergang der sezernierenden Elemente feststellen lassen (im Gegensatze zu HEIDENHAINs ursprünglicher Auffassung für Schleimzellen). Vielfach läßt sich konstatieren, daß namentlich bei den Schleimspeichelzellen der Warmblüter bei andauernder Reizung der Drüsennerven sich aus den Granulis größere Flüssigkeitsvakuolen bilden, was bei den Schleimdrüsen des Frosches (Zungendrüsen, Nickhautdrüsen) immer der Fall zu sein scheint. Auf die Beschaffenheit der Granula (Körnchen) in den Zellen der Halbmonde der Submaxillaris und Retrolingualis des Hundes legt NOLL das größte Gewicht für seine Deutung derselben als Schleimzellen, die im Begriffe stehen, neues Sekretmaterial zu bilden. Er hält die kleinen Körnchen, welche ihren Inhalt bilden, für nicht identisch mit den Sekretgranulis seröser Drüsen, „da sie kleiner und von anderer Beschaffenheit sind wie diese". „Bei Untersuchungen neugeborener Hündchen fanden sich in der Gl. submaxillaris noch keine Halbmonde, wohl aber in großer Zahl Zellen, welche in dem basalen Teil vornehmlich bezüglich der körnigen Beschaffenheit den Habitus der Halbmondzellen trugen und nach dem Lumen zu kleine Sekrettropfen enthielten. Da nun der erstgenannte Teil der Zelle nach NOLL morphologisch den Halbmondzellen der Drüsen erwachsener Tiere entspricht, so sind seiner Meinung zufolge die letzteren als nicht sekretgefüllte Schleimzellen zu betrachten. Ich muß gestehen, daß ich diesen Gründen gegenüber alle anderen oben angeführten für viel schwerwiegender halte im Sinne einer gegenteiligen Auffassung.

c) Beschaffenheit und Bedeutung des Sekretes der Speicheldrüsen.

Die so auffällig verschiedene Struktur der einzelnen Mund- und Speicheldrüsen läßt die Forderung unabweislich erscheinen, die von denselben produzierten Sekrete in möglichst reinem Zustande zu untersuchen, denn nur so dürfen wir hoffen, die physiologische Bedeutung derselben genügend klarzustellen. Es liegt in der Natur der Sache, daß dies bisher (etwa abgesehen von den Giftdrüsen der Schlangen) nur bei größeren Säugetieren und dem Menschen möglich war, obschon es ja nicht ausgeschlossen ist, daß auch bei anderen großen Wirbeltieren (Reptilien, Vögel) darauf gerichtete Untersuchungen von Erfolg begleitet sein könnten.

Da bei niederen Wirbeltieren die Munddrüsen fast in allen Fällen den Charakter von Schleimdrüsen tragen und das Fehlen des Kauens eine chemische Einwirkung der Mundsekrete auf die Nahrung von vornherein wenig wahrscheinlich macht, so wird man wohl kaum fehlgehen, wenn man ihre Bedeutung, wie dies aus den früher angeführten Beispielen sich zur Genüge ergibt, im wesentlichen darin erblickt, daß sie entweder bei der Nahrungsaufnahme als Klebemittel (Frösche, Chamäleon, *Spelerpes*, Spechte etc.) fungieren oder die Weiterbewegung (das Schlucken) erleichtern. Die gleiche Bedeutung besitzt ohne allen Zweifel auch der zähe, mucinreiche Submaxillarspeichel gewisser Monotremen (*Echidna*) und Edentaten unter den Säugetieren. Alle diese Fälle zeigen aber zugleich, daß das Sekret typischer Schleimdrüsen vor allem durch seinen Mucingehalt charakterisiert ist. Demgegenüber zeichnet sich das Sekret typischer Eiweißdrüsen (seröser Drüsen) durch seine Dünnflüssigkeit und seine relative Armut an festen Substanzen aus.

Abgesehen von den Befunden am Menschen, welche hier übergangen werden sollen, verfügen wir zurzeit nur bei den größeren Haussäugetieren über eingehendere Untersuchungen, und es wurde mit Vorliebe bisher immer der Hund benützt, obschon er, wie SCHEUNERT und GOTTSCHALK (568) richtig bemerken, als Carnivore in mancher Beziehung weniger geeignet erscheint als herbivore oder omnivore Tiere, da er seine Nahrung nur oberflächlich kaut und selbst große Mengen davon in kurzer Zeit fast ungekaut verschlingt, so daß nur wenig Speichel abgesondert wird.

In bezug auf die Sekretion der Parotis des Pferdes liegen Untersuchungen von SCHEUNERT und GOTTSCHALK (568) vor; sie legten eine Parotidengangfistel an und sahen, daß der Speichel aus der in die äußere Backenwand eingeheilten Papille des Ausführungsganges „in einzelnen Schüssen“ hervorspritzte. Das stets alkalische, wasserklare, nicht fadenziehende Sekret trübte sich beim Stehen unter Freiwerden von CO_2 durch Ausscheidung von $CaCO_3$, enthielt immer beträchtliche Mengen von Eiweiß, aber kein Mucin; das spezifische Gewicht schwankte zwischen 0,0075 und 1,0045.

Die quantitative Zusammensetzung ist recht wechselnd und hängt von verschiedenen Umständen, insbesondere von der Beschaffenheit der Nahrung, ab, schwankt aber auch bei verschiedenen Versuchen, wenn dasselbe Futtermittel verabreicht wird. Als gesetzmäßig stellte sich eine Abnahme an Trockensubstanz und N-haltigen Stoffen (Eiweiß) bei Heufütterung im Gegensatz zur Hafer-

fütterung heraus. Ersterenfalls fanden SCHEUNERT und GOTTSCHALK (568) in 1000 Teilen des Sekretes

993—994,7 Teile Wasser
5,3—7 „ Trockensubstanz
2,3—3,1 „ Asche,

letzterenfalls aber

991,5—994,2 Teile Wasser
5,8—8,5 „ Trockensubstanz
2,1—2,7 „ Asche.

Nach Untersuchungen von ELLENBERGER und HOFMEISTER setzen sich die festen Substanzen aus 0,242 Proz. organischen und 0,596 Proz. anorganischen Stoffen und die letzteren wieder aus 0,2364 NaCl, 0,1775 kohlensauren Alkalien, 0,0441 Sulfaten und Phosphaten und 0,1378 $MgCO_3$ und Kalk zusammen. Namentlich an dem letzteren ist der Parotidenspeichel aller Haussäugetiere sehr reich. Der aus dem N berechnete Eiweißgehalt betrug 0,1562—0,192.

Aus den angeführten Zahlen ersieht man ohne weiteres den außerordentlich hohen Wassergehalt des Parotidenspeichels. Bei irgend lebhafterer Sekretion betrug der Wassergehalt mehr als 99 Proz., und nur dann, wenn weniger Speichel abgesondert wurde (bei wasserreicherer Nahrung), war er konzentrierter und besaß mehr als 1 Proz. Trockensubstanz. Es ist ferner bemerkenswert, daß, wie die Aschenbestimmungen zeigten, der größere Trockensubstanzgehalt nicht auf einem Mehrgehalt an anorganischen (mineralischen) Bestandteilen, sondern auf der Anwesenheit größerer Mengen organischer (N-haltiger) Stoffe beruht.

In sehr auffälliger Weise erscheint die Speichelmenge, besonders auch die der Parotidenabsonderung, von der Beschaffenheit der Nahrung abhängig. Dies macht sich auch schon beim Hunde geltend und verweise ich in dieser Beziehung auf die von COHNHEIM (136, p. 342) reproduzierte Tabelle nach PAWLOW, aus der zugleich zu ersehen ist, daß hier die Absonderung der Submaxillardrüse quantitativ immer sehr in den Vordergrund tritt. Die Menge des täglich bei den Pflanzenfressern sezernierten Speichels ist sehr bedeutend und beträgt 40—60 kg in 24 Stunden. „Der Anteil der einzelnen Drüsen an der gesamten Sekretion richtet sich nur zum Teil nach ihren Größenverhältnissen. So ist die Parotis des Pferdes 4mal so groß wie die Submaxillaris, liefert aber 15—30mal mehr Speichel als diese. Die Parotis des Rindes ist der Submaxillaris gleich an Masse, sezerniert aber ebenfalls 4—6mal mehr Speichel als diese.“ (ELLENBERGER und SCHEUNERT, 220.)

Aus all diesen Tatsachen ergibt sich schon, daß beim Speichelsekret die Massenhaftigkeit desselben der wesentlichste Punkt ist und daß der Speichel auch bei Säugetieren in erster Linie mechanische Funktionen zu erfüllen hat.

„Es unterliegt“, wie PAWLOW sagt, „keinem Zweifel, daß der Speichel (und es gilt dies besonders vom Parotidensekret) vor allem die Rolle von Wasser zu spielen hat. Dieses ist aber in der Mundhöhle dann nötig, wenn ein Tier feste, trockene Nahrung aufnimmt, um in ihr alles Lösliche aufzulösen, wodurch ihr chemischer Bestand mit Hilfe der speziellen, sozusagen chemischen (Geschmacks-)Nerven erkannt werden kann, um ihrer mechanischen Bearbeitung Vorschub zu leisten. Daß dem wirklich so ist, beweist ein alter Versuch von

Cl. Bernard, welcher ein Pferd, bei dem nur der Parotisspeichel nicht in den Mund gelangte, nur mit großer Schwierigkeit trockene Nahrung (Hafer, Heu) schlucken sah. Es ist klar, wie zweckmäßig für die Nahrungsverdauung folgende mehr oder weniger allgemeine Bezeichnung ist: je trockener, fester die Nahrung, desto mehr Speichel ergießt sich auf sie aus allen Speicheldrüsen.“ (Pawlow.) „Sodann dient der Speichel (und namentlich wieder das Sekret der Parotiden) oft zur Verdünnung allzu konzentrierter Lösungen von in den Mund geratenen Substanzen sowie zur Abspülung schädlicher oder ekelerregender Substanzen aus der Mundhöhle ... Von den verschiedenen, einem Tiere widerstehenden chemischen Stoffen erfordern einige infolge ihrer besonders starken chemischen Wirkung ganz besondere Maßnahmen. Diese werden augenscheinlich von der Parotis, welche auf Säuren und Alkali, ganz im Gegensatz zu allen übrigen irritierenden Substanzen, einen sehr eiweißreichen Speichel ausscheidet, ergriffen.“ (Pawlow.) Man kann nach Pawlow einem Hunde viele Male und in Gramm-Portionen eine 0,5-proz. HCl-Lösung ins Maul gießen, ohne auch nur die geringste Schädigung der Mundschleimhaut zu beobachten. Taucht man jedoch die Zunge des Hundes einige Minuten in eine solche Säurelösung, so löst sich die oberflächliche Epithelschicht ab, ganz wie bei einer Verbrühung. Gottschalk konnte übrigens direkt nachweisen, daß beim Pferde durch Einspritzen von Säure in die Mundhöhle die Alkalinität des Speichels beträchtlich erhöht wird.

Mit den angeführten, im wesentlichen für den Hund geltenden Folgerungen Pawlows stimmen nun die Versuchsergebnisse Gottschalks (262) am Pferde durchaus überein. Er fand, daß bei gleich großen Mengen verschiedener Futtermittel sehr verschiedene Mengen von Parotidensekret ergossen werden, und zwar erwies sich der Wassergehalt der Nahrung als ausschlaggebend. Aber auch die Rauhigkeit derselben und ferner die Beschaffenheit, die dieselbe beim Kauen in der Mundhöhle annimmt, erwies sich von großer Bedeutung. So ergießen sich bei Genuß von Heu und Hafer stets reichliche Speichelmengen, aber auch frisches Gras veranlaßt infolge seiner Rauhigkeit trotz seines großen Wassergehaltes eine ziemlich beträchtliche Sekretion. Pferde, die zu Kaubewegungen und Speichelabsonderung dadurch gebracht wurden, daß man ihnen eine rauhe Raspel ins Maul hielt oder eine Klemmpinzette an das Zungenbändchen hing, sonderten nach Scheunert und Ellenberger (Lehrb.) unter lebhaftem Spielen mit der Zunge erhebliche Mengen eines (wohl hauptsächlich aus Submaxillaris und Sublingualis stammenden) so ungemein zähen Speichels ab, daß er mit der Schere zerschnitten werden mußte, um ihn in kleineren Portionen zu verwenden. Nahrungsmittel, die, wie frisches Brot, eine klebrige, zähe Masse bilden, veranlassen trotz ihres hohen Wassergehaltes eine stärkere Sekretion als etwa gekochte Kartoffeln, die im Maule zwar auch einen Brei bilden, der aber lange nicht so zäh ist. Wasserreiche, leicht kau- und schlingbare Nahrung ruft gar keine oder eine nur ganz minimale Absonderung hervor. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse seien einige Angaben über die bei solchen Versuchen erhaltenen Sekretmengen angeführt, die auf je 1000 g des Futtermittels bei je einem Versuch aus einer Drüse entleert wurden. Bei Heu wurden sezerniert 1304 ccm, bei Hafer 330 ccm, bei trockenem

Brot 218 ccm, bei frischem Brot 121 ccm, bei gekochten Kartoffeln 43 ccm, bei Rüben 23 ccm und bei rohen Kartoffeln ca. 2 ccm (GOTTSCHALK). Nach SCHEUNERT und ILLING (569) sondert ein Pferd bei Aufnahme von gebrochenem Mais und Hafer das doppelte, von Hafer und Häcksel das 2—5-fache und von Heu das 5-fache Gewicht des Versuchsfutters an Speichel ab.

Es ist sehr bemerkenswert, daß die Parotiden des Pferdes anfangs immer sehr reichliche Speichelmengen liefern, daß diese aber mit der Dauer der Nahrungsaufnahme geringer werden, und zwar auch dann, wenn die in der Zeiteinheit aufgenommenen Nahrungsmengen während der ganzen Mahlzeit ziemlich gleich blieben. Die Sekretion ging, wenn die Tiere längere Zeit gefressen hatten (etwa 1/2 Stunde) oft auf erstaunlich geringe Werte zurück. Jedenfalls zeigten die Versuche, daß die Sekretionsgeschwindigkeit in keiner Beziehung zur Menge der aufgenommenen Nahrungsmasse steht. Eine Erklärung für dieses auffallende Verhalten ist bisher nicht gegeben worden.

Der Sekretionsakt selbst, dessen nervöse Vermittlung beim Pferde die gleiche ist, wie sie für die Parotis des Hundes festgestellt wurde, scheint in nächster Beziehung zu den Kaubewegungen zu stehen. Immer jedoch erfolgt der erste Speichelerguß aus einer angelegten Fistel erst einige Sekunden nach Beginn des Kauens. Dann aber geschieht die Entleerung „schußweise", und zwar entsprechend den einzelnen Kieferschlägen. Bei jedem Schuß spritzte der Speichel in weitem Bogen aus der Papilla parotidea hervor.

Von den chemischen Wirkungen des gemischten Mundspeichels wird später ausführlich gesprochen werden. Hier sei nur der höchst auffallenden Tatsache gedacht, daß dem Parotidensekret des Pferdes eine Amylase (Ptyalin) gänzlich zu fehlen scheint. Dies wurde schon vor langer Zeit von GOLDSCHMIDT (257, 258) behauptet. Er gibt an, daß unter aseptischen Kautelen aufgefangenes Sekret keine Amylolyse bewirkt, wohl aber wirksam wird, wenn es an der Luft stehen bleibt, und schließt daraus auf das Hereingelangen eines „vitalen" amylolytischen Fermentes. Wenn man auf Grund dieser keineswegs einwandfreien Versuche noch Zweifel hegen konnte, so erscheint dies wohl ausgeschlossen gegenüber den aus neuester Zeit stammenden Untersuchungen von GOTTSCHALK (l. c.), der auch nach längerem Stehen des Speichels oder nach Vorbehandlung mit verdünnten Säuren in keinem Falle eine diastatische Wirkung nachzuweisen vermochte, so daß wohl auch die Annahme einer an sich unwirksamen Vorstufe des Fermentes (Proptyalin) als ausgeschlossen gelten darf. Da nun die Granula in den Zellen der Pferde-Parotis ebenso vorhanden sind wie in anderen serösen Drüsen, so erscheint wohl der Schluß gerechtfertigt, daß ihnen wenigstens in diesem Falle nicht die Bedeutung einer Fermentsubstanz zukommt, während dies bei den gleichnamigen Drüsen anderer Tiere zum Teil sicher der Fall ist.

In manchen Punkten, und zwar nicht sowohl hinsichtlich der Beschaffenheit des Sekretes als vielmehr bezüglich des Modus der Absonderung begegnen wir wesentlich abweichenden Verhältnissen bei den Parotiden der Wiederkäuer. Das Sekret ist wie beim Pferd sehr wasserreich, klar, dünnflüssig, völlig frei von Mucin und

zeigt stark alkalische Reaktion. Der während des Kauens abgesonderte Speichel enthielt in 1000 Teilen:

989,380 Teile Wasser
1,450 „ organische Substanz
9,170 „ Salze (1,940 NaCl)

Wie man sieht, ist der Gehalt an organischen Substanzen (Eiweiß) viel geringer, der an Aschebestandteilen wesentlich größer als beim Pferde. Die bei der Nahrungsaufnahme sezernierten Sekretmengen waren bei verschiedenen Kühen verschieden, aber immer geringer als beim Pferde. (Ellenberger und V. Hofmeister erhielten von der Parotis einer Kuh 110—550 ccm pro Stunde.) Wie Colin (146) und unabhängig davon C. Eckhardt (176) entdeckten, liefern die Parotiden der Wiederkäuer, ganz abweichend von denen des Pferdes, nicht nur während der Nahrungsaufnahme, sondern auch (im Gegensatz zur Submaxillaris) beim Wiederkauen und in den Ruhepausen Sekret, was um so bemerkenswerter ist, als eine derartige kontinuierliche Absonderung bei den echten Verdauungsdrüsen sonst nicht vorkommt. Von der Parotis einer Kuh erhielten Ellenberger und Hofmeister beim Fasten noch immer 40—50 ccm Speichel in einer Viertelstunde. Meist macht sich aber beim Fressen eine beträchtliche Steigerung der Sekretmenge geltend. Colin fand, daß die Parotis des Rindes in der Zeiteinheit (z. B. in einer Stunde) beim Fressen 4—8mal so viel Speichel liefert wie beim Fasten. G. Moussu und J. Tissot geben für die Kuh an, daß die Speichelmenge der Parotis in der Ruhe 3 g pro Minute betrage, auf Reizung des cerebralen Nerven aber auf 25—93 g ansteige. Für die Parotis des Schafes hat Eckhardt nachgewiesen, daß die Sekretion auch nach möglichst sorgfältiger Durchschneidung aller cerebralen Drüsennerven (die betreffenden Fasern verlaufen in einem Zweig des N. buccalis trigemini), deren Reizung eine außerordentlich starke Absonderung bewirkt, völlig unverändert fortdauert (auch beim Ochsen soll nach Moussu nach Durchtrennung des genannten Nervenstammes die Sekretion, wenn gleich stark vermindert, fortdauern). Eckhardt durchschnitt außerdem auch noch den Sympathicus, so daß wohl nur die Annahme übrig bleibt, daß die Parotis der Wiederkäuer in sich selbst die Ursache der dauernden Erregung trägt. Zudem hatte schon früher Schwahn (Eckhardts Beitr., VII, p. 161) bewiesen, daß weder der Facialis, noch der Glossopharyngeus, noch der Auriculotemporalis, noch der Sympathicus Einfluß auf die kontinuierliche Sekretion der Parotiden des Schafes besitzen. „Da nun auch die Durchschneidung des N. buccalis daran nichts ändert, so ist es schwer, sich vorzustellen, wo ein solcher anderer Nerv sich ziehen sollte“ (Eckhardt). Die Abhängigkeit der Sekretion vom Kauakte läßt sich gerade bei den Wiederkäuern besonders deutlich erkennen, indem man nach Einbinden einer Kanüle in den Stenonschen Gang sieht, daß während des Kauens der Nahrung, was diese Tiere abwechselnd mit den Molaren beider Kieferseiten bewerkstelligen, auch die Absonderung der Ohrspeicheldrüsen abwechselt, so daß der Speichel immer auf derjenigen Seite reichlicher fließt, auf welcher die Kaumuskeln in stärkerer Tätigkeit sich befinden (Cl. Bernard).

Aus dem Umstand, daß die Mundflüssigkeit bei Rindern auch während des Fastens mucinhaltig ist, schließen Ellenberger und

Hofmeister, daß auch die kleinen Munddrüsen dauernd tätig sind, indem das Parotidensekret kein Mucin enthält und die Submaxillaris bei Nahrungsentziehung ruht. Bezüglich des Ferment-(Ptyalin-)Gehaltes des Parotidenspeichels der Wiederkäuer habe ich keine genauen Angaben finden können, doch erwähnen Ellenberger und Scheunert (Lehrb.), daß der gemischte Speichel der Wiederkäuer eine noch geringere diastatische Wirkung zeigt als der der Einhufer. Ellenberger gibt in seinem Handbuch (I, p. 767) nur an, daß der Parotidenspeichel des Rindes sowie Extrakte derselben Drüsen vom Schaf, Schwein und Hund amylolytisch wirken; bezüglich der merkwürdigen Veränderungen, welche die Zusammensetzung des Parotidensekretes beim Hunde, namentlich in bezug auf seine organischen Bestandteile (Eiweiß), bei gleichzeitiger Reizung des cerebralen Drüsennerven und des Sympathicus erfährt, muß auf die klassische Darstellung Heidenhains in Hermanns Handbuch (Bd. 5) verwiesen werden. Doch soll noch erwähnt werden, daß auch unter physiologischen Bedingungen der Eiweißgehalt ein sehr wechselnder ist. Während er bei Zufuhr starker Salzlösungen oder schlecht schmeckender Stoffe 0,4 Proz. beträgt, steigt er, wenn ätzende Substanzen, Säuren oder Laugen in den Mund gelangen, auf 0,95 Proz. Die ätzenden Substanzen werden also nicht nur verdünnt, sondern auch chemisch neutralisiert.

Es ist klar, daß die Schwierigkeiten, die Sekrete der Speicheldrüsen zu untersuchen, in demselben Maße wachsen, wie die Größe der Tiere abnimmt.

Es liegen Untersuchungen nur noch für Kaninchen vor, die sich aber im wesentlichen auch nur auf die diastatische Wirksamkeit der betreffenden Speichelart beschränken. Nach Grützner (272, 273, 275) gelingt es ohne Schwierigkeit, in den Ausführungsgang der Parotis des genannten Tieres eine Kanüle einzuführen. Nach voraufgehender Nahrungsentziehung während 15—18 Stunden wurde der eine Halssympathicus durchschnitten und der andere mit schwachen Induktionsströmen so lange (etwa $^1/_2$ Minute) gereizt, bis immer 1—2 Tröpfchen aus der Kanüle abgeflossen waren, dann eine kleine Pause von etwa einer Minute gemacht und die Reizung wieder fortgesetzt. Auf diese Weise gelingt es, innerhalb einiger Stunden größere Mengen (2—3 ccm) konzentrierten, im Wasserbade vollständig gerinnenden Speichels zu erhalten und die charakteristisch histologischen Veränderungen im Drüsengewebe zu erzeugen. (Grützner.)

Der cerebrale Parotisspeichel des Kaninchens zeigt nach R. Heidenhain (296, p. 40) für das bloße Auge keinen erkennbaren Unterschied vom Sympathicusspeichel. Beide Flüssigkeiten sind wässerig, leicht tropfend, nicht fadenziehend (mucinfrei). Der erstere aber enthält weniger Eiweiß, er gerinnt beim Erwärmen nur unter Flockenbildung. Der trockene Rückstand betrug bei jenem 3,7—8,3 Proz., bei diesem nur 1—2 Proz. Die Differenz beruht nur auf einem Ueberschuß an Eiweißstoffen; der Salzgehalt ist beim Sympathicusspeichel sogar geringer als beim cerebralen. Wie der Parotisspeichel ist auch der (durch Reizung der Chorda gewonnene) Submaxillarisspeichel völlig mucinfrei; er stellt nach R. Heidenhain „eine dünne, wasserhelle Flüssigkeit dar, die sich an der Luft nicht trübt. Eine Andeutung von fadenziehender Konsistenz ist nie bemerkt worden. Die Reaktion ist entschieden alkalisch. Weder Kochen noch Alkohol bringt eine Fällung hervor, dagegen Essigsäure eine milchige Trübung, herrührend von sehr kleinen, dichten weißen Flöckchen.

Der Niederschlag ist im Ueberschuß der Säure nicht löslich. Aehnlich verhält sich der Speichel gegen HNO_3. Bei Anwendung konzentrierter HNO_3 tritt gelbe Färbung des Niederschlages ein.“ R. HEIDENHAIN gibt an, daß es sich um einen Eiweißkörper (Albuminat) handelt, welcher den einzigen organischen Bestandteil dieses Speichels darstellt. Der Gesamtgehalt an festen Bestandteilen ist nicht unbeträchtlich. In einem Versuche betrug der Trockenrückstand 1,239 Proz. Während sich der Parotisspeichel des Kaninchens immer als außerordentlich reich an diastatischem Ferment (Amylase) erwies, leugnet GRÜTZNER dessen Vorhandensein im Submaxillarspeichel völlig (im Gegensatze zu NUSSBAUM).

Es ist dies eine sehr bemerkenswerte Tatsache, da die Submaxillaris des Kaninchens, wie die der Nagetiere überhaupt, rein serösen Charakter zeigt. Dasselbe Resultat ergaben auch Glyzerin- oder Wasserextrakte der betreffenden Drüsen, und es hat SCHEUNERT (563) auch beim Hamster bei Untersuchungen solcher Extrakte die gleiche Tatsache konstatieren können. Diese Feststellungen sind von Wichtigkeit, denn es ergibt sich aus ihnen, daß man morphologisch (histologisch) gleichgebaute Drüsen durchaus nicht auch als funktionell gleichgeartet betrachten darf. Es erschwert dies natürlich auch sehr die Beurteilung derjenigen Formen von Speicheldrüsen, welche neben typischen Schleimzellen auch Eiweißzellen in Form von Halbmonden enthalten, wie die Submaxillaris in den bei weitem meisten Fällen.

Die eingehendsten Kenntnisse besitzen wir über die Submaxillaris des Hundes, wo jene Bildungen nicht allzusehr entwickelt sind und die meist als reine Schleimspeicheldrüse betrachtet wird. Der wesentlichste Unterschied zwischen Parotis- und Submaxillarspeichel liegt im Mucingehalt des letzteren, der innerhalb weiter Grenzen wechselt, je nachdem das Sekret durch Reizung des cerebralen Drüsennerven (Chorda) oder des Sympathicus gewonnen wird. Dementsprechend schwankt auch das spezifische Gewicht zwischen 1,0039—1,0056 (Chordaspeichel) und 1,0075—1,0181 (Sympathicusspeichel). Der feste Rückstand beträgt ersterenfalls 1,2—1,4 Proz., anderenfalls 1,57—2,8 Proz. Mit Rücksicht auf die fragliche Natur der Halbmonde scheint es mir bedeutungsvoll, daß der Submaxillarspeichel des Hundes immer auch Eiweiß (Globulin) enthält, aber freilich in sehr geringen Mengen. Anscheinend ist die Eiweißmenge im Sympathicusspeichel größer als im Chordaspeichel.

Die genauesten Angaben über den Eiweißgehalt des Submaxillarspeichels beim Hunde verdanken wir KÜHNE (Phys. Chem.). Ein Teil des Eiweißes ist darin als Globulin enthalten, „denn es kann durch Verdünnen mit viel Wasser durch Kohlensäure in Form einer sehr feinen Trübung niedergeschlagen werden, die beim Schütteln mit Luft wieder verschwindet. Ein zweiter Anteil des Eiweißes fällt erst aus der mit CO_2 gefällten Lösung beim Erwärmen mit Essigsäure oder auf Zusatz von Salpetersäure. Da der Speichel nur sehr wenig Eiweiß enthalten kann, so sind diese Reaktionen nur bei besonderer Sorgfalt wahrnehmbar. Am leichtesten überzeugt man sich von der Gegenwart des Eiweißes im Chordaspeichel durch Zusatz von HNO_3, die hier entstandene Opaleszenz schwindet beim Kochen unter Bildung einer gelben Lösung, die beim Alkalisieren mit NH_3 in Orange übergeht (Xanthoproteïnreaktion).“ Ungleich deutlicher fallen alle die genannten Reaktionen beim wasserarmen, zähen Sympathicusspeichel aus. Sein Mucingehalt ist so groß, „daß er aus einzelnen größeren Klumpen zu bestehen scheint, ähnlich einer zerhackten Leimgallerte, es gelingt leicht, viele Fuß lange Fäden davon zu ziehen“. Er soll nach KÜHNE in geringem Grade diastatisch wirken.

Auf Grund der histologischen Untersuchung der betreffenden Drüsen liegt, wie ich meine, kein Grund vor, den Eiweißgehalt des Sekretes auf die „Schleimzellen“ zu beziehen, da in denselben nur eine bestimmte Art von Körnchen vor-

kommt, deren Beziehung zur Mucinproduktion außer allem Zweifel steht. Dagegen scheint es, glaube ich, nicht unwahrscheinlich, daß die Granula der Halbmondzellen dabei eine wesentliche Rolle spielen. Um in diesem Punkte klar zu sehen, wäre freilich eine vergleichend-chemische Untersuchung des Submaxillarspeichels verschiedener Säugetiere erstes Erfordernis. Leider stehen aber nur sehr wenige Angaben in dieser Beziehung zur Verfügung. Als sicher darf gelten, daß der Mucingehalt der Massenentwicklung typischer Schleimzellen proportional ist und daß der Submaxillarspeichel in Fällen, wo solche Elemente ganz fehlen, auch mucinfrei erscheint (Nager). Ferner ist es bekannt, daß das betreffende Sekret beim Menschen, wo die Submaxillaris deutlich den Charakter einer gemischten Drüse darbietet, dünnflüssiger (mucinärmer) ist, als beim Hunde. Auch sei nur kurz daran erinnert, daß, wie schon HEIDENHAIN feststellte, der Mucingehalt ganz wesentlich von dem Vorrat der Drüse an dieser Substanz abhängt und rasch abnimmt, wenn dieselbe (infolge anhaltender starker Reizung) daran mehr und mehr verarmt. Die extrem zähe, klebrige Beschaffenheit des Submaxillarspeichels der früher genannten Monotremen und Edentaten läßt wohl sicher auf ein entsprechendes Vorwalten der Schleimzellen schließen. Durch eine auffallend starke Entwicklung „seröser“ Elemente (Eiweißzellen) ist nun, wie schon früher erwähnt wurde, die Submaxillaris der Katze und der Wiederkäuer (Schaf) ausgezeichnet. Den Chordaspeichel der ersteren fand LANGLEY (377) auffallenderweise und im direkten Gegensatz zu den beim Hund konstatierten Verhältnissen zäher als den Sympathicusspeichel. Ueber den Eiweißgehalt habe ich keine Angaben finden können. Den Chordaspeichel des Schafes beschreibt R. HEIDENHAIN (Breslauer Untersuchungen, IV, 1868, p. 27) als „eine stark alkalische Flüssigkeit von nur wenig ausgesprochener fadenziehender Beschaffenheit“, die sich beim Stehen an der Luft trübt. „Die Trübung rührt nicht von einem Kalksalz her, denn sie schwindet bei Zusatz von NaOH-Lauge. Der auf diese Weise aufgehellte Speichel trübt sich wieder erheblich bei Zusatz von konzentrierter NaCl-Lösung. Das Sediment ballt sich beim Kochen. Der durch Filtrieren von dem spontan entstandenen Niederschlag getrennte Speichel zeigt Reaktionen, welche einen Gehalt an Albuminaten in ziemlich beträchtlicher, an Mucin in sehr veränderlicher Menge nachweisen. Bei Zusatz von Essigsäure trübt sich die Flüssigkeit milchig. Oft sieht man gleichzeitig damit auch eine Konsistenzänderung eintreten; der Niederschlag ballt sich bald zu einer sich stark kontrahierenden weißen Flocke, während die Flüssigkeit noch opaleszent bleibt, weil das kohärente Gerinnsel nicht alles ausgefällte Eiweiß einschließt. Kochen befördert die Kontraktion der Flocke und führt Klärung der Lösung dadurch herbei, daß der die Opaleszenz bedingende (Eiweiß-) Niederschlag zu kleinen Flocken verdichtet wird. Die große weiße Flocke zerfällt in einigen Stunden in konzentrierte HNO_3, da der Schleim sich löst, während das von ihm eingeschlossene nicht lösliche Eiweiß die gelblich gefärbte Flüssigkeit opaleszent macht. Weitere Reaktionen des klar filtrierten Speichels sind folgende: Kochen führt nur nach vorgängigem Zusatz von NaCl oder $MgSO_4$ Fällung herbei; HNO_3 ruft eine milchige Trübung hervor, Alkohol erzeugt einen flockigen Niederschlag. Sublimat, $CuSO_4$ und neutrales Eisenchlorid fällen den Speichel auch nach vorgängigem Neutralisieren. Kohlensäure trübt ihn nach starkem Wasserzusatz.“

Ich habe alle diese Details ans dem Grunde angeführt, weil aus denselben überzeugend hervorgeht, daß ganz in Uebereinstimmung mit dem histologischen Bau und dem Verhältnis zwischen Schleimzellen und Eiweißzellen das Sekret der Submaxillaris vom Schaf immer einen viel geringeren Schleimgehalt und umgekehrt einen wesentlich höheren Eiweißgehalt zeigt, als das der gleichnamigen Drüse vom

Hund. R. Heidenhain hat dies bereits ausdrücklich betont, er war aber der Meinung, daß man zwischen den nur aus Eiweißzellen zusammengesetzten Drüsenalveolen und den Halbmonden prinzipiell unterscheiden müsse. In bezug auf die anorganischen (Aschen-)Bestandteile fällt der Submaxillarspeichel des Schafes durch seinen Kalkreichtum gegenüber dem des Hundes auf; doch enthält der Parotidenspeichel bei allen Haustieren noch mehr davon.

Höchst bemerkenswert erscheint der Umstand, daß die Submaxillardrüse der Säugetiere, ganz unabhängig von ihrer histologischen Zusammensetzung, entweder frei oder doch arm an diastatischem Ferment ist. In bezug auf die gleichbeschaffene Parotis und Submaxillaris des Kaninchens war davon schon früher die Rede, es tritt hier, wie überhaupt bei den Nagern, der Gegensatz am schärfsten hervor; andererseits scheint noch der Parotisspeichel des Pferdes fermentfrei zu sein (vgl. oben).

Nach Nussbaum (481) liefern die Submaxillardrüsen des Rindes, Schafes, Meerschweinchens und der Maus alle schnell und kräftig auf Stärke wirkende Extrakte; dieser Behauptung wird aber auf das entschiedenste von Grützner (l. c.) widersprochen. Er fand, daß diastatisch wirksamer Speichel nur geliefert wird von den Speicheldrüsen des Menschen und den Parotiden der Nagetiere (Kaninchen, Mäuse, Eichhorn, Meerschweinchen). Die Submaxillardrüsen der genannten Tiere (ausgenommen das Meerschweinchen) sowie die Speicheldrüsen vom Pferd, Rind, Ziege, Reh und Schaf und von Tieren, die von gemischter Kost leben (Bär, Igel, Schwein), sollen nur „verschwindende Spuren von diastatischem Ferment“ enthalten. Mit dieser Behauptung stehen aber andere Erfahrungen in direktem Widerspruch. So findet sich in Ellenbergers Handbuch (I, p. 767) die Angabe, daß der Submaxillarspeichel vom Rind Stärkekleister in $2^1/_2$ Stunden verzuckert, dasselbe soll für das Pferd Geltung haben. „Die Extrakte der Submaxillardrüsen des Schafes, des Hundes und des Schweines besitzen ebenfalls sämtlich ein saccharifizierendes Vermögen.“ Was den Hund betrifft, so konnte Friedenthal (238) an einem mit physiologischer NaCl-Lösung bereiteten Extrakt sämtlicher Speicheldrüsen auch nach 24-stündigem Stehen im Brütschrank bei 40° unter Zusatz von Chloroform keine Spur diastatischer Wirksamkeit nachweisen. Dasselbe Verhalten zeigten ebenso behandelte Speicheldrüsen der Katze. Auch Zerreiben der gesamten Drüsenmasse mit Sand und Ausziehen mit Sodalösungen lieferte keine wirksamen Extrakte. Ebensowenig ließ Speichel von Hund und Katze nach stundenlangem Digerieren mit HCl von 0,01—0,2 Proz. bei Körpertemperatur und darauffolgendem Neutralisieren der Säure irgendeine Wirkung auf Stärkelösungen erkennen.

Auch Sublingual-, Palatinal-, Buccal- und Labialextrakte von Pferd, Rind, Schaf und Schwein sollen nach Ellenberger und Hofmeister amylolytisches Vermögen besitzen. Alle diese widerspruchsvollen Angaben lassen es sehr wünschenswert erscheinen, die chemische Wirkung der einzelnen Speichelarten bei verschiedenen Tieren nochmals einer genaueren Prüfung zu unterziehen, denn die entsprechende Wirkung des Gesamtspeichels (gemischten Speichels) läßt, wie es scheint, nicht ohne weiteres einen Schluß zu auf die seiner einzelnen Bestandteile. Nach Ellenberger und Hofmeister „wirkt der Gesamtspeichel unserer Haustiere bedeutend kräftiger als die

einzelnen Speichelarten für sich. Ebenso soll eine künstlich hergestellte Mischung der einzelnen Speichelarten und der isoliert dargestellten Extrakte der Speicheldrüsen schwächer als der natürliche gemischte Speichel, aber stärker als jede einzelne Speichelart oder jedes einzelne Extrakt wirken.“

Nach einer aus neuester Zeit (1910) stammenden Zusammenstellung von Scheunert wäre der (gemischte) Speichel des Menschen und nächstdem der des omnivoren Schweines am wirksamsten; nur geringe Wirkung hat der Speichel der Einhufer, noch geringere der Wiederkäuerspeichel und gar keine oder nur ganz unbedeutende der der Carnivoren (Hund). Nach einer längeren Mahlzeit soll der Speichel der Herbivoren sogar ganz fermentfrei werden können.

Man sieht, daß sich hier einer vergleichenden Untersuchung noch eine Fülle von Fragen darbieten, deren Entscheidung auch von allgemein biologischen Gesichtspunkten aus von großem Interesse wäre. Denn wenn es auch ohne weiteres verständlich erscheint, warum bei reinen Carnivoren der Speichel sozusagen ausschließlich mechanische Bedeutung hat, so erscheint es doch zunächst auffallend, warum gerade bei den allertypischsten Herbivoren (Einhufer, Wiederkäuer) die chemische, auf die Verdauung der Kohlehydrate (Stärke) gerichtete Wirkung des Speichels gegenüber den Nagetieren so sehr auffallend zurücktritt. Freilich kann man ja geltend machen, daß die Wiederkäuer, die die Nahrung nur sehr unvollkommen kauen, die Stärke in einer Form aufnehmen, die sie dem Einfluß eines Speichelfermentes so ohne weiteres unzugänglich macht, d. h. in Cellulosehüllen eingeschlossen, und dies gilt ja wohl auch vom Pferd, wenigstens im wilden Zustande. Andererseits kauen wieder die Nagetiere, die sich ja zumeist von stärkehaltigen Samen nähren, außerordentlich sorgsam. Es läßt sich aber demgegenüber darauf hinweisen, daß die Wiederkäuer ja noch einmal, und zwar dann sehr anhaltend und genau, kauen, wobei wohl reichlicher als sonstwo zu einer „chemischen Mundverdauung“ Anlaß gegeben wäre. Nichtsdestoweniger setzen, wie zuerst Colin (146) gefunden und Ellenberger bestätigt hat, gerade die hier wohl in erster Linie in Betracht kommenden Submaxillardrüsen während des Wiederkauens mit ihrer Tätigkeit völlig aus (im Gegensatz zu den Parotiden). Der Umstand, daß, wie wir sehen werden, der Hauptort, wo der Speichel als chemisches Agens zur Wirkung kommt, nicht der Mund, sondern der Magen ist, ändert natürlich an diesen Erwägungen nichts.

Fassen wir die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen zusammen, so darf man wohl sagen, daß wir über Art und Ort der Bildung der organischen Bestandteile des Speichels (Mucin, Eiweiß) ziemlich unterrichtet sind, indem das erstere ausschließlich von den Schleimzellen gebildet, das Eiweiß dagegen sehr wahrscheinlich in den sogenannten Eiweißzellen (inkl. Halbmonde) erzeugt wird. Auch darf als sicher gelten, daß die Absonderung dieser Stoffe vorwiegend unter der Herrschaft von Nervenfasern steht, welche in der Mehrzahl der Fälle (Ausnahme Katze?) im Sympathicus verlaufen. Unsicher ist noch die Bedeutung des Stäbchenepithels der „Speichelröhren“ und der „Schaltstücke“. Wahrscheinlich steht das erstere zur Wasserabsonderung in Beziehung.

II. Der Magen und seine mechanischen Funktionen.

A. Anatomisches (Amphibien, Reptilien, Vögel).

Derjenige Teil des Verdauungsapparates, welcher bei den höheren Wirbeltieren die mannigfachsten Differenzierungen erfahren hat, ist der Magen, der, bei manchen Fischen noch gänzlich fehlend, in allen anderen Fällen morphologisch so in den Vordergrund tritt, daß man ihn lange Zeit als das Verdauungsorgan κατ᾽ ἐξοχήν anzusehen geneigt war. So definiert schon Sömmerring (1796) den Magen als „denjenigen Teil des Darmkanales, der zwischen dem Schlunde und Zwölffingerdarm liegt, zuerst Speise und Trank empfängt und bearbeitet und Nahrungsstoff aus ihnen saugt".

Bei den Fischen im allgemeinen nur als eine mehr oder weniger deutlich abgesetzte und dann immer drüsenhaltige Erweiterung des Darmrohres ausgeprägt, erscheint der Magen weiterhin sehr verschieden gestaltet und oft auch in einzelne, funktionell nicht gleichwertige Abteilungen gegliedert, wie z. B. bei manchen Vögeln und gewissen Säugetieren (Wiederkäuer, Wale). Das, was die Vielgestaltigkeit des Wirbeltiermagens in erster Linie bedingt, ist wohl die Anpassung an die so sehr verschiedenen Ernährungsverhältnisse und an die Beschaffenheit der Nahrung. So sehen wir, wie Nuhn (479) ausführt, mit wachsendem Nahrungsbedürfnis den Magen sich sackartig erweitern und in Querstellung übergehen. Herbivore Tiere, deren Nahrung im allgemeinen massiger und zugleich schwerer verdaulich ist, besitzen in der Regel einen viel größeren Magen als carnivore. Am eingreifendsten wird die Form des Magens aber in allen den Fällen verändert, wo derselbe neben seiner eigentlichen verdauenden Funktion noch gewisse andere Verrichtungen mitübernimmt, die sonst anderen Organen übertragen zu sein pflegen. So finden wir einen Teil des Magens bei vielen Vögeln (Granivora, Insectivora) teilweise in einen der mechanischen Zerkleinerung der Ingesta dienenden Apparat umgewandelt (Muskel- oder Kaumagen), während andererseits am Magen gewisser Säuger (Wiederkäuer) vielgestaltige Reservoire zur vorbereitenden Ansammlung von Nahrungsmitteln entwickelt sind und endlich bei den Faultieren beiderlei Bildungen sich vereinigt finden.

Nicht in allen Fällen, wo man von morphologischen Gesichtspunkten aus von einem „Magen" spricht, gilt dies auch in physiologischer Hinsicht. Offenbar wird dies nur dann Berechtigung haben, wenn der betreffende Abschnitt des Verdauungstraktus auch wirklich die Fähigkeit besitzt, eingeführte Nahrungsbestandteile selbständig zu „verdauen", und da dies von der Anwesenheit enzymbereitender Drüsen abhängig ist, so wird man vom physiologischen Standpunkte aus nur dann von einem „Magen" sprechen dürfen, wenn in demselben Verdauungsdrüsen nachgewiesen sind. In diesem Sinne haben alle Amphibien und Reptilien einen Magen, dagegen finden sich bei Vögeln und Säugetieren Drüsen oft nur in einem relativ kleinen Teil des ganzen Magens entwickelt (Drüsenmagen) und manchmal (*Echidna*) fehlen sie ganz.

Bei aller Mannigfaltigkeit der äußeren Form, für welche außer der Form und und Größe der Leibeshöhle auch die Größe des Nahrungsbedürfnisses sowie die Beschaffenheit der Nahrungsmittel (Volumen und Verdaulichkeit) von maßgebendem Einfluß sind, herrscht in bezug auf die Schichtenfolge im Aufbau des Wirbeltiertiermagens doch im allgemeinen eine weitgehende Uebereinstimmung. Von außen nach innen folgen: 1) die aus zwei Lagen (Ring- und Längsmuskeln) bestehende Muscularis, 2) die bindegewebige Submucosa und endlich 3) die Schleimhaut selbst mit ihren Drüsen und dem die innere Oberfläche überziehenden charakteristischen Pfropfepithel. Die zylindrischen Zellen desselben zeigen namentlich bei den Amphibien, weniger deutlich bei den Säugetieren, eine auffallende Neigung, sich in ihrem oberen Teil mit basischen Anilinfarben zu färben, was nach RAWITZ darauf hinzudeuten scheint, „daß der freie Abschnitt der betreffenden Epithelien wahrscheinlich von muköser Beschaffenheit, jedenfalls von

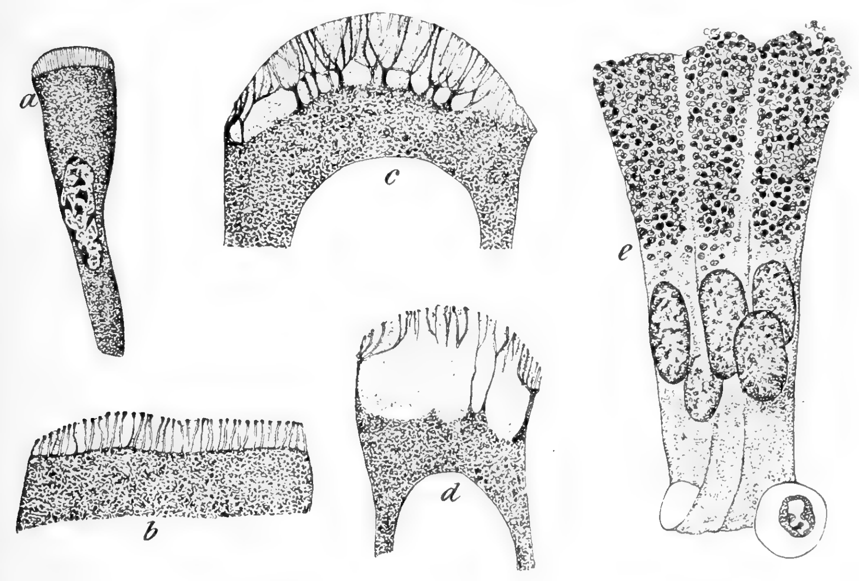


Fig. 381. *Triton taeniatus*. Magenepithel in verschiedenen Stadien der Schleimbildung (a—d). e drei Magenepithelzellen eines Hingerichteten (Darstellung der Mucingranula). (Nach M. HEIDENHAIN.)

anderer chemischer Zusammensetzung ist, wie der basale Abschnitt". Nach OPPEL (l. c.) wäre das Oberende der Magenepithelien nicht als Schleimpfropf, sondern als ein „besonderes Organ" dieser Zellen aufzufassen, dessen eigentliche Bedeutung er aber noch für zweifelhaft hält. Ich möchte demgegenüber darauf hinweisen, daß eine die Schleimhaut offenbar vor Insulten schützende mehr oder weniger dicke Schicht schleimiger Substanz sich regelmäßig nachweisen läßt, die sicher nicht von den Drüsen geliefert wird und daher wohl nur auf das Epithel bezogen werden kann. Ich habe schon vor langen Jahren (66) darauf hingewiesen, daß (bei Amphibien) die Schleimpfröpfe eine eigentümliche Streifung erkennen lassen und daher keineswegs als strukturloser Schleim aufgefaßt werden können. M. HEIDENHAIN (295) hat neuerdings die Entwicklung derselben bei *Triton* untersucht und gefunden, daß unter gewissen Umständen die betreffenden Zellen einen deutlichen „Bürstensaum" erkennen lassen, von ganz ähnlicher Beschaffenheit wie die bekannten Bürstensäume, welche TORNIER seinerzeit bei verschiedenen Drüsenepithelien beschrieben hat. Der Schleimpfropf entsteht nun dadurch, daß sich eine schleimige Masse zwischen den

Stäbchen ausscheidet. Anfangs bildet der ganze Saum eine flache Platte (Fig. 381); wird noch mehr Schleim abgesondert, so bildet sich eine halbkugelig vorgewölbte Schleimkuppe, welche von den in gleichem Maße emporwachsenden Plasmafäden durchsetzt wird .... „Wenn nun fernerhin die Zelle in die bekannte Kelch- oder Dütenform übergeht, wobei ein großer, in die Tiefe reichender Schleimpfropf sich bildet, so fällt auch eine oberflächliche Querzone des Plasmaleibes der Verschleimung anheim, und es entstehen so Bilder, wie sie die beistehenden Figuren erkennen lassen. Heidenhain gelang es auch, innerhalb des „Pfropfes“ charakteristische Mucingranula durch geeignete Färbung darzustellen. W. Zweig (670) hat neuerdings die schützende Bedeutung des Magenschleimes in bezug auf thermische und chemische Einflüsse experimentell untersucht, nachdem schon vorher Sawriew (552) seine Rolle als Schutzmittel gegen mechanische Einwirkungen festgestellt hatte.

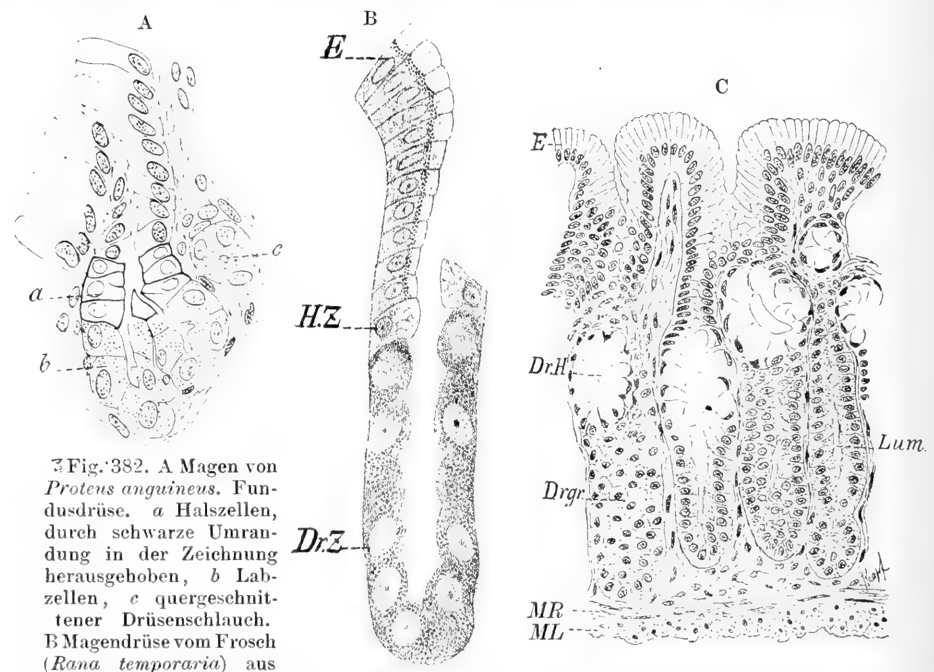


Fig. 382. A Magen von *Proteus anguineus*. Fundusdrüse. *a* Halszellen, durch schwarze Umrandung in der Zeichnung herausgehoben, *b* Labzellen, *c* quergeschnittener Drüsenschlauch. B Magendrüse vom Frosch (*Rana temporaria*) aus der Mitte der Fundusdrüsenregion. 46 Stunden mit Schwamm gefüttert, dann mit Wurm; nach 3 Stunden getötet. Es findet sich eine schmale, innere, nicht granulierte Zone, die Zellen sind verkleinert, die Körnchen sind klein und wenig zahlreich. Die kubischen und zylindrischen Zellen zeigen die Zeichen der Sekretion. *HZ* Halszellen, *DrZ* Drüsengrundzellen. (Nach Langley.) C Magenquerschnitt von *Alytes obstetricans*. Fundusdrüsenregion. *E* Oberflächenepithel, *DrH* Drüsenhals-, *Drgr* Drüsengrundzellen, *Lum* Drüsenlumen, *MR* Ringschicht der Muscularis mucosae, *ML* Längsschicht der Muscularis mucosae. (Nach Oppel.)

Er fand an Hunden, daß durch mechanische Reize (Wattetampon) eine große Menge zähen Schleimes von der Magenschleimhaut produziert wird und daß chemische Reize eine enorme Menge eines mehr wässerigen Schleimes hervorbrachten.

Für die Einteilung des Magens in verschiedene Abschnitte ist weniger die äußere Gestalt als die Anordnung und der Bau der Drüsen maßgebend geworden. Wie bei den Fischen lassen sich auch bei allen übrigen Wirbeltieren zwei Drüsenarten, Fundus- und Pylorusdrüsen, unterscheiden. Die Region der ersteren überwiegt immer bei weitem und ist als hauptsächlich charakteristisch und für die Absonderung des „Magensaftes“ wichtig zu bezeichnen. Die Fundusdrüsen

(Labdrüsen, Pepsindrüsen, Magensaftdrüsen) stellen bei den **Amphibien** einfache oder wenig verästelte tubulöse Einzeldrüsen dar, die in Ein- oder Mehrzahl in kleinen, grübchenartigen Einsenkungen der Schleimhaut münden, die vom Oberflächenepithel ausgekleidet werden. Zwischen diesem letzteren und den eigentlichen Drüsenzellen (Drüsengrundzellen) findet sich fast immer eine besondere Zellenart eingeschaltet, welche OPPEL (485, I) als „Halszellen" bezeichnet hat. Diese sind bei einigen Amphibien ganz hell, besitzen nur wenig trübes Protoplasma und gleichen vollkommen typischen Schleimzellen. Bei anderen Amphibien sind sie den Drüsengrundzellen ähnlicher, so daß ihre Verschiedenheit nicht unmittelbar in die Augen fällt. Immer stehen sie an Zahl den eigentlichen Drüsenzellen (Grundzellen) weit nach (Fig. 382 A, B, C), die wohl mit Recht als die Elemente gelten, welche die für den Magensaft spezifischen Stoffe bilden. Sie besitzen in der Regel ein gekörntes Protoplasma, wobei die Körnchen namentlich in der Umgebung des Drüsenlumens angehäuft sind und je nach dem Verdauungsstadium in Lage und Menge auffallend wechseln. Von den Fundusdrüsen erscheinen die „Pylorusdrüsen" mehr oder weniger scharf getrennt. Beim Frosch wurden sie zuerst von PARTSCH (490) den ersteren gegenübergestellt (Fig. 383). Sie münden ebenfalls einzeln oder zu mehreren in Grübchen ein, die vom Oberflächenepithel ausgekleidet sind. Die Schläuche selbst sind vollkommen oder fast bis auf den Grund von Zellen ausgekleidet, die den Oberflächenzellen nahestehen. Nur ganz am Grunde der Schläuche finden sich eventuell kleine, polygonale, stark granulierte Zellen. Die Hauptmenge der Pylorusdrüsenzellen wurde häufig den Halszellen der

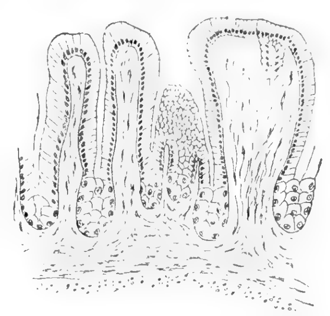
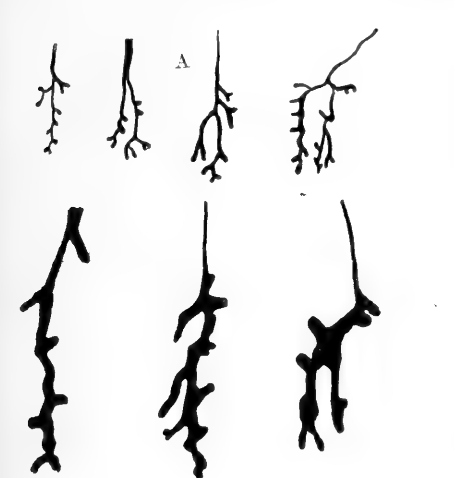


Fig. 383. Querschnitt durch die Magenschleimhaut von *Rana esculenta* (Pylorus). (Nach PARTSCH.)



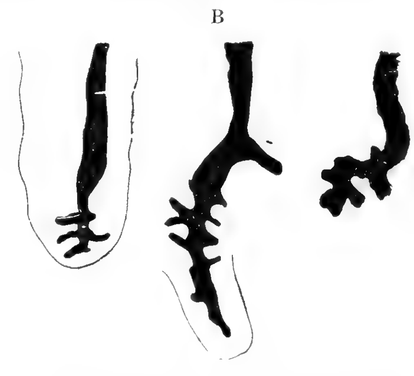


Fig. 384. A Magendrüsen von *Salamandra maculosa*, B Magendrüsen vom Frosch (nach GOLGIs Silbermethode behandelt). (Nach LANGENDORFF und LASERSTEIN.)

Fundusdrüsen gleichgestellt und wie diese als Schleimzellen betrachtet. Nach OPPEL sind dagegen die Pylorusdrüsen bei den Amphibien durchweg als eigentümliche Drüsen und ihre Elemente als Zellen sui generis zu bezeichnen. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf den Umstand, daß weniger beim Frosch als bei anderen Amphibien ein ziemlich auffallender Unterschied zwischen den ersten und den weiter nach hinten (darmwärts) gelegenen Pylorusdrüsen besteht. Während jene mehr den

Charakter von Schleimdrüsen zeigen, erscheinen die Zellen dieser durch Form und Tinktionsvermögen als eine besondere, von allen anderen im Magen vorkommenden Elementen verschiedene Zellenart charakterisiert (vgl. Oppel, I, p. 104 u. 105, Fig. 114 u. 116; p. 122 u. 123, Fig. 130, 132, 133).

Mit Hilfe der Golgischen Methode stellten Langendorff und Laserstein (374) die Drüsenlumina der Magendrüsen (Fundusdrüsen) bei Amphibien (*Rana*, *Salamandra*) dar (Fig. 384) und fanden innerhalb der einzelnen Schläuche verschieden große und verschieden gestaltete Seitenzweige des Hauptlumens. Sie sind der Ansicht, daß diese sich nicht zwischen die Epithelzellen hineindrängen, sondern in die Zellen selbst hineingehen, ja geradezu einen Teil ihres Leibes bilden. Sie sind als breite Sekretstraßen zu deuten von einfacherer Form, aber funktionell gleichwertig den komplizierte Netze bildenden Sekretkapillaren in gewissen Zellen der Magendrüsen der Säuger (Gaupp).

Da für den Verdauungsvorgang bei gewissen Amphibien (speziell beim Frosch) nicht nur die Drüsen des Magens, sondern auch solche des Vorderdarmes (Oesophagus) von Bedeutung sind, so muß auch dieser noch kurz gedacht werden. Außer bei den Fröschen finden sich solche auch bei den niedersten Formen der Urodelen (*Proteus*). Hier bestehen die Drüsen aus je einem rundlichen Acinus, dessen Lumen im Hungerzustande durch Sekret ausgedehnt erscheint,

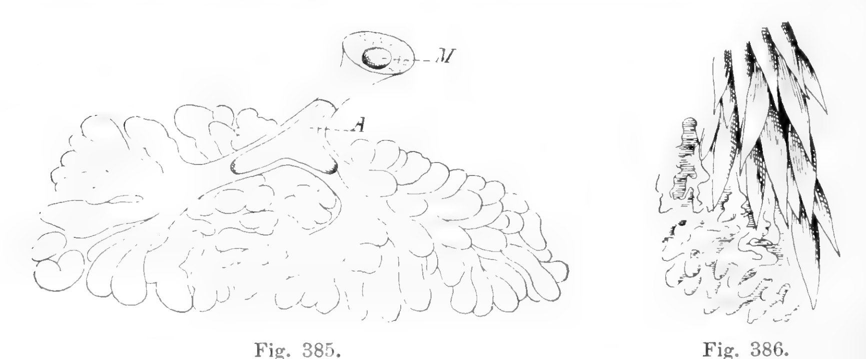


Fig. 385. Fig. 386.

Fig. 385. Oesophagus von *Rana esculenta*. *A* Drüse mit Ausführgang, *M* Mündung des Ausführganges. (Nach Nussbaum.)

Fig. 386. Ein Stückchen der Speiseröhrenbewaffnung einer Seeschildkröte (*Eretmochelys caouana*). Uebergangspartie mit Hornspitzen und weicheren Falten und Papillen (nat. Größe). (Nach Pagenstecher.)

welches bei Nahrungsaufnahme anscheinend entleert wird (Oppel, II, p. 59). Beim Frosch unterscheidet sich die Schleimhaut des Oesophagus namentlich im Hungerzustande schon durch ihre weißliche Farbe von der gelbrötlichen des Magens. In der gedehnten Wandung sind die Drüsen als dunklere Plaques schon makroskopisch gut erkennbar, hinter dem Aditus laryngis mehr verstreut stehend, bilden sie im unteren Abschnitt des Oesophagus ein dichtes, zusammenhängendes Lager. Das Epithel setzt sich aus Becher- und Flimmerzellen zusammen, von denen die ersteren magenwärts an Zahl zunehmen (Sacerdotti, 548). Die Drüsen sind nach dem Typus der zusammengesetzt tubulösen gebaut, indem in einen Hauptausführgang mehrere (bis 15) selbst wieder verzweigte Schläuche einmünden (Fig. 385). Die eigentlich sezernierenden Elemente, welche neben einigen Schleimzellen die Hauptmasse der Drüsenzellen bilden, sind zylindrisch oder konisch und kleiner als die Zellen der Magendrüsen. In ihrem Protoplasma kommen, je nach dem Verdauungsstadium in verschiedener Menge, gröbere Granula zur Beobachtung, die sich mit Osmiumsäure schwärzen, in starker Kalilauge sowie in 0,4-proz. HCl löslich sind und als

Fermentgranula betrachtet werden. Ueber das Verhalten derselben bei Hunger und während der Verdauung wird später noch Näheres mitzuteilen sein. Auch bei einigen Reptilien (Cheloniern und Krokodilen) finden sich im untersten Abschnitt des Oesophagus Drüsen (besonders bei *Testudo graeca*), die bemerkenswerterweise außer (schleimbereitenden) Becherzellen zahlreiche wohlentwickelte Flimmerzellen enthalten (OPPEL, II, p. 87), wie sie sich auch im Oberflächenepithel finden, so daß der Drüsencharakter nicht deutlich ausgeprägt erscheint und man vielleicht eher von „Krypten" sprechen müßte. Das Vorhandensein von Flimmerepithel im Oesophagus der Reptilien scheint fast allgemeine Regel zu sein, wie dies LEYDIG (400) schon 1853 konstatierte. Die Speiseröhre der Seeschildkröten (Chelonia) ist auf ihrer ganzen inneren Fläche mit vielen größeren und kleineren Spitzen (Stacheln) besetzt, die einwärts und abwärts gerichtet und wohl bestimmt sind, teils die Speiseröhre zu schützen, teils den Rücktritt der Nahrung zu verhindern. In dem oberen Teile stehen sie am dichtesten und sind dort auch am längsten und steifsten; gegen den Magen zu werden sie seltener, kleiner, weicher und minder zugespitzt (Fig. 386). Die Epithelbekleidung wird hier von geschichtetem Plattenepithel gebildet, während sie bei anderen im Wasser lebenden Schildkröten sowie bei Landschildkröten wieder aus geschichtetem Flimmerepithel besteht. Nach PAGENSTECHER schieben jene Stacheln bei den Seeschildkröten „das Gewimmel pelagisch schwimmender Tiere, von welchen sie sich zum großen Teil ernähren, nach hinten". Er fand in Palma de Mallorca den Magen einer Caouana-Schildkröte ganz gefüllt mit Siphonophoren und dem Krebse *Phronima sedentaria.*

Als eine ganz spezielle Anpassung an eine bestimmte Art der Ernährung muß die Entwicklung zahnartiger Knochenspitzen im Oesophagus gewisser Schlangen (*Dasypeltis*, *Elachistodon Westermanni*) bezeichnet werden, welche sich von Vogeleiern ernähren, die, ganz verschluckt, beim Vorbeigleiten an jenen Vorsprüngen zerbrochen werden, so daß von dem flüssigen Inhalte nichts verloren geht. *Dasypeltis* (*scabra*) bewohnt das tropische Afrika, während das einzige bis jetzt gefundene Exemplar von *Elachistodon* aus Bengalen stammt. Entgegen der Beschreibung, welche SEMPER (595) seinerzeit von den sogenannten „Magenzähnen" von *Dasypeltis* gegeben hat, muß gleich bemerkt werden, daß es sich in Wahrheit weder um Zähne handelt, noch auch liegen sie im Magen. Vielmehr lehrt die Untersuchung der Wirbelsäule, daß an der Ventralseite derselben Fortsätze (Hypapophysen) von verschiedener Größe und Gestalt entwickelt sind, welche zum Teil die Wand des Oesophagus durchbohren und ins Innere hineinragen. Vom 1. bis zum 19. Wirbel stellen sie dünne, senkrechte Platten von etwa viereckiger Form dar, deren hintere freie Ecke hakenartig ausgezogen ist, weiter nach hinten werden sie eiförmig (22. bis 26.) Etwa die 5 letzten dieser ersten Gruppe zeichnen sich durch eine schön reinweiße Farbe aus. Vom 28. bis zum 34. Wirbel nehmen die Fortsätze die Gestalt schlank kegelförmiger, nach vorn und unten geneigter Spitzen an (Fig. 387). Spaltet man den Oesophagus (Fig. 388), so sieht man in sein Lumen zahlreiche kleine Vorsprünge hineinragen, welche jenen Hypapophysen entsprechen. Durch ihre Größe zeichnen sich besonders die des 22.—26. Wirbels aus; sie erscheinen ihrer Form nach am geeignetsten zum Zerbrechen der verschluckten Eier.

Hinter dem Oesophagus verengt sich der Verdauungskanal plötzlich, um dann erst wieder zum „Magen" sich zu erweitern. Jenseits desselben bestand nach KATHARINER (346) der Inhalt des Darmes aus einer bräunlich schleimigen Masse und zahlreichen, wenige Millimeter messenden Eischalenstückchen. Bei den meisten der letzteren war die Wirkung des Magensaftes (Säure) an der rundlichen und stumpfkantigen Form deutlich sichtbar. Im Magen selbst fand sich eine gelblichbröcklige Masse, offenbar der geronnene Inhalt von Vogeleiern.

Der Magen erscheint bei den **Reptilien** höher entwickelt als bei den Fischen und Amphibien und zeigt in manchen Fällen (Schildkröten und Krokodile)

schon ähnliche Verhältnisse wie bei den Vögeln (Bildung eines Muskelmagens). Der erste drüsige Abschnitt ist dann sehr muskulös und hat bei Krokodilen eine etwa

Fig. 387.

Fig. 387. *Dasypeltis scabra.* a Vorderer Teil der Wirbelsäule (nat. Größe). b Ein Wirbel mit eiförmiger Hypapophyse (*hyp*). *prs* Processus spinosus, *prt* Proc. transversus. c Ein Wirbel mit kegelförmiger Hypapophyse. (Nach Kathariner.)

Fig. 388.

Fig. 388. *Dasypeltis scabra.* Situs. Der Oesophagus aufgespalten, um das Hereinragen der Hypapophysen der Wirbel zu zeigen. *m* Magen. Nat. Größe. (Nach Kathariner.)

so dicke Wandung, wie der Muskelmagen eines Adlers oder Falken. Er zeigt zwei aponeurotische Sehnenscheiben, die sich an der oberen und unteren Seite befinden

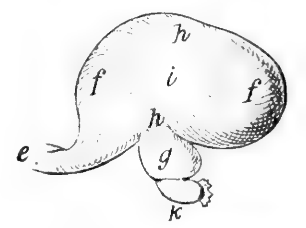


Fig. 389. Magen des Yacare (*Crocodilus sclerops*). *e* Schlund, *f f h i g* der Magen; die Muscularis ist besonders dick in der Mitte des oberen und unteren Randes bei *h h*, die Muskelfasern gehen von einer hellen, sehnenartigen Scheibe (*i*) aus; *g* der zweite oder kleinere Magen zeigt beim Uebergang in den Darm (*k*) eine ringförmige, starke Pförtnerklappe. (Nach Carus und Otto.)

(Fig. 389). Die Vogelähnlichkeit prägt sich bei manchen Reptilien (*Thalassochelys*) auch im Bau der Fundusdrüsen aus.

Bei *Thalassochelys caretta* finden sich die Fundusdrüsen durch Bindegewebe zu Bündeln zusammengefaßt, wie es auch schon bei manchen Fischen (*Uranoscopus scaber*) der Fall ist. Die Schläuche jeder solchen Drüsengruppe zeigen wieder zweierlei Aussehen; die einen bestehen aus hellen, die anderen aus stark gekörnten Zellen (vgl. OPPEL, I, p. 134, Fig. 138); die hellen Schläuche liegen in der Mitte der Drüsengruppe, während die gekörnten Drüsen die Peripherie einnehmen. OPPEL ist geneigt, die hellen Zellen als „Halszellen" zu deuten. Auch die mit hellen Zellen ausgekleideten Pylorusdrüsen stehen hier in Gruppen beisammen. Demgegenüber besitzen die Saurier und Ophidier einfache schlauchförmige Magendrüsen welche denen der Teleostier und Amphibien gleichen.

Eine sehr scharfe Zweiteilung in morphologischer wie auch in physiologischer Hinsicht macht sich meist am **Magen der Vögel** bemerkbar. Er besteht im allgemeinen aus einem Drüsenmagen

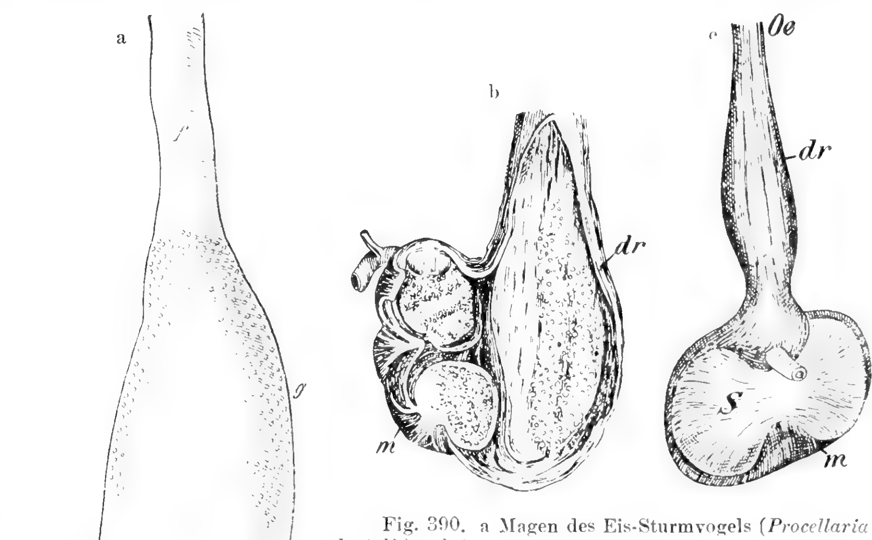


Fig. 390. a Magen des Eis-Sturmvogels (*Procellaria glacialis*). *f* Speiseröhre, *g* der sehr erweiterte Drüsenmagen, *h* Muskelmagen. (Nach CARUS und OTTO.) b *Struthio camelus*. Innenansicht des Magens. *dr* Drüsenmagen, *m* Muskelmagen. (Nach HOME.) c Magen vom Huhn. *dr* Drüsenmagen, *m* Muskelmagen, *Oe* Oesophagus, *S* Sehnenspiegel. (Nach WIEDERSHEIM.)

und einem Muskelmagen. Der Drüsenmagen entspricht der Fundusdrüsenregion, der Muskelmagen der Pylorusdrüsenregion niederer Vertebraten (speziell der Reptilien). (OPPEL.) In der sehr wechselnden Ausbildung beider bei verschiedenen Vögeln prägt sich, wie schon GEGENBAUR hervorhob, sehr deutlich der Einfluß der Anpassung an die Lebensweise und speziell an die Nahrung aus. Während in manchen Fällen (Hühnervögel) der Drüsenmagen nur eine wenig hervortretende Erweiterung des unteren Endes der Speiseröhre darstellt, übertrifft er bei manchen Vögeln (Papageien, Störchen, Straußen) den Muskelmagen an Größe und erreicht namentlich bei den Sturmvögeln riesige Dimensionen (Fig. 390). TIEDEMANN (vgl. Zool., III, p. 419) wies zuerst auf Beziehungen hin, welche zwischen der Größe des Drüsenmagens und der Entwicklung des Kropfes bestehen, indem er jenen meist größer fand, wenn dieser fehlt. Es kommen

aber außerdem noch andere Momente in Betracht, vor allem die Art der Nahrung. „Der Vormagen (Drüsenmagen) stellt sich um so mehr als ein besonderer Magen dar und ist um so drüsiger, je schwerer die Nahrung zu verdauen ist; ferner tritt oder schmilzt er um so mehr mit dem eigentlichen Magen (Muskelmagen) zusammen, je leichter die Nahrung zu verdauen ist. Der Vormagen ist also bei allen den Vögeln, welche von vegetabilischen Substanzen leben, mehr entwickelt, als bei solchen, die sich von animalischen Substanzen nähren.“ (Tiedemann.) Aber auch in dieser Beziehung gibt es sonderbare Ausnahmen. „Zu was, darf man gewiß fragen, brauchen die insektenfressenden Spechte einen so viel größeren Drüsenmagen als andere insektenfressenden Vögel? Weshalb ist er bei den fischfressenden Sturmvögeln so kolossal entwickelt und bei dem gleichfalls fischfressenden Eisvogel fast rudimentär?“ (Marshall.) In viel deutlicherer Ausprägung macht sich die Abhängigkeit der Entwicklung des Muskelmagens von der jeweiligen Nahrung geltend. Während derselbe bei den fast ausschließlich von weichen, saftigen Früchten lebenden Organisten (*Euphone*) ganz rückgebildet erscheint, erreicht er bei allen den Vögeln, welche sich vorwiegend oder nur von Vegetabilien, und zwar besonders von Körnern und Sämereien ernähren (Hühner, Tauben, Enten, Trappen, *Crex* u. a.), seine größte Entwicklung. Zwischen beiden Extremen gibt es alle Uebergänge, und auch bei nahe verwandten Vögeln kann er sich verschieden verhalten. „Diejenigen Insektenfresser, welche sehr hartschalige Kerbtiere genießen, besitzen, obwohl sie von animalischer Kost sich ernähren, also eigentlich Raubvögel sind, stark entwickelte Muskelmägen, da ihre Nahrung ebenso wie Körner usw. zerquetscht werden muß. Der gewöhnliche Bussard aber, der warmblütige Wirbeltiere (Mäuse) frißt, hat einen häutigen Retortenmagen, ein naher Verwandter, der Wespenbussard, der ganz besonders Insekten liebt, schon einen ziemlich muskulösen Mühlsteinmagen.“ (Marshall.)

Bei fleischfressenden Raubvögeln (z. B. Falken), deren Muskelmagen noch verhältnismäßig wenig entwickelt ist, erkennt man auf entgegengesetzten Seiten desselben je eine annähernd rundliche Sehnenplatte, von der in radiärer Richtung Muskelfasern ausstrahlen und zur anderen Platte umbiegen. Bei den Körnerfressern ist statt dieser sehr indifferenten Struktur eine ganz spezifische, der Reibefunktion angepaßte Struktur getreten. „Statt der nach allen Richtungen gleichen Sehnenplatte haben wir jederseits eine Sehnenplatte, die in der Mitte sehr verjüngt ist und daselbst freie Seitenränder hat, während Muskelfasern sich nur an die divergierenden Enden ansetzen“ (W. Roux, 545).

Beim Haushuhn hat der Muskelmagen etwa die Gestalt einer bikonvexen Linse, deren Rand normalerweise etwas links seitlich und parallel der Sagittalebene des Körpers steht (Fig. 391 a, b, c). Die beiden schwach konvexen Linsenflächen sehen also nach rechts und links. Sie werden beide größtenteils von einem Sehnenspiegel bedeckt, von dessen Mitte die Sehnenfasern zur Peripherie ausstrahlen. Oben und unten wird der sonst abgeplattete Linsenrand durch eine vorgewölbte Muskelfläche unterbrochen (oberer und unterer Zwischenmuskel, Fig. 391 *uZ, oZ*). „Die nach vorn gelegenen Hälften beider Sehnenflächen werden miteinander verbunden durch eine dicke Masse tiefroter Muskelsubstanz, deren Bündel im allgemeinen transversal zur Längsrichtung des vorderen Magenrandes (‚vorderer Hauptmuskel‘ Mangolds) verlaufen. In genau entsprechender Weise spannt sich zwischen den hinteren Hälften beider Sehnenspiegel ein ‚hinterer Hauptmuskel‘ aus.“ Bezüglich des sehr verwickelten Faserverlaufes in diesen Muskelmassen muß

auf die Arbeiten von MANGOLD (425) und SCHEPELMANN (556) verwiesen werden. In das kegelförmig ausgezogene obere Ende des oberen Zwischenmuskels mündet ein kurzer Verbindungskanal zwischen Drüsen- und Muskelmagen und daneben auch der Eingang nach dem Dünndarm. Für die motorische Funktion des Muskelmagens ist der von AUERBACH (25) entdeckte reich entwickelte „Plexus myogastricus" von größter Bedeutung (vgl. die zitierte Arbeit von MANGOLD).

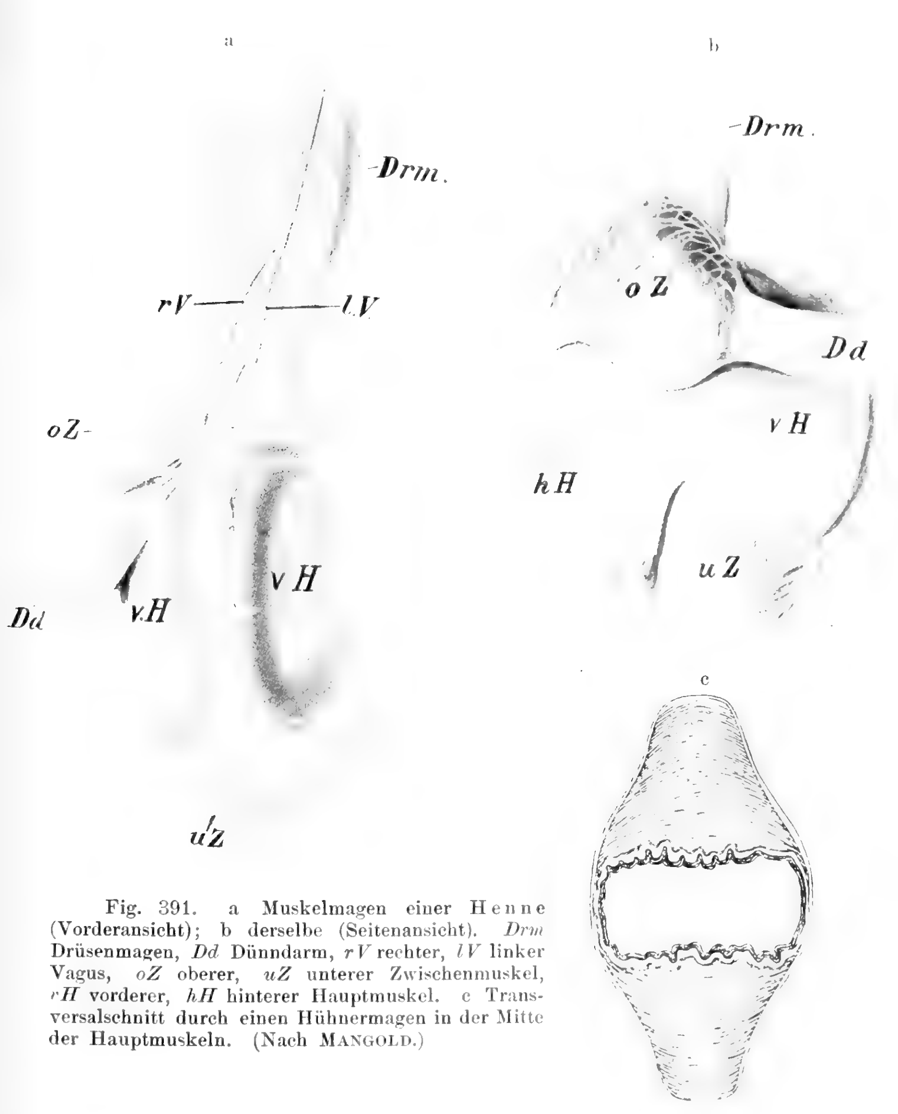


Fig. 391. a Muskelmagen einer Henne (Vorderansicht); b derselbe (Seitenansicht). *Drm* Drüsenmagen, *Dd* Dünndarm, *rV* rechter, *lV* linker Vagus, *oZ* oberer, *uZ* unterer Zwischenmuskel, *vH* vorderer, *hH* hinterer Hauptmuskel. c Transversalschnitt durch einen Hühnermagen in der Mitte der Hauptmuskeln. (Nach MANGOLD.)

Die Differenz zwischen Drüsen- und Muskelmagen prägt sich aber nicht nur in der oft so außerordentlich verschiedenen Entwicklung der Muskulatur aus, sondern vielfach auch im Bau der Mucosa, speziell der Drüsenschicht. Man findet im Drüsenmagen in der Regel zwei Formen von Drüsen, 1) sehr kleine, oberflächlich gelegene, einfach schlauchförmige Drüsen und 2) die seit lange bekannten großen, mit bloßem Auge sichtbaren zusammen-

gesetzten Drüsen (vgl. Oppel, I, p. 155 ff.). (Fig. 392 u. 393 b.) Nach Schepelmann (l. c.) bestehen bei der Gans die ersteren aus einer Schicht niedriger Zylinderzellen mit großem ovalen Kern, die nach dem Drüsengrunde hin kürzer und dunkel gekörnt sind. „Aus jeder Drüse strömt ein Faden zähen, mit Hämatoxylin stark färbbaren Sekretes, das sich dank seiner Konsistenz oft noch weit ins Magenlumen hineinerstreckt, ab und zu einige Zellen mit sich reißend. Zwischen den parallel aufsteigenden blassen Sekretfäden sieht man (bei Eosinfärbung) noch rötliche, bogenförmige Brücken aus homogener Grundsubstanz, die mit dunklen Körnchen vermengt oder geschichtet ist. Diese Zwischensubstanz stellt teils das Sekret des Oberflächenepithels, teils vielleicht dessen Zerfallsprodukte dar."

Was nun die großen, zusammengesetzten Drüsen (Fig. 392) anlangt, so bezeichnete sie schon Tiedemann (627) als die Organe, welche den eigentlichen Magensaft bereiten und absondern und in die Höhle des „Vormagens" ergießen; er zählte deren im Drüsenmagen eines Reihers 14000. Todd erkannte dann zuerst, daß jede einzelne Drüse (bei der Taube) aus dichtgedrängten Schläuchen besteht, welche in einen zentralen Hohlraum münden. In den meisten Fällen sind die zusammengesetzten Drüsen unilobulär (Taube, Ente, Sperber); multilobulär, d. h. zusammengesetzt aus mehreren, durch Bindegewebe getrennten Läppchen, von denen jedes wieder eine Anhäufung blindsackförmiger Schläuche darstellt, sind sie bei einer Anzahl granivorer und herbivorer Vögel (Huhn, Truthahn, Strauß, Gans), ohne daß sich jedoch direkte Beziehungen zwischen der Art der Nahrung und der Kompliziertheit der Drüsen erkennen lassen. Bei der Gans bildet jede derselben einen 2—4 mm langen und 1 mm dicken Zylinder, dessen Wandung aus radiär gestellten tubulösen Drüsenschläuchen besteht und dessen Lumen den Zentralausführgang für alle diese Tubuli bildet. In den Räumen zwischen zwei aneinander stoßenden Drüsen liegt ein fettreiches, retikuläres Gewebe; eine derbfaserige Membrana propria umgibt in zirkulären Zügen jedes Drüsenrohr und schickt ganz feine Bindegewebszüge als radiäre Septen ins Innere, welche die Stütze für die auf beiden Seiten angeordneten großen kubischen Zellen der Drüsentubuli bilden. Bei den meisten Vögeln sind die Drüsen in der Regel als kontinuierlicher Gürtel angeordnet, innerhalb dessen sie im Mittelteil des Drüsenmagens am längsten sind und nach dem oberen und unteren Rande zu nach und nach kleiner werden; bisweilen stehen sie aber auch (z. B. beim Sperber) in getrennten Gruppen; bei manchen Schlangenhalsvögeln (*Plotus*) vereinigen sie sich in zwei einander gegenüberliegende Scheiben, während bei den Straußen bloß eine große Drüsenscheibe vorhanden ist (vgl. Fig. 390 b).

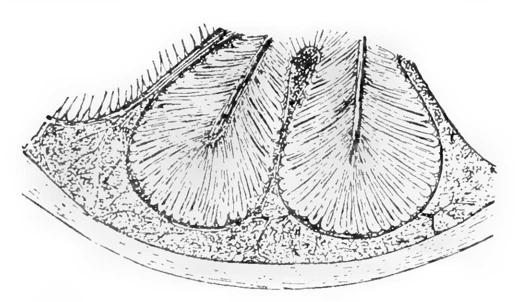


Fig. 392. Durchschnitt durch die Wand des Drüsenmagens des Krammetsvogels. Zusammengesetzte Magendrüsen. (Nach Gegenbaur.)

Die einzelnen Schläuche der zusammengesetzten Magendrüsen sind von ziemlich großen, körnigen Zellen ausgekleidet, während die zentrale Höhle bis zur Drüsenmündung entweder von einem gewöhnlichen zylindrischen Epithel (Huhn) oder von Schleimzellen überkleidet wird (Taube, Ente). Letzterenfalls münden die Drüsenschläuche, anstatt sich direkt in die Höhle des Läppchens zu öffnen, meist durch Vermittlung von weiten, kurzen Sammelröhren, die regelmäßig von Schleimzellen ausgekleidet sind. Man hat es also auch bei den zusammengesetzten Drüsen des Vogelmagens mit einer den „Halszellen" der niederen Wirbeltiere anscheinend

entsprechenden zweiten Zellart zu tun, welche die zentrale Höhle des Drüsenpaketes und die Sammelröhren überdecken (Fig. 393 a, b).

Während sich dem Gesagten zufolge der Drüsenmagen schon histologisch als diejenige Stätte charakterisiert, wo ein chemisch wirkender Verdauungssaft abgesondert wird, tritt die ausschließlich mechanische Bedeutung des „Muskelmagens" wenigstens in den Fällen höchster Entwicklung nicht minder scharf in der Struktur der Drüsenschicht und ihres Produktes hervor. Wenn man, wie dies schon RETZIUS (528) annahm, das Recht hat, den Muskelmagen der Vögel mit dem Pylorusteil des Magens anderer Vertebraten zu vergleichen, so wären auch die Drüsen des Muskelmagens der Vögel als den Pylorusdrüsen der anderen Wirbeltiere entsprechend anzusehen. Freilich unterscheiden sich jene aber auf das schärfste durch die Beschaffenheit des von ihnen gelieferten Sekretes. Bei den Sauriern und Ophidiern tragen sämtliche Elemente der Pylorusdrüsen ausgeprägten Schleimzellencharakter, und auch bei den Schildkröten, deren Pylorus räumlich viel

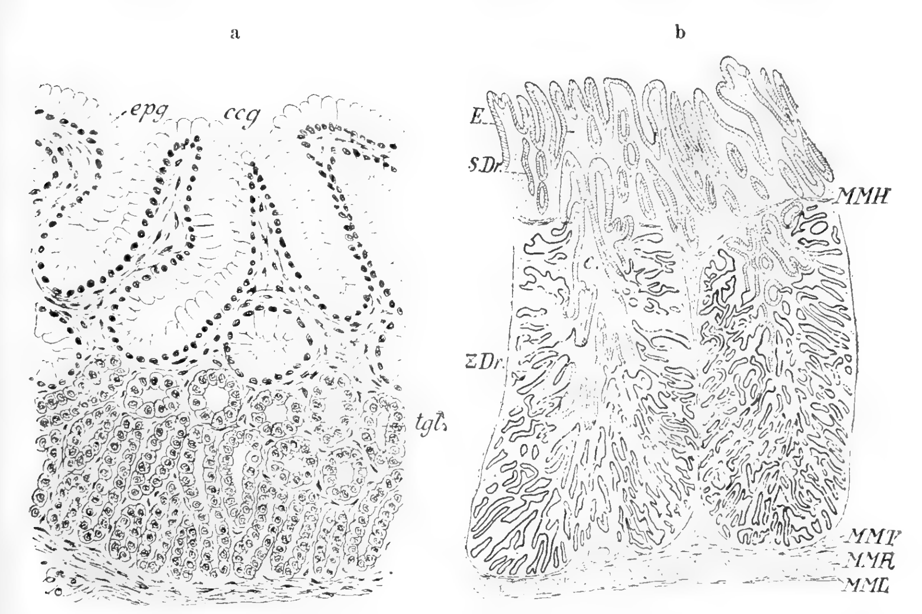


Fig. 393. a Drüsenmagen von *Pyrrhocorax alpinus*. Perpendikulärschnitt zur Oberfläche. Zusammengesetzte Drüse. *ccg* Zentralhöhle der Drüse, *epg* Epithel, welches die innere Oberfläche der Drüse begrenzt, *tgl* Schnitte der peripheren Drüsenschläuche. (Nach CAZIN.) b Drüsenmagen vom Kanarienvogel. Längsschnitt. Zwei zusammengesetzte Drüsen. Das Oberflächenepithel, die kleinen, schlauchförmigen Drüsen der Oberfläche und das den Zentralraum mit seinen Verzweigungen auskleidende Epithel sind durch Schraffierung angedeutet, das die Drüsenschläuche bildende Epithel durch schwarze Striche. *E* Oberflächenepithel, *SDr* kleine schlauchförmige Drüsen, *C* Zentralraum und *ZDr* Drüsenschläuche der zusammengesetzten Drüsen, *MMH* hohe, *MMT* tiefe Schicht der Muscularis mucosae, *MMR* Ringschicht, *MML* Längsschicht der Muscularis. (Nach OPPEL.)

mehr entwickelt ist und dadurch, wie durch die Dicke der Muskelschicht an die Verhältnisse bei den Vögeln erinnert, ist es nicht anders. Dagegen liefern die Drüsen des Muskelmagens der Vögel in der Mehrzahl der Fälle nicht Schleim oder einen der Verdauung dienenden Saft, sondern ein eigenartiges Sekret, welches zu den sogenannten Horn- oder Reibeplatten erstarrt. Dort, wo der Muskelmagen seine größte Ausbildung erreicht (Lamellirostres, Hühner, Tauben, granivore Singvögel) erscheint das ganze Lumen von einer lederartig harten, gerunzelten,

oft sehr dicken Haut (Reibplatten) bedeckt, welche sich stets leicht abziehen läßt und, wie bereits Cuvier wußte, meist eine eigentümlich fädige Struktur zeigt. Bei der Gans stellt jede Hälfte derselben eine rundliche, elliptische oder nierenförmige Platte dar, deren eine Seite immer kreisrund ist, während die andere krummlinig begrenzt ist. An jener Seite der Reibplatte findet sich immer ein hufeisenförmiger Wall, der viel fester ist als der übrige Teil und oft von steinharten, zackigen Borken bedeckt wird; beide Platten liegen parallel der großen Kurvatur des Magens, aber so, daß der Wall der rechten, cephalen, kleinen, kopfwärts sieht, der der linken, kaudalen, großen kaudalwärts (Fig. 394). Dadurch passen sie sich sehr genau einander an und können das Lumen fast auf Null reduzieren. (Schepelmann.) Bisweilen trägt diese als Cuticularbildung aufzufassende Haut sogar zahnartige Gebilde, wie insbesondere bei einigen Fruchttauben (*Carpophaga Goliath* und *latrans*). (Fig. 395.) Bei letzterem Vogel sind diese „Zähne“ 4 mm hoch und haben einen Basaldurchmesser von 7 mm. Sie stehen auf den Muskelscheiben in je 3 Längsreihen zu 3 Stück (also zusammen 18) und auf den sehnigen Zwischenmuskeln auf dem einen 3, auf dem anderen 2 in einer Reihe. Wahrscheinlich fressen diese Tiere keine weichen Früchte, sondern harte Kerne und dergleichen. (Marshall, l. c.)

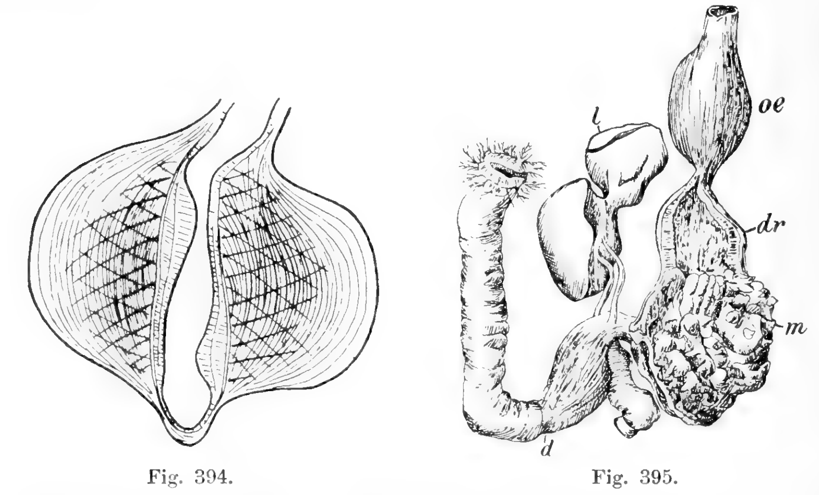


Fig. 394. Fig. 395.

Fig. 394. Schnitt durch den Muskelmagen der Gans (schematisch). (Nach Schepelmann.)

Fig. 395. Verdauungsorgane von *Carpophaga Goliath*. *oe* Oesophagus, *dr* Drüsenmagen, *m* Muskelmagen, *d* Darm, *l* Leber. (Nach Viallane.)

Der gewöhnlich übliche Name „Hornschicht“ erscheint für diese oft zu mächtigen Reibeplatten umgebildete, von den Drüsen erzeugte Schicht durchaus unpassend, da es sich nicht um eine epidermoïdale Bildung handelt, wie noch Leuckart und Bergmann glaubten, sondern um ein offenbar halbweich abgesondertes, dann erstarrendes Sekret, welches bei den meisten Fleischfressern (Raubvögel, Reiher) nur in dünner Lage ergossen, leicht schneidbar, nicht besonders zähe und durchsichtig erscheint. Aus jedem der Drüsenschläuche des Muskelmagens geht ein Sekretzylinder oder ein Bündel von Fäden hervor, welche dann die „Hornschicht“ bilden. Die Zylinder bleiben einander entweder parallel wie die Stäbchen der Retina (Fig. 396 A) liegen auch bisweilen schief geneigt (Papageien, Fig. 396 B) oder nach ganz bestimmten Regeln angeordnet. Oft sind die Sekretfäden aber auch ganz unregelmäßig gebogen und durcheinander gewunden (*Rhea*, Fig. 396 C). Bei

Körnerfressern ragt das Sekret mehr oder minder tief in Form von konischen oder zylindrischen Zapfen in das Innere der einfachen Drüsen hinein, so daß die „Hornschicht" nur eine Fortsetzung des weichen Inhaltes (Sekretes) der letzteren darstellt (Fig. 397 A). In manchen Fällen (Gans, Taube) läßt sich zeigen, daß von den Drüsenzellen Einzelströmchen (Sekretströmchen) sich ergießen, die sich dann aneinander legen, um allmählich zapfenartig aus der Mündung der schlauchförmigen Drüsen herausgetrieben zu werden. Das Verhältnis des einzelnen Sekretströmchens zu der Drüsenzelle schildert WIEDERSHEIM (649 u. 649 a) folgendermaßen: „Jeder Sekretfaden zeigt an seinem peripheren Ende eine kolbenartige Verdickung, welche

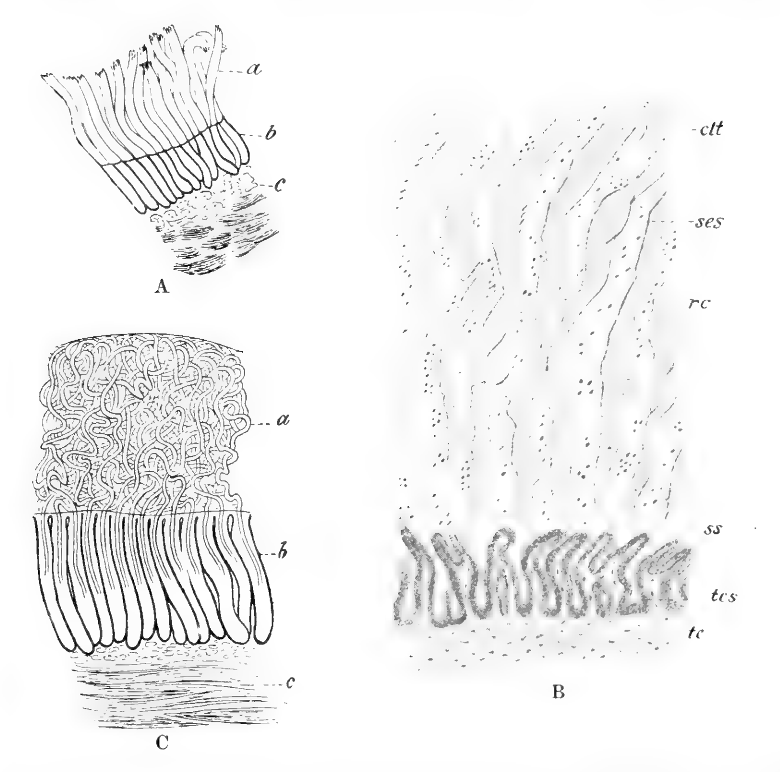


Fig. 396. A Querschnitt durch die Wandung des Muskelmagens von *Struthio camelus*, etwa 10mal vergrößert. *a* Cuticularschicht mit den einzelnen Fäden, *b* Drüsenlage, *c* Muskellage. (Nach CURSCHMANN.) B *Melopsittacus undulatus.* Muskelmagen. Perpendikulärschnitt zur Oberfläche. *rc* Hornschicht, *clt* Säulchen, *ses* intermediäre Räume, *ss* Oberflächenvorsprünge der Schleimhaut, *tcs* Blindsäcke, *tc* Bindegewebe. (Nach CAZIN.) C Muskelmagen von *Rhea americana* im Querschnitt, 64fach vergrößert. *a* Cuticularschicht mit den einzelnen Fäden, *b* Drüsenlage, *c* Muskellage. (Nach CURSCHMANN.)

sich bei starker Vergrößerung als ein kleines Hohlgebilde darstellt (Fig. 397 C, D). Dieses legt sich demjenigen Abschnitt der Zelle an, welcher dem Drüsenlumen zugekehrt ist, und erzeugt dadurch eine Kappe oder oder Schale, welche der Zelle aufsitzt. An Querschnitten läßt sich erkennen, daß sich an den Seiten der Zellen, deren der Membrana propria zugekehrtes Ende einen hakenförmigen Fortsatz trägt, feine Einzelströmchen bis an die Basis jenes Fortsatzes hin erstrecken. Isolationspräparate der Sekretzapfen zeigen je nach dem Isolationsgrade auf der Fläche Maschen, welche den leeren Sekretschalen entsprechen, oder bei stärkerer Isolation

Sekretströmchen mit noch einzelnen anhängenden Sekretschalen" (Fig. 397 B). In vielen Fällen liegen die Sekretzylinder und Fäden der Hornschicht in einer Zwischensubstanz eingebettet, die wohl der Hauptsache nach als Produkt des Oberflächen-

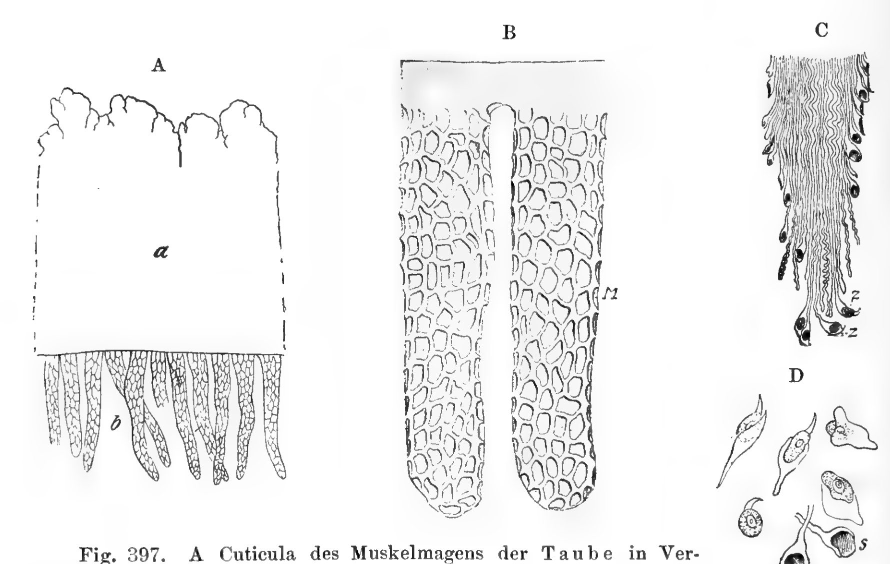


Fig. 397. A Cuticula des Muskelmagens der Taube in Verbindung mit den isolierten Sekretzapfen. Schwache Vergrößerung. B Sekretzapfen aus dem Muskelmagen der Taube. Ausguß des Drüsenlumens. *M* Maschen (Schalen) in Profilansicht. C Isolierte Sekretbüschel mit leeren Sekretkelchen. Im Fundus erscheinen vier Zellen *z*, welche noch in Kontinuität mit ihren zugehörigen Sekretfäden stehen. D Isolierte Sekretzellen aus den Drüsen. *s* Sekretschale in verschiedenen Lagen. (Nach Wiedersheim.)

epithels anzusprechen sein dürfte und vielfach kleine, abgestoßene, epitheliale Elemente enthält (Fig. 396 B). Die Verbindung der Drüsenschicht mit der Muskulatur wird hergestellt durch eine ziemlich dicke, aus festen, sehnigen Fasern zusammengesetzte Schicht (Membrana compacta, Fig. 398). Die Richtung der Fasern ist eine gekreuzte. Durch breite, sehnige Faserbündel, welche aus der Membrana compacta in die Muscularis einstrahlen, werden Muskeln, Membrana compacta und Drüsenschicht zu einem einzigen untrennbaren und unverschieblichen Ganzen verbunden, das sich auch mit dem Skalpell kaum in seine Teile zerlegen läßt. Während eine Trennung der Drüsenschicht von der Muskelschicht auf natürlichem Wege nicht möglich ist, löst sich die Sekretschicht als einheitliche feste Haut von der Drüsenschicht verhältnismäßig leicht los, und es scheint dies sogar während des Lebens bisweilen zu geschehen. (Jäkel, 337.)

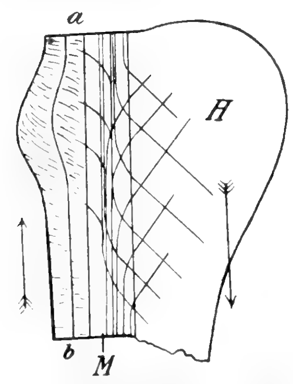


Fig. 398. Schema des Faserverlaufes in der Membrana compacta des Muskelmagens (Gans). *M* M. compacta, *H* Muskel, *a* Drüsenschicht, *b* Reibplatte. (Nach Schepelmann.)

Noch recht dürftig sind unsere Kenntnisse bezüglich der chemischen Natur der Cuticularschicht des Muskelmagens der Vögel. Nach Curschmann soll die Kittsubstanz von Kalilauge gelöst werden, während die verhornten Sekretfäden dagegen der Lauge widerstehen. In ähnlicher Weise wirken auch verdünnte

Mineralsäuren, während konzentrierte Mineralsäuren die ganze Haut, besonders beim Sieden, lösen. HNO_3 soll jedoch langsamer und schwächer als H_2SO_4 und HCl wirken. Wegen dieser großen Widerstandsfähigkeit gegen Lösungsmittel nimmt CURSCHMANN an, daß der Hauptbestandteil derselben Chitin oder eine diesem Stoff verwandte Substanz sei, und spricht auch die Vermutung aus, daß eine gewisse Verwandtschaft zwischen ihm und derjenigen Substanz bestehe, welche den organischen Bestandteil der Eierschalen der Reptilien darstellt. Nach HASSE soll die Hornschicht in Kalilauge von 35 Proz. wie auch in konzentrierter Essigsäure sogar beim Sieden nur wenig löslich sein. Unter HAMMARSTENS Leitung beschäftigte sich neuerdings J. HEDENIUS (293) mit der chemischen Untersuchung der Magencuticula des Huhnes. Um die Häute von Galle zu reinigen, wurden dieselben zunächst längere Zeit (2 Wochen bis 2 Monate) mit NH_3-haltigem Wasser (1-proz.) extrahiert, wobei sie ziemlich stark aufquollen und ein hyalines, durchsichtiges Aussehen annahmen. Nach dem Auswaschen des NH_3 schrumpfen die Häute wieder und bilden nun zähe, lederartige, durchsichtige Membranen, welche beim Trocknen spröde werden und leicht zu einem feinen, grauweißen Pulver zerrieben werden können. Dieses Pulver, welches noch mit Alkohol und Aether extrahiert wurde, entwickelt beim Erhitzen einen starken Geruch nach verbranntem Horn und hinterläßt, verbrannt, nur wenig Asche (0,47 Proz.). Die Substanz der Häute ist in Wasser, Alkohol, Aether und Chloroform ganz unlöslich. Von konzentrierter HCl oder HNO_3, wie auch von rauchender HNO_3 wird sie bei gewöhnlicher Temperatur leicht, von 25-proz. HCl dagegen erst nach einiger Zeit gelöst. HNO_3 erzeugt sogleich eine schöne Xanthoproteïnreaktion. Konzentrierte H_2SO_4, von welcher die Substanz beim Sieden gelöst wird, ruft sowohl bei Zimmertemperatur wie nach Erwärmen eine schöne dunkelrote Färbung hervor. Beim Sieden mit HCl wird die Substanz zersetzt und nimmt eine schöne violette Farbe an; eine reduzierende Substanz entsteht dabei nicht; die Substanz der Häute gibt auch eine typische MILLONsche Reaktion. Konzentrierten Alkalilaugen gegenüber (KOH von 20—40 Proz.) zeigt die Substanz selbst beim Sieden eine große Widerstandsfähigkeit und wird erst nach längerer Zeit bei gewöhnlicher Temperatur gelöst. Besser wirken verdünnte Laugen (5—10-proz.), in welchen die Häute schon relativ leicht gelöst werden. Die Elementaranalyse ergab im Mittel:

C	53,21	Proz.
H	7,17	„
N	15,78	„
S	1,13	„
Asche	0,47	„

Als Zersetzungsprodukte ließen sich nach 24-stündigem Sieden mit verdünnter H_2SO_4 Leucin und Tyrosin nachweisen (das letztere nur in geringer Menge). Eine durch Einwirkung einer 5-proz. KOH-Lösung bei gewöhnlicher Temperatur erhaltene Lösung gab beim Ansäuern mit Essigsäure einen reichlichen, flockigen, weißen Niederschlag, welcher sich in jeder Beziehung wie ein Alkalialbuminat verhielt. Im Filtrate waren reichliche Mengen von Albumosen vorhanden.

Es ergibt sich somit, daß die Cuticula des Muskelmagens keineswegs aus einer chitinähnlichen Substanz besteht, was schon durch den S-Gehalt ausgeschlossen erscheint. Besser stimmt nach HEDENIUS die fragliche Substanz bezüglich ihrer elementaren Zusammensetzung mit Eiweißkörpern überein, während sie wegen ihrer großen Widerstandsfähigkeit den Hornsubstanzen nahe zu stehen scheint. Der niedrige S-Gehalt würde nicht direkt dagegen sprechen, da es auch schwefelarme Keratine gibt (Neurokeratin KÜHNES mit 1,63—2,29 Proz. S). Von Bedeutung ist vielleicht der Umstand, daß die Häute reichliche Mengen Leucin, aber nur sehr wenig Tyrosin liefern, während die Keratine bekanntlich viel Tyrosin liefern. Die lederartige Haut des Muskelmagens der Hühner besteht also aus einer Substanz, welche weder typisches Keratin noch koaguliertes Eiweiß ist, sondern

gewissermaßen eine Zwischenstufe zwischen beiden darstellt, und welche dementsprechend, da sie dem Keratin am meisten verwandt ist, als eine keratinoïde Substanz zu bezeichnen sein würde. (Hedenius.)

Mangold (425) fand die Innenhaut des Muskelmagens bei Hühnern immer gelb gefärbt. Die gelbe Farbe soll nach Cazin (114) unter dem Einfluß der Nahrung in Rot, Grün und Braun übergehen. Ob es sich dabei um individuelle oder Artunterschiede handelt, ist aus seinen Angaben nicht ersichtlich. Bei Tauben ist die Färbung nach Mangold immer grün, während Gadow auch hier die gelbe Farbe als Regel angibt. Bei den von Mangold untersuchten Haustauben war die dunkelgrüne Färbung der Innenfläche des Muskelmagens stets scharf abgesetzt gegen die gelbrötliche Schleimhaut des Drüsenmagens und andererseits die schön goldgelbe des Dünndarmes. Die Grenzen der grünen Färbung entsprechen genau denjenigen der abziehbaren Cuticula. Der grüne Farbstoff geht in heißem Alkohol leicht in Lösung und gibt die Gmelinsche Reaktion auf Gallenfarbstoffe. Der gelbe Farbstoff in der Magenhaut der Haushühner löst sich dagegen besonders leicht in Chloroform. Aus diesen Gründen glaubt daher Mangold, daß diese Farbstoffe mit Biliverdin und Bilirubin identisch sind, die mit der Galle in den Muskelmagen gelangen. Daß Galle in den Muskelmagen übertritt, scheint Hedenius als bekannt anzunehmen, da er ohne weiteres von der Gallenimbibition der Magenhaut spricht. In der Tat war die Tatsache schon Spallanzani wohlbekannt (vgl. später). Auffallend bleibt der bei Tauben beobachtete Unterschied der Farbe zwischen der im Dünndarm und im Muskelmagen befindlichen Galle.

Der Umstand, daß bei rein carnivoren Vögeln der Muskelmagen sowohl in bezug auf die Muskulatur selbst, wie auch hinsichtlich der Dicke der Cuticula (Hornschicht) im Innern eine unvergleichlich geringere Entwicklung darbietet als dasselbe Organ bei Körner- und Insektenfressern, ist ohne jeden Zweifel als eine Anpassungserscheinung an die Art der Nahrung aufzufassen, wobei freilich die Frage, ob es sich um eine direkte Bewirkung und eine Vererbung erworbener Eigenschaften handelt, wie in so vielen anderen Fällen, zunächst unentschieden bleibt. Bei der Wichtigkeit und dem Interesse des angedeuteten Problems möge es verstattet sein, auf gewisse Experimente hier noch etwas näher einzugehen, welche auf den ersten Blick eine anscheinend entscheidende Beantwortung wenigstens der ersten Hälfte der Frage zu liefern schienen. In dem Buche „Die natürliche Existenzbedingung der Tiere“ von K. Semper findet sich in dem Kapitel „Ueber den Einfluß der Nahrung“ folgende Stelle: „Besser angestellt sind einige Experimente, welche beweisen, daß durch direkten Einfluß der Nahrung gewisse Strukturverhältnisse der Tiere vollständig verändert werden können. Der englische Anatom Hunter fütterte absichtlich eine Seemöve (*Larus tridactylus*) ein ganzes Jahr lang mit Körnern, und es gelang ihm, auf diese Weise die ursprünglich weiche innere Magenhaut ihres auf Fischnahrung eingerichteten Magens so vollständig zu erhärten, daß sie in ihrem Aussehen und Struktur der harten sogenannten Hornhaut des Körnermagens der Taube glich. Edmondstone versicherte, daß dieses Experiment alljährlich von der Natur ausgeführt wird; die Heringsmöve (*L. tridactylus*) der Shetlandinseln ändert die Struktur ihres Magens alljährlich zweimal, je nachdem sie sich im Sommer an Getreidekörner, im Winter an Fische zu gewöhnen hat; dieselbe Möve hat dann tatsächlich im Sommer den Magen eines Körnerfressers, im Winter den eines fleischfressenden Raubvogels. Derselbe Naturforscher hat die gleiche Veränderungsfähigkeit der Struktur der Magens bei Raben beobachtet; Ménétrier

gibt das gleiche für eine Eule (*Strix grallaria*) an.“ SEMPER führt dann weiter Beobachtungen von HOLMGREN (324, 325) an, welche angeblich beweisen sollen, daß auch umgekehrt ein richtiger Muskelmagen (bei Tauben) sich durch hinreichend lange Fleischfütterung in einen „echten Raubvogelmagen“ umwandeln soll, und beschreibt sogar ganz eingehend die Details dieser Umwandlung: „Wenn durch Fleischnahrung der Taubenmagen hinreichend lange beeinflußt wurde, zieht sich jene braune Haut (Cuticula) ganz aus den Schläuchen heraus und wird ausgestoßen; diese scheiden nun keine feste Substanz mehr, sondern nur noch eine Flüssigkeit aus und werden somit zu echten Drüsen ... Umgekehrt soll bei den Möven, welche an Körnernahrung gewöhnt werden, das sonst flüssig aus den Drüsenöffnungen des Magens ausfließende Sekret erstarren und eine mehr oder minder dicke, feste Haut im Innern bilden.“

Dabei verwechselt SEMPER offenbar vollkommen den Drüsen- mit dem Muskelmagen, oder besser er übersieht den ersteren gänzlich und gibt sich der selbstverständlich ganz irrigen Meinung hin, als könne ein so fundamentaler Wechsel in der Absonderung einer bestimmten Drüsenart eintreten. BRANDES (85), welcher die Versuche wiederholte, konnte die angegebenen Resultate in keiner Weise bestätigen. Er bildet nebeneinander die Querschnitte eines Falken- und eines Taubenmagens ab, welch letzterer einem Tier entstammte, das als Nestjunges isoliert und 7 Monate lang nur mit rohem Fleisch gefüttert worden war. Von irgendeiner erheblichen Veränderung des Taubenmagens im Sinne einer Umwandlung in einen „wahren Raubvogelmagen“ kann gar nicht die Rede sein.

Es stellte sich übrigens in der Folge heraus, daß HOLMGREN, den SEMPER als Gewährsmann zitiert, tatsächlich auch nur negative Resultate erhalten hatte. Er hatte 6 ausgewachsene Tauben mehrere Jahre lang nur mit Fleisch gefüttert. Die Tiere sollen sich infolge der veränderten Lebensweise durch stärkere Entwicklung der Krallen und des Schnabels ausgezeichnet haben. Als nach 2 Jahren eine der Tauben starb, fand HOLMGREN einen durchaus typischen Taubenmagen, nur war der Querdurchmesser geringer und auch die Muskelbäuche dünner als bei Körnertauben. Als ebensowenig beweisend können die auch von DARWIN zitierten Beobachtungen von HUNTER und EDMONSTONE an Möven gelten. HUNTER hinterließ das Präparat eines Mövenmagens, der eine, wie OWEN angibt, mehr als doppelt so starke Muskulatur zeigen soll wie andere Mövenmagen, und dieser Magen stammte von einem Tier, das ein Jahr lang mit Körnern gefüttert war. Nun kommen aber nach BRANDES schon normalerweise so weitgehende Verschiedenheiten in der Entwicklung der Magenmuskulatur der Möven vor, daß das HUNTERsche Präparat so ohne weiteres nicht als beweisend gelten kann. Dasselbe gilt von den gelegentlichen Befunden EDMONDSTONES an einer im Sommer auf einem Kornfeld geschossenen Möve und einem Raben. Man wird demnach wohl zugeben müssen, daß „bisher auch nicht der geringste Beweis für die Umwandlung eines Muskelmagens in einen Sackmagen und umgekehrt erbracht ist, es überhaupt höchst unwahrscheinlich ist, derartige außerordentlich bedeutende Umänderungen jemals durch Fütterung zu erreichen“.

Auf diesem Standpunkt steht auch ROUX (545), der aber andererseits mit Recht betont, daß damit in keiner Weise eine funktionelle An-

passung des Vogelmagens an die Nahrung in Frage gestellt wird. Vielmehr sind hierhergehörige Erfahrungen seit lange bekannt. Den Hausfrauen und Züchtern war immer schon die Verschiedenheit der Größe der Mägen bei Körnergänsen und Stopfgänsen aufgefallen. Die ersteren haben große, dunkelrote Muskelmägen, während die kunstgerecht genudelten Gänse, obgleich sie oft über noch einmal so schwer sind und obschon die Nudelfütterung 3—4 Wochen dauert, nach dem Schlachten kleine, blasse Mägen zeigen.

Schepelmann (556) hat es sich zur Aufgabe gemacht, die „gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die (Verdauungs-)Organe der Gans" einer experimentellen Untersuchung zu unterziehen, und gelangte dabei zu sehr interessanten Ergebnissen. Er konnte bei Nudelgänsen zunächst eine Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche des Drüsenmagens feststellen, deren Ursache hauptsächlich im Wachstum der Drüsen zu suchen ist, welches „in erster Linie wohl funktionell durch das trockenere (und reichlichere) Futter bedingt wird, das obendrein im Drüsenmagen bald in feine Partikel zerfällt und so für seine größere Oberfläche mehr Magensaft erfordert". Noch auffälliger war die Drüsenhypertrophie bei den „Fleischgänsen", welche einen aufgekochten Brei aus gemahlenem Fleisch und allmählich verringerte Menge von Weizen-, Roggen- oder Maisschrot (mit einigen Salzen) erhielten. Hier spielt vielleicht der Umstand eine wesentliche Rolle, daß viel größere Eiweißmengen zu verdauen waren und daher auch viel mehr Pepsin (Magensaft) erforderlich war.

Noch viel auffälliger sind die Veränderungen des Muskelmagens, welche im Gefolge verschiedener Ernährung auftreten. Wenn wir zunächst die bei dem Zerreiben der festen Nahrung in erster Linie beteiligten „Reibeplatten" ins Auge fassen, so läßt sich schon ihre verschiedene Dickenentwicklung an verschiedenen Stellen als „funktionelle Anpassung" deuten, die allerdings zum Teil bereits vererbt ist, da sich entsprechende Differenzen schon bei eben ausgekrochenen jungen Tieren finden. „Bei den mit Körnern gefütterten Gänsen (Körnergänsen) ist die ‚Hornschicht' oberflächlich eben und erweist sich beim Drücken oder Ziehen mit den Fingern als sehr druck- und zugfest, sowie beim Schaben mit stumpfen Instrumenten als ansehnlich scherfest. Sie ist auffallenderweise leicht im ganzen von der unterliegenden Drüsenschicht abziehbar. Bei den Nudel- und Breigänsen dagegen sind diese Platten meist erheblich dicker, an der Oberfläche unregelmäßig höckerig und meist mit harten Bröckeln oder Borken bedeckt. Sie sind aber in ihrer Hauptmasse viel weicher als bei den Körnergänsen, obgleich bei diesen die harte, borkige Oberflächenschicht, die früher vielleicht auch vorhanden war, jedenfalls durch Abnutzung ganz verbraucht ist, sofern nicht diese Abnutzung vorher schon ihre Bildung, d. h. das Hartwerden, verhindert hat. Die hier dauernd vorhandene Masse entspricht ihrer Lage nach nur den tieferen Teilen der Cuticula der Breigänse. Bei letzteren ist diese von der unterliegenden, sie produzierenden Drüsenschicht und Oberflächenepithelschicht meist nicht abziehbar, sondern ihre totale Ablösung muß durch das Abschneiden mit dem Messer oder mühsam stückweise durch Abschaben geschehen. Dies ist dadurch bedingt, daß sie fester auf ihrer Matrix haftet, und

da sie außerdem weicher ist, gelingt ihre Ablösung durch Ziehen oder Kratzen nur in Stücken. ... Es ist gewiß auffallend, daß die viel *festeren* Reibplatten (und darin hat man es zweifellos mit einer funktionellen Anpassung zu tun) bei den stark reibenden Körnergänsen ausreichend befestigt sind, um den starken, beim Reiben beider Platten gegeneinander und gegen den Inhalt entstehenden Schiebe-(Schub-)Wirkungen Widerstand zu leisten, während sie in denjenigen Richtungen, die dabei nicht beansprucht werden, nämlich rechtwinklig zur Oberfläche, nur locker befestigt und daher leicht abziehbar sind. Ebenso ist es sonderbar, daß bei den mit weichem Futter genährten Tieren diese spezifische Differenzierung schwindet und die Hornschicht so fest an der Unterlage haftet, daß sie nicht mehr abgezogen werden kann ... An den mikroskopischen Schnitten konnte darüber keine ausreichende Aufklärung gewonnen werden. Man sieht bei den beiderlei Objekten die Sekretfäden meist korkzieherartig gewunden aus den Drüsen hervorragen, um dann in der Hornschicht selber erst gerade oder wenig nach einigen allgemeinen Richtungen gebogen zu verlaufen." (Roux.)

Während demnach die Reibeplatten bei den Brei-, Nudel- und Fleischgänsen in bezug auf ihre *Dicke* keinerlei Rückbildung erkennen lassen, prägt sich eine solche in einer geringeren *Flächenausdehnung* bei den Brei- und Nudelgänsen wohl aus (Inaktivitätsatrophie). Auch ändert sich die *Qualität* der Hornschicht des Muskelmagens in einer der Funktionierung entsprechenden Weise, „indem sie bei den mit weicher Nahrung ernährten Tieren selber weich und so zum Zerreiben fester Nahrung ungeeignet gebildet wird. *Bei den Körnergänsen dagegen wird sie fest* und somit durch die Funktionierung zu deren Ausübung fähiger. *Das ist deutliche, qualitative, funktionelle Anpassung*, die natürlich aber auf *quantitativen* Abweichungen der zum Aufbau dienenden Bestandteile der Hornplatte oder auf qualitativen Verschiedenheiten der Anordnung der Teile beruht." (Roux.)

In noch wesentlich höherem Maße kommt die funktionelle Anpassung in der verschiedenen Entwicklung der beiden *Hauptmuskeln* des Muskelmagens bei verschiedener Fütterung zum Ausdruck. Der Muskelmagen der eben ausgeschlüpften Gänse ist bereits in seiner typischen Gestalt ausgebildet, ehe er seine spezifiche Reibetätigkeit ausübt. Sein dieser Funktion entsprechender Bau ist demgemäß vererbt, d. h. um mit Roux zu sprechen, durch „bereits im Keimplasma enthaltene determinierende Faktoren angelegt und bestimmt". In den ersten 2—3 Monaten wachsen die jungen Gänse bei der von ihnen gewählten und am besten vertragenen Grasnahrung überaus rasch zu einem Gewichte von 2000—4000 g heran und bilden dabei auch ihren Muskelmagen zu bedeutender Größe aus. Wahrscheinlich spielt dabei die Funktion des Graszerreibens schon eine sehr wesentliche Rolle mit. Im späteren Lebensalter hat die Beschaffenheit der Nahrung jedenfalls einen außerordentlichen Einfluß auf die Entwicklung der Muskulatur des Magens. „*Das relative Gewicht derselben kann durch Fütterung mit weicher Nahrung auf ein Viertel bis ein Fünftel, ja ein Sechstel des bei gewöhnlicher Nahrung im gleichen Lebensalter sich ausbildenden Verhältnisses reduziert werden*" (Roux).

Wenn demnach auch funktionelle Anpassungen des Muskelmagens der Vögel im weitesten Maße Platz greifen können, so muß es doch, wie Roux bemerkt, als unwahrscheinlich gelten, „daß ohne sonstige determinierende Gestaltungsfaktoren eine Umbildung des indifferenten, sackförmigen Muskelmagens der Raubvögel in den typisch differenzierten der Körnerfresser oder die umgekehrte Umwandlung im Laufe eines individuellen Lebens in erheblichem Maße möglich sei, und es ist sogar fraglich, ob durch die individuell möglichen Aenderungen des Gebrauches allein eine erkennbare Umbildung nach diesen Richtungen hin bewirkt werden kann. ... Die charakteristischen Unterschiede der Mägen dieser Tiergruppen werden **jetzt** ontogenetisch schon vor der entsprechenden Funktionierung in der Periode der selbständigen Gestaltung angelegt und ausgebildet, sie beruhen also typischerweise auf Determinationen, die im Keimplasma enthalten sind. Es ist aber zweifelhaft, wie sie phylogenetisch entstanden sind, ob direkt durch Keimplasmavariationen oder durch ‚Uebertragung' und ‚Implikation' von funktionellen Anpassungen, sofern letztere Arten des Geschehens überhaupt vorkommen." (Roux.) Ich habe diesen letzteren Satz von Roux deshalb wörtlich angeführt, weil er meiner Ansicht nach in äußerst knapper und treffender Weise das Vererbungsproblem, soweit funktionelle Anpassungen hereinspielen, klarstellt und so viele Mißverständnisse zu beseitigen vermag.

B. Die mechanische Funktion des Muskelmagens der Vögel.

Bei der geringen Entwicklung der Muskulatur des Pylorusteiles im Magen der meisten Raubvögel wird man die mechanischen Leistungen dersellben kaum höher veranschlagen können als die des Magens eines fleischfressenden Säugetieres. Demgegenüber sind jedoch die mechanischen Wirkungen des Muskelmagens der körnerfressenden Vögel in der Tat ganz außerordentlich bedeutend und haben seit jeher die Verwunderung der Forscher erregt.

Um zu entscheiden, ob die Verdauung der Körner durch chemisch lösende Säfte oder durch mechanische Zerkleinerung bewirkt werde, hatte schon Réaumur (1752) Hühnern metallene, beiderseits offene, mit Körnern gefüllte Röhrchen zu verschlingen gegeben und sich dabei überzeugt, daß jene ganz unversehrt blieben. Die Röhrchen selbst aber wurden, wenn sie nicht hinreichend dickwandig waren, vielfach gedrückt, zerbrochen oder ganz zusammengequetscht. Schon im Beginn des 18. Jahrhunderts hatten Mitglieder der Academia del Cimento Versuche über die ganz erstaunliche Fähigkeit des Vogelmagens, harte Körper zu zermalmen, angestellt. Redi und Megalotti fanden, daß Hühner, Enten und Tauben verschluckte Glaskugeln zu Pulver zerreiben, und Spallanzani wiederholte diese Versuche mit gleichem Erfolg. Er äußert sich darüber folgendermaßen: „Kleine Glaskugeln, die ich über der Lampe blasen ließ und welche die Stärke hatten, daß man, ohne sie zu zerbrechen, dieselben gegen den Boden werfen konnte, wurden in dem Magen eines Kapaunen und einer Henne binnen 3 Stunden in sehr kleine Stücke zermalmt, und diese waren nicht einmal sehr scharf, denn die Ecken waren so stumpf, als wenn sie mit Fleiß auf einem Schleifstein abgerundet worden wären. Ueberdies bemerke ich, daß, je länger diese kleinen Kugeln in den

Magen dieser Tiere gelassen wurden, desto feiner das Pulver wurde, das aus ihnen entstand.“ SPALLANZANI brachte einem Hahne auch kleine, etwa erbsengroße Stückchen einer zerbrochenen Glasscheibe bei, deren scharfe, schneidende Kanten und Ecken schon nach Verlauf von 20 Stunden so weit abgeschliffen waren, „daß man die Masse auf daß stärkste zwischen den Händen, ohne die mindesten Anzeichen einer Verletzung, reiben konnte“.

Krummgebogene Münzen, die man Straußen mit dem Futter beibrachte, wurden auf der konvexen Seite abgeschliffen, während auf der konkaven Seite das Gepräge intakt blieb, woraus zu folgern, daß die Münzen bloß von der mechanischen Kraft des Muskelmagens beeinflußt werden. FELIX PLATER erzählt, wie MARSHALL (l. c. p. 314) mitteilt, daß ein Onyx im Magen einer Henne in 4 Tagen um $^1/_4$ kleiner, und nach SWAMMERDAM ein Louisdor innerhalb ganz kurzer Zeit bei einer Ente um 0,75 g leichter geworden war. BORELLI (De motu animalium, 1743) hat auch schon die Kraft, welche der Muskelmagen eines Truthahnes ausübt, näherungsweise zu schätzen versucht und rechnet eine Druckwirkung von 675 Pfund[1]) für jeden der beiden Hauptmuskeln. Daß diese Schätzung keineswegs zu hoch gegriffen scheint, geht aus Versuchen von RÉAUMUR hervor, bei welchen Röhren aus Eisenblech, die einer Belastung von 437 Pfund widerstehen, in den Mägen von Truthähnen schon innerhalb 24 Stunden plattgedrückt und zum Teil aufgerollt waren. Ihre Schließdeckel waren verbogen und ausgetrieben. 24 Walnüsse waren bei einem Truthahn und eine Anzahl Haselnüsse bei einem Haushuhn in 4 Stunden zermalmt. SPALLANZANI hat schon auf die auffallende Unverletzlichkeit der Cuticula des Muskelmagens aufmerksam gemacht. Selbst Stahlnadeln und anatomische Lanzetten wurden zerbrochen und abgestumpft, ohne daß der Magen der zu diesen Versuchen verwendeten Truthühner den geringsten Schaden nahm. Nur bei ganz jungen Tieren kamen solche Verletzungen vor. Daß jedoch dergleichen gelegentlich auch älteren Vögeln zustößt, beweist der von HOLMGREN (l. c.) mitgeteilte Fall von Perforation der Magenwand durch einen Glassplitter bei einer zweijährigen Taube (zit. nach MANGOLD). Es ist eine sehr bekannte Gewohnheit der körnerfressenden Vögel, Sand und kleine Steinchen zu verschlucken, und schon die Mitglieder der Academia del Cimento haben beobachtet, daß die Vögel, in deren Magen die meisten Steinchen gefunden wurden, auch die harten Körper am besten zermalmen. REDI glaubt, daß diese kleinen Steinchen die Stelle der Zähne bei diesen Tieren vertreten, und RÉAUMUR hält sie zur Verrichtung der Verdauung für ganz notwendige Werkzeuge. SPALLANZANI konnte sich demgegenüber mit aller Bestimmtheit überzeugen, daß harte Körper im Muskelmagen der Vögel auch dann zerrieben werden, wenn derselbe gar keine oder nur sehr wenig Steinchen enthält. Nachdem es ihm gelungen war, durch über einen Monat fortgesetzte Entziehung der Steinchen dieselben ganz aus dem Magen seiner Versuchstiere zu entfernen, zog er Hühner und Truthühner auf, ohne ihnen Gelegenheit zum Verschlucken von Sand- und Quarzkörnern zu geben, und fand, daß die zermalmende Kraft dieser steinchenlosen Mägen hinter der

---

1) Es ist mir nicht bekannt, ob das „livre“ BORELLIS und RÉAUMURS dem neuen französischen Pfund = 500 g entspricht oder dem älteren Gewicht von 380 g und (in anderen Provinzen) 552 g.

normalen nicht zurückblieb. Daraus darf jedoch wohl kaum, wie es von Spallanzani geschah, geschlossen werden, daß die Steinchen zur Verdauung ganz unnötig wären und daß die Hühner dieselben nur aus Dummheit mitfräßen. Wie Hunter bemerkt, kann man während der Verdauung das knirschende Geräusch der sich aneinander reibenden Steinchen deutlich hören. Alle ausschließlich oder teilweise von härteren Vegetabilien lebenden Vögel verschlingen ansehnliche Mengen von Sand, besonders Quarzkörner, die sich im Magen abschleifen, rund und immer kleiner werden. Beim Auerhahn sind sie besonders schön und führen den Namen „Perlen", den ihnen der Weidmann beilegt, mit vollem Recht. Blumenbach erzählt, daß zu seiner Zeit, als man bloß Segelschiffe kannte, die Seefahrer feinen Kies für die Hühner mitnahmen, da dieselben erfahrungsgemäß ohne Genuß desselben stark abmagern. Neuerdings hat Jacobi (340) eine große Reihe von Vogelmägen auf ihren Inhalt an Steinen untersucht, indem er sowohl die aufgenommenen Mengen derselben, wie auch ihre Art und Größe in Betracht zog. Ferner wurde an der Nebelkrähe, Saatkrähe, Taube und Wachtel die Steinaufnahme und -abgabe unter verschiedenen Fütterungsbedingungen experimentell studiert. Es ergab sich unter anderem, daß die einheimischen Krähenarten bei pflanzlicher Kost ganz bedeutend mehr Steine aufnehmen als bei tierischer; ferner ist die Steinaufnahme während der kalten Jahreszeit eine weit größere als während der Vegetationsperiode. Da die meisten pflanzlichen Nahrungsmittel, namentlich die Gramineensamen, harte Körper sind, welche in unzermahlenem Zustande den Verdauungssäften schwer oder gar nicht zugänglich sind, während die tierische Nahrung relativ weich ist und von den Verdauungssäften leicht durchtränkt wird, so fügen die Vögel durch die Steinaufnahme ein mechanisches Hilfsmittel hinzu, das dem Magen die Arbeit erleichtert und den Kauakt ersetzt. In der Tat zeigen auch die Körner- und Gesämefresser die bedeutendste Steinaufnahme. Dagegen scheint die andauernde Unmöglichkeit Steine aufzunehmen schwere Störungen im Gesamtbefinden der Tiere hervorzurufen. Da während des Winters die Steinaufnahme im allgemeinen, ohne Rücksicht auf die Art der Nahrung, zunimmt, so scheint der Nahrungsmangel ein zweites Moment zu sein, das die Vögel veranlaßt, ihr Hungergefühl durch die Aufnahme massiger, unverdaulicher Stoffe zu beschwichtigen. Nach Jacobis Versuchen konnten bestimmte Gesetzmäßigkeiten nicht in dem Sinne aufgefunden werden, daß etwa täglich oder bei jeder Mahlzeit ein bestimmtes Steinquantum verzehrt werde. Die Versuche ergaben vielmehr, daß ohne neuerliche Aufnahme die Steinchen oft sehr lange im Magen zurückbehalten werden. Die Ausscheidung derselben erfolgt entweder durch den Schnabel oder durch den After, oft auf beiden Wegen zugleich. Fuchs, dessen Referat im Biol. Ctbl., 1902, ich die vorstehenden Angaben entnehme, macht darauf aufmerksam, daß entgroßhirnte Tauben, welche künstlich gefüttert werden müssen, wozu gewöhnlich gequollene Erbsen oder Mais verwendet wird, nach einiger Zeit auffällige Verdauungsstörungen zeigen und allmählich unter Abmagerung zugrunde gehen, ohne daß die Operation als solche für den Tod verantwortlich gemacht werden könnte. Da nun bei der künstlichen Fütterung eine Zufuhr von Steinchen unterbleibt, so hält er es nicht für unwahrscheinlich, daß das Fehlen derselben mit dem Tode der Tiere in Zusammenhang steht. „Einmal fehlt die mechanische Wirkung der im Magen bewegten Steine.

Diese braucht sich nicht bloß auf die Zerkleinerung der Nahrung zu beziehen, denn sie wäre beim gequollenen Futter nicht so unumgänglich notwendig. Wahrscheinlich bewirkt der mechanische Reiz der Magenschleimhaut durch die harten, oft scharfkantigen, fortwährend bewegten Fremdkörper eine stärkere Absonderung des Magensaftes (seitens des Drüsenmagens).“ Nach einer Mitteilung von KLEE, die MANGOLD (l. c.) anführt, ist es eine allgemeine Erfahrung der Hühnerzüchter, daß die Entziehung der Steinchen nachteilig auf den Gesundheitszustand der Tiere einwirkt; sie glauben ebenfalls, daß dieselben einen anregenden Reiz auf die Magentätigkeit ausüben, abgesehen von der Beschleunigung der Körnerzermalmung. Weiter glaubt FUCHS, daß auch noch der Umstand mit in Betracht kommt, „daß mit den Steinchen auch lösliche Salze aufgenommen werden, wie z. B. im Mörtel, so daß beim völligen Fehlen der Steinnahrung auch eine gewisse Salzarmut des Körpers eintritt, welche für die Tiere verhängnisvoll werden kann“.

Daß es jedoch selbst bei einer Mästung nicht absolut notwendig ist, den Hühnern Steinchen zuzuführen, haben die Untersuchungen von ZAITSCHEK (661) gezeigt. Es wurden je 6 Hühner mit Mais gefüttert, doch erhielt nur die eine Gruppe Kieselkörner, die von allen löslichen Bestandteilen befreit worden waren: Es ergab sich, daß die Ausnützung des Körnerfutters bei beiden Gruppen ziemlich gleichmäßig erfolgte, indem sich das Körpergewicht der mit und ohne Kieselkörner gefütterten Hühner ähnlich verhielt. Bei der Untersuchung der Mägen ergab sich freilich, daß auch die Hühner, welche 2 Monate hindurch keine Kieselkörner erhalten hatten, solche dennoch in beträchtlicher Zahl im Magen enthielten. Zur Entscheidung der Frage, ob Steinchen für den normalen Verdauungsvorgang absolut notwendig sind, müßten Hühnchen gleich nach dem Auskriechen aus dem Ei am Aufpicken von solchen verhindert werden, da im Muskelmagen offenbar Einrichtungen existieren, durch welche die völlige Entleerung der Steinchen (namentlich der größeren) verhindert oder wenigstens sehr erschwert wird. Jedenfalls spricht der Umstand, daß, wie ZAITSCHEK bemerkt, die Kücken „gewissermaßen gleich mit dem ersten Futterkorn von der Henne auch Kiesel aufnehmen lernen, dafür, daß letztere zur mechanischen Verdauung unerläßlich sind“.

Was nun die Bewegungserscheinungen selbst betrifft, so hat sich gezeigt, daß die direkte Beobachtung des bloßgelegten Muskelmagens kaum jemals etwas davon erkennen läßt. Schon RÉAUMUR (520) machte solche Versuche in der Erwartung „des dilatations et des contractions successives, analogues à celle du cœur“ beobachten zu können. Er hielt sogar den Muskelmagen über eine Viertelstunde lang zwischen Daumen und Zeigefinger, welche er in die Bauchhöhle eingeführt hatte, doch fühlte er „ni pulsation, ni glissement“. Nur bei einem Kapaun, dessen Magen er, ohne ihn zu verrücken, freilegen konnte, glückte es ihm, Bewegungen daran zu beobachten: „Je vis des portions de ce viscère se contracter, s'applatir, et se dilater ou relever ensuite: j'ai vu des cordons charnus se former à la surface, parce qu'il s'y faisoit des enfoncemens qui les séparoient, j'ai vu ces cordons marcher, ce me sembloit, comme des ondes, mais très lentement“ (l. c. p. 295). In der Voraussetzung, „daß der Magen erst dann in Bewegung gesetzt würde, wenn die hinuntergehenden und seinen Raum ausfüllenden Körper die innere Fläche reizten und ausdehnten“,

steckte Spallanzani (l. c.) Nüsse in den Magen einer Truthenne, die er einen Tag ohne Futter gelassen hatte. „Solange der (bloßgelegte) Magen nichts weiter als nur einige Nüsse in sich hielt, konnte man keine Bewegung an ihm bemerken; da er aber anfing voll zu werden, sah ich, wie er sich aufblähte und jählings wieder zusammenfiel: diese abwechselnden Bewegungen erstreckten sich bald über eine große Fläche des Magens, bald sah man sie nur an einem kleinen Teil desselben. Diese sonderbare Beobachtung hatte ich nur 10 Minuten Gelegenheit zu machen, weil das Tier wahrscheinlicherweise an seiner von mir gemachten Bauchwunde zu sterben anfing. Die nun wieder aus dem Magen genommenen Nüsse waren zwar ganz, doch aber hatten sie merkliche Quetschungen erlitten. Diese deutliche Beobachtung der Magenbewegungen mußte ich bloß dem ungefähren Zufall verdanken, denn wenn ich noch einen Truthahn ausnehme, so blieb der Magen der meisten anderen Hühner, Tauben und Enten ohne Bewegung, wenn ich ihn gleich mit fremden Körpern anfüllte. Man darf sich aber gar nicht darüber verwundern, wenn man nur erwägt, in was für Krankheitsumständen sich diese Tiere an ihren Bauchwunden während der Beobachtung befinden müssen." (Spallanzani.) Diese letztere Bemerkung des ausgezeichneten Beobachters ist bei den meisten vivisektorischen Eingriffen viel mehr zu beherzigen, als es in der Regel zu geschehen pflegt, und kann nicht genug der Beachtung empfohlen werden.

Unter diesen Umständen ist es außerordentlich schwer, zu einer klaren Vorstellung über den eigentlichen Charakter der Magenbewegungen zu kommen, und es kann kaum verwundern, daß im Laufe der Zeit sehr verschiedene Anschauungen hierüber geäußert wurden. Spallanzani glaubte, „daß die ganze Aktion der Muskeln darin bestehe, daß sie sich mit sehr großer Gewalt einander nähern und zusammenpressen; dadurch müßten alle die zwischen diese beiden Teile gebrachten Körper zerdrückt, zermalmt und wie in einer Presse oder Schraubstock zerknirscht werden".

Er vergleicht die ganze Aktion mit der einer Mühle und drückt sich in dieser Hinsicht sehr bestimmt aus: „Man bemerkt bei diesem Naturgeschäft das, was man in den Mühlen antrifft. Es ist nämlich über zwei großen Mühlsteinen ein solcher Kasten, der einem Trichter gleicht, der mit Getreide angefüllt wird, so, daß beständig eine kleine Menge Körner aus demselben herunterfallen und durch die mittlere runde Oeffnung des oberen Mühlsteines sich in den leeren Raum zwischen den beiden Mühlsteinen verbreiten kann, woselbst das Getreide zerquetscht, zermalmt und durch die lebhaften Stöße des oberen Steines gegen den unteren, der sich stets mit Geschwindigkeit über dem letzteren herumdreht, in Mehl verwandelt wird. Das nun entstandene oder fertige Mehl geht zwischen den Mühlsteinen heraus und andere Körner kommen wieder hinein. Auf eine ähnliche Weise wird auch das im Magen der Tiere zermalmte und durch die Verdauungssäfte aufgelöste Futter durch die untere Magenöffnung in die sogenannten kleinen Gedärme getrieben."

Auch in der Folge wurde dieser Vergleich mit einer Mühle gemacht. Man nahm an, daß sich die bei den Hauptmuskeln um einen gemeinsamen Mittelpunkt, und zwar gleichzeitig nach entgegengesetzten Richtungen um einen rechten Winkel drehten, so daß die zwischen den Reibeplatten des Mageninnern befindlichen Nahrungskörper unter Mithilfe der verschluckten Steinchen zermalmt würden. Dieser Vorgang wurde als „Trituration" bezeichnet. Es schien dafür nicht

nur das knirschende Geräusch, das man am verdauenden Truthahn wahrgenommen hatte, sowie die Beschaffenheit der verschluckten Steinchen zu sprechen, sondern besonders auch ein Befund am Magen des Kuckucks. „Seit alters ging die Sage, der Kuckuck habe einen innen haarigen Magen, und das ist oftmals wahr, aber freilich sind die Haare nicht sein leibliches Eigentum, es sind vielmehr die abgebrochenen Borsten solcher haariger Raupen, die er unter allen Vögeln allein frißt und die sich in die Cuticula einbohren.“ (MARSHALL). „Das hat NITZSCH (474) zuerst nachgewiesen und bemerkt: ‚Alle Haare des Magens verfolgen parallelisch eine Kreisrichtung um eine gemeinsame Querachse, deren Enden durch die beiden haarlosen Wirbel, welche den Centris der beiden äußeren Sehnenschichten der Magenseiten entsprechen, bezeichnet werden. Die kreisförmige Richtung der Haare um eine gedachte Querachse des Magens kann nur in Zusammenziehungen des Magens ihren Grund haben, welche um dieselbe Querachse in einer in sich selbst zurückkehrenden Kreisrichtung wellenförmig fortschreitet.‘ Es läßt sich nicht leugnen, daß diese Anordnung der Haare in Kreisen oder Spiralen in beiden Magenhälften, wie etwa die Haare auf dem Deckel eines Zylinderhutes, die Triturationshypothese außerordentlich zu unterstützen scheinen.“ (MARSHALL, l. c. p. 315.)

Gegen diese Ansicht wendete sich in der Folge besonders GARROD (245). Nach ihm lassen die beiden Hauptmuskeln, wenn sie nicht angespannt sind, eine geräumige Höhle zwischen sich, in die Körner und Steinchen durch die gleichzeitige Zusammenziehung der Säcke des oberen und unteren Zwischenmuskels gepreßt werden. Er weist darauf hin, daß gemäß der Anordnung der Muskelfasern von seitlichen Bewegungen nicht die Rede sein könne, spricht allerdings nachher in einer Anmerkung für Schwan und Gans doch von einem „slight up and down movement“ der Hauptmuskeln, welche „slide slightly on one another, the one mass rising while the other descends“. Er faßt den Magen sonst als einfaches Quetschorgan auf, das durch den Druck der Hauptmuskeln gegeneinander den Inhalt zerdrückt (zit. nach MANGOLD).

Schon CAZIN (114) trat auf Grund des anatomischen Baues des Magens der Theorie der Magenbewegung von GARROD entgegen. Ihm zufolge ist die Kraft, welche die Muskeln auf die Innenwand ausüben, nicht überall dieselbe; man kann sie in zwei Komponenten zerlegen, von denen die eine die sich gegenüberstehenden Reibeplatten zu nähern sucht, wobei sie den Mageninhalt zerdrückt, während die andere tangentiale Kraft die Reibeplatten aneinander gleiten läßt. Es wird auf diese Weise, wie SCHEPELMANN bemerkt, sehr viel Kraft gespart, weil die Gleitbewegung die Abscherungsfestigkeit der Objekte (Körner) in Anspruch nimmt, die meist eine weit geringere ist als die Druckfestigkeit. „Dies erklärt die erstaunliche Fähigkeit des Magens von Körnerfressern, Steine, Glas und selbst Metallstücke völlig zu zertrümmern. Die Gleitbewegung der Reibeplatten ist zweifellos dadurch verursacht, daß die Hauptmuskeln nicht nach Art einer Halbkugel gebaut sind, wo die größten Dicken beiderseits sich gegenüberstehen würden, sondern daß der eine Muskel oben, der andere unten seine größte Entwicklung zeigt, seine Begrenzung demnach eine parallelische ist; die größten Massen stehen sich schräg gegenüber und suchen sich bei Kontraktion der Muskelfasern einander

zu nähern (Fig. 394). Auch die hufeisenförmigen Wälle der Reibeplatten lassen sich als zweckmäßig am besten verstehen bei Annahme einer Gleitbewegung, indem sie, bei Kontraktion der Muskeln sich nähernd, die Speisen vor sich her schieben und ein seitliches Ausweichen verhindern.“ Auch Mangold hält auf Grund der sehr komplizierten Anordnung der Muskelelemente eine Verschiebung der Hauptmuskeln in der Richtung der Längsachse des Magens für höchst wahrscheinlich, „ja es kommt vielleicht auch noch eine Wirkung der Muskeln in einer dritten Richtung dazu, was für den mechanischen Effekt nicht ohne Belang sein würde. Denn es ist leicht verständlich, daß bei einfacher Quetschung die Körner zwischen den Steinchen weniger leicht und schnell zertrümmert werden, als wenn sie gleichzeitig noch rollenden und schiebenden Kräften nach zwei anderen Richtungen hin ausgesetzt werden können.“ (Mangold.) Solche Gleitbewegungen lassen auch die früher erwähnte Struktur der Membrana compacta zwischen Drüsen- und Muskelschicht verständlich erscheinen. „Indem der Hauptmuskel (*H* Fig. 398) sich abwärts bewegt, findet auf die Reibeplatte ein Gegendruck in der Richtung von *b* nach *a* statt, welcher versucht, die Reibeplatte von der Muskulatur abzuziehen. Dies können aber nur Fasern verhindern, welche in der Richtung des Zuges, also parallel (*ab*), an die Reibeplatte herantreten, wie es in der Tat die Struktur der Membrana compacta (*M*) zeigt. Ist diese nun wirklich ein Erzeugnis der eigenartigen funktionellen Beanspruchung der Mucosa, so dürfte sie nicht auftreten bei Vögeln, welche solche Reibebewegungen nicht ausführen. Dies scheint eine Arbeit von Bartram (35) zu bestätigen, der bei *Eudyptes chrysocome* die Membrana compacta nicht nachweisen konnte.“ (Schepelmann.)

Es war schon vorhin davon die Rede, daß sich aus Beobachtungen am bloßgelegten Magen kaum etwas über den Bewegungsvorgang ermitteln läßt. Auch Mangold hat nur an **einer** laparotomierten Henne Bewegungen gesehen, die mit Wahrscheinlichkeit als spontane Kontraktionen anzusprechen waren, dagegen konnte er durch Betasten des mit den Bauchdecken verwachsenen Magens einer früher laparotomierten sehr mageren Henne feststellen, daß sich bei jeder der schon von außen sichtbaren Magenrevolutionen „zunächst der untere Zwischenmuskel zusammenzieht, wodurch natürlich sein Inhalt in die eigentliche Magenhöhle geschoben werden muß, und daß dann die gleichzeitige Kontraktion beider Hauptmuskeln erfolgt, deren gewaltigem Drucke der Mageninhalt wieder teilweise in den Zwischenmuskel entweicht, der sich nun prall hervorwölbt“. Es gelang ihm auch an einer anderen mageren Henne, den bloßgelegten Muskelmagen durch Reizung mit tetanisierenden Induktionsströmen zu rhythmischen Bewegungen zu veranlassen, wobei es ebenfalls schien, daß die Kontraktion an den Zwischenmuskeln beginnt und von da auf die Hauptmuskeln übergreift. Weitere Aufschlüsse ergab die zuerst von Ranvier, später von Doyon (159) und Rossi (543, 544) angewendete „Ballonsondenmethode“. Es wird dabei ein weicher, durch eine Fischbeinsonde gestützter Gummischlauch, an dessen Ende ein birnförmiger, kleiner Ballon befestigt ist, durch Schnabel, Kropf und Drüsenmagen in den Muskelmagen eingeführt; das freie Ende des Schlauches wird mit einem Mareyschen Tambour verbunden, dessen Schreibhebel die Bewegungen des Magens verzeichnet. Man erhält so rhythmische Kurven, deren aufsteigender Schenkel in der Regel durch eine kleine Zacke

unterbrochen erscheint, die ohne merkliche Pause alle 20—30 Sekunden aufeinander folgen. *Die anakrote Zacke entspricht in diesem Falle immer der Kontraktion der Zwischenmuskel, die zweite Erhebung der der Hauptmuskeln.* Die Tätigkeit der letzteren beginnt gewöhnlich in dem Augenblicke, wo die Kontraktion der Zwischenmuskeln eben der Erschlaffung weicht. Wenn in normaler Weise die Aktion der Hauptmuskeln die der Zwischenmuskeln ablöst, superponiert sich in der Kurve die erstere der letzteren (Fig. 399). Das zeitliche Verhältnis der Zusammenziehungen beider Muskelgruppen kann im übrigen sehr variieren, so daß die verzeichneten Kurven bald doppelgipflig (anakrot oder katakrot), bald eingipflig sind. Nach den Beobachtungen von MANGOLD setzt bei Hennen im gewöhnlichen Fütterungszustande alle 20—30 Sekunden eine neue Magenkontraktion ein. *Unmittelbar nach der Fütterung folgen sich die Kontraktionen am schnellsten (15—20 Sekunden), um nachher immer langsamer zu werden.* Nach beendeter Verdauung und bei weiterem Hunger überwogen stets höhere Zahlen bis zu einem Rhythmus (d. h. Zeit vom Beginn einer Kontraktion bis zu dem der nächsten) von 50 Sekunden. Die Veränderung des Rhythmus beeinflußt im allgemeinen nicht die Dauer der Einzelkontraktion; eine Verlangsamung desselben entsteht daher meist durch Einschaltung längerer Pausen, während deren der Magen sich in Erschlaffung befindet. Abweichende Angaben hat ROSSI gemacht, indem er die schnellste Folge von Kontraktionen (15—18 Sekunden) auffälligerweise gerade bei Hungertieren fand.

Fig. 399. *Henne.* Normale Magenkurve.

Daß im Sinne von MANGOLD Hungern den Rhythmus verlangsamt und Fressen ihn wieder zur Norm zurückführt, erscheint leicht verständlich, wenn man annimmt, daß die Fütterung direkt oder reflektorisch die Tätigkeit des Muskelmagens anregt. Auch die Qualität, insbesondere die physikalische Beschaffenheit der Nahrung, beeinflußt deutlich den Rhythmus der Magenkontraktionen; bei ausschließlicher Weichfütterung (gekochte Kartoffeln) arbeitet der Muskelmagen viel langsamer als bei Körnerfütterung. „Die durchschnittliche Dauer einer Magenperistole beträgt bei einer Kartoffelfütterung 26—30, bei gemischter Nahrung (Kartoffeln, Körner) 22—25 Sekunden, während sich dieser Rhythmus bei ausschließlicher Fütterung mit Weizen auf 18—22, bei Gerste sogar auf 15—18 Sekunden beschleunigt.“ MANGOLD konnte zeigen, daß *direkte* Einführung von Gerstenkörnern in den Muskelmagen durch ein Metallrohr sofort eine beträchtliche Beschleunigung der Magenbewegungen zur Folge hatte, so daß *der Magenrhythmus ohne allen Zweifel von der verschiedenen Stärke des mechanischen Reizes bei verschiedenartigem Futter abhängig ist.* Bei der *Nebelkrähe* beträgt nach MANGOLD (unveröffentlichte Beobachtung) die Dauer der einander normalerweise ohne Pause folgenden Magenbewegungen 11,9, bei der *Dohle* 13,4 Sekunden. Bei der *Krähe* ließ sich eine Veränderung des Rhythmus durch Hungerzustand (im Gegensatz zum Huhn) nicht nachweisen. Die vom Muskelmagen aufgezeichneten Kurven zeigen bei den beiden genannten Vogelarten meist einen dikroten Typus. Die

gelegentlich zu beobachtenden Gruppenbildungen lassen eine gewisse periodische Veränderung der sonst überaus regelmäßigen Magenkontraktionen erkennen.

In bezug auf die Innervation des Muskelmagens ist zu erwähnen, daß, abgesehen von dem von Auerbach entdeckten Ganglienplexus, hauptsächlich der N. vagus von Bedeutung ist. Durchschneidung eines Vagus verlangsamt den Rhythmus der Bewegungen immer sehr beträchtlich, doch erreicht derselbe in 2—3 Tagen wieder die Norm. Wird dann auch der zweite Vagus durchschnitten, so kommt es abermals zu einer Verlangsamung, die wieder das 6—7-fache betragen kann. Rossis Angaben über die einzeitige beiderseitige Vagusdurchschneidung — zweizeitige hat er anscheinend nicht ausgeführt — konnte Mangold nicht bestätigen; er fand, daß es auch nach der im Laufe einer Viertelstunde erfolgenden Durchschneidung beider Vagi nicht zu einem stundenlangen Stillstand des Magens kommt, daß jedoch eine enorme Verlangsamung des Rhythmus bis auf 16 Minuten eintreten kann. So wichtig demnach die N. vagi auch für die normalen Magenbewegungen sind, so sind sie doch nicht Ursache der Rhythmizität, die vielmehr dem Plexus zuzuschreiben ist. Doyon beobachtete bereits bei elektrischer Reizung des peripheren Endes des durchschnittenen Vagus, solange der der anderen Seite erhalten blieb, rhythmische Bewegungen, falls der Magen sich vorher in Ruhe befand, und Beschleunigung, wenn er vorher schon Kontraktionen ausführte. Doch fand er auch häufig eine Hemmung als Folge der Reizung. Wenn man (ohne Narkose) den Vagusstamm der einen Seite vorsichtig anschlingt, ohne abzubinden oder durchzuschneiden, so hat nach Mangold die tetanisierende Reizung stets eine Erschlaffung des Magens und Hemmung seiner Bewegungen zur Folge. Kurz nach dem Aufhören des Reizes stellte sich dann ein mehr oder minder ausgeprägter Erregungszustand (Beschleunigung) ein. Auch ein zentripetaler Vagusreiz vermag eine (reflektorische) Hemmung der Magentätigkeit auszulösen. Die zentrifugale Bahn verläuft, wie das Ausbleiben der Hemmung nach der zweiten Vagusdurchschneidung beweist, ebenfalls im Vagus. Es enthalten demnach die N. vagi außer den zentripetalen auch erregende und hemmende Fasern für den Muskelmagen. Eine wahrscheinlich im peripheren Nervensystem (Ganglienplexus) lokalisierte Hemmung der Magenbewegungen wird durch mechanische Reizung des Peritoneums sowie des entkapselten Magens oder von dessen Innenfläche aus bewirkt. Ferner erlöschen die Bewegungen völlig während Aether- oder Chloroformnarkose.

Während man aus dem sofort nach dem Einführen der Ballonsonde beginnenden Schreiben hoher und regelmäßiger Kurven (Lufttransmission) annehmen muß, daß der Magen bei Huhn, Krähe und Dohle auch im Hungerzustande unaufhörlich arbeitet, verhält es sich beim Bussard anders. Der Bussard hat einen „häutigen Magen" (Spallanzani) im Gegensatz zum Huhn (Muskelmagen) und der Krähe (Mittelmagen), der bei Beginn der Registrierung nach 48 Stunden Hungerns mit Lufttransmission eine regelmäßige Wellenlinie mit minimalen Erhebungen über die Abszisse schreibt. Bei Registrierung mit dem Hg-Manometer (Wasserfüllung der Ballonsonde) ergibt sich eine gerade Linie mit noch minimaleren Erhebungen, die nach 48 Stunden Hungerns nur 1—3 mm Hg repräsentieren. Läßt man

den Bussard dann Fleisch schlucken, oder schiebt man ihm zwei Knochenstückchen oder auch zwei Steinchen von $^1/_2$—1 ccm Inhalt in den Magen, so läßt sich bereits nach 20 Minuten eine Druckerhöhung der Magenkurven feststellen, deren höchste einen Druck von 20 mm (Fleisch), 10 mm (Knochen), 22 mm Hg (Steinchen) erreichten. Auch der Rhythmus der Magenbewegungen, der im Hungerzustande (48 Stunden nach der letzten Fütterung) ungefähr 22—28 Sekunden beträgt (Dauer jeder einzelnen Magenrevolution mit eventueller dazu gehöriger Pause), beschleunigte sich durch Fleisch, Knochen oder Steinchen (von 26 auf 20, von 27 auf 23, von 22 auf 17 Sekunden). Werden die Knochenstücke oder Steinchen an den Bindfäden wieder herausgezogen, so läßt sich bereits nach $^1/_2$ Stunde ein beträchtliches Sinken des Magendruckes feststellen (von 10 auf 5, von 22 auf 10 mm Hg).

Der eingeführte Ballon allein löst keine höheren Drucke als 3 mm Hg aus, und die Kurve, deren erste minimale Erhebungen ganz allmählich bis zu einem geringen Minimum zunehmen, macht den Eindruck, als ob der Magen vor der Einführung der Sonde völlig still gestanden hätte. Hat der Bussard vorher gefressen, so verzeichnet der Hebel sofort hohe und regelmäßige Kurven, ohne daß ein beträchtliches weiteres Ansteigen zu bemerken wäre. Periodisches Abnehmen und Ansteigen der Kontraktionshöhen kommt auch hier vor, dagegen nicht oder wenigstens nur im geringsten Maße derartige Tonusschwankungen, wie sie sich besonders bei der Krähe durch die Kurve markieren.

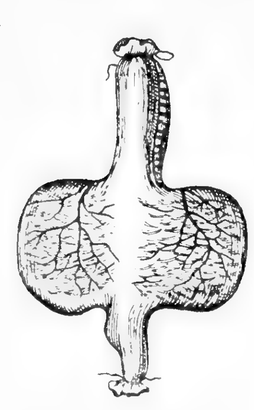
Bei zwei Schleierkäuzen wurden viel höhere Drucke verzeichnet. Nach dem Einführen des Ballons stets noch Steigen der Kontraktionshöhen. Der Magenrhythmus betrug bei diesen Tieren 22—28 Sekunden; die Magendrucke, die den Kontraktionshöhen entsprachen, betrugen in verschiedenen Versuchen 34, 54, 68, 70, 84 mm Hg. (MANGOLD.)

Es muß hier noch eines zum Verdauungsapparat der Vögel in vielen Fällen gehörigen Organes gedacht werden, welches gerade bei den Körnerfressern mit der Tätigkeit des Muskelmagens enge verbunden ist und dessen Arbeit sozusagen vorbereitet und erleichtert. Es handelt sich um jene oft mächtige Erweiterung der Speiseröhre, welche gewöhnlich als „Kropf" bezeichnet wird. Ganz abgesehen von diesem ist, wie schon TIEDEMANN (627) hervorhob, der Oesophagus bei den Vögeln an sich sehr weit und erlaubt daher, die in der Mundhöhle nicht zerkaute oder nur gröblich verkleinerte Nahrung zu verschlingen. Am weitesten ist er bei den Vögeln, die Fische u. dgl. ganz verschlucken. Die Wandungen zeigen im allgemeinen denselben Bau, wie das ganze Darmrohr, doch muß der große Drüsenreichtum der Schleimhaut besonders hervorgehoben werden (vgl. OPPEL, l. c. II). Neben kleinen Schleimdrüsen finden sich auch andere, deren Sekret nach MARSHALL (l. c.) „mit zur ‚Einspeichelung' der genossenen Nahrung zu dienen scheint, und zwar entweder zahlreiche, dicht gedrängt stehende kleinere oder größere zusammengesetzte, mehr einzeln stehende" (OPPEL, l. c. II, p. 98, Fig. 60). Nicht selten ist die Speiseröhre innen stark gefaltet (im kollabierten Zustande) und dann stehen die größeren Drüsen in der Regel auf der Höhe der Falten. Diese Faltung bedingt zunächst die enorme Ausdehnung, deren die Speiseröhre bei manchen Vögeln (Segler, Strauße,

Reiher, Scharben etc.) fähig ist, dann wird auch die sezernierende Oberfläche vermehrt. (Marshall.) Bei manchen Papageien (*Melopsittacus*, *Psittacus farinosus*, *aestivus*, *canus*, *sulphureus*) ist der Oesophagus ganz frei von Drüsen, mit Ausnahme eines kurzen Stückes dicht vor dem Drüsenmagen. Sehr eingehende Untersuchungen über diese Drüsen verdanken wir Barthels (33).

Vielfach zeigt nun die Speiseröhre bei den Vögeln lokale Erweiterungen, die bald wenig deutlich ausgesprochen sind, bald an der Vorderseite kurz vor dem Eintritt in den Rumpf den sogenannten „Kropf“ bilden.

„Einfach ist die Speiseröhre bei den insektenfressenden Singvögeln, Spechten, Seglern, Kuckucksvögeln, den echten Straußen (*Struthio*, *Rhea*), den meisten Waatvögeln und Möven, Enten, Scharben und Sturmvögeln, Tauchern, Steißfüßen und Alken. Charakteristische Erweiterungen besitzt sie bei den Kasuaren, Finken, Ammern, mehr kropfartig bei den Gimpeln, Kreuzschnäbeln, Paradiesvögeln, der männlichen Trappe. den Kolibris, den Papageien, Eulen und Weihen. Wahre Kröpfe finden sich bei den Tagraubvögeln, Hühnern, dem Marabu und den Tauben.“ (Marshall.)


Fig. 400. Kropf einer Junge fütternden Haustaube (nach Marshall).

Wenig auffällig bei den falkenartigen Raubvögeln, stärker bei den Geiern, einseitig bei den Hühnern, subspiral gedreht bei den Papageien, symmetrisch zwei große Säcke mit weit offenem Zusammenhang darstellend bei den Tauben (Fig. 400), dient der Kropf oft nur der Aufspeicherung rasch aufgepickter Körner und Beeren oder gierig verschlungener Fleischbrocken und Fische, von welchen in gesicherter Ruhe des Vogels nach einiger Vorbereitung (Quellung der Körner) kleinere Mengen zum Magen befördert werden. Selbst in Fällen, wo die Speiseröhre nicht mit einem „echten“ Kropf ausgestattet ist, können unter Umständen erstaunliche Massen von Futter in derselben beherbergt werden (Taucher). Der gewaltige Kropf des Marabu, der außen als großer Sack am Halse herabhängt, kann ungeheure Bissen umschließen. In anderen Fällen dagegen sind die Funktionen des Kropfes weit höher differenziert. Bei den körnerfressenden Vögeln liegt seine Bedeutung vor allem darin, daß die ganz verschluckten hartschaligen Samen durch Quellung erweicht werden, was namentlich auch für die Brutpflege von großer Wichtigkeit ist. Manche Körnerfresser füttern allerdings während der ersten Zeit mit zarten Kerbtieren oder Würmern, in anderen Fällen ist das aber sicher nicht der Fall. So ist, wie Marshall bemerkt, der Kreuzschnabel schon durch die Beschaffenheit seines Schnabels gar nicht in der Lage, solche Nahrung aufnehmen zu können, dann brütet er ja auch im Winter, wo zwar Meisen, Zaunkönige und Spechte animalische Kost zu finden wissen, der Kreuzschnabel aber sicher nicht. Mit Rücksicht auf diese Funktion ist es bemerkenswert, daß Drüsen, welche die zur Quellung nötige Flüssigkeit liefern könnten, häufig ganz fehlen (Papageien, Hühner, *Phalacrocorax* und bis auf eine kurze Strecke auch bei Tauben). Bei anderen Vögeln dagegen finden sich Drüsen im

Kropfe, wenn auch nur in geringer Zahl (*Phasianus, Tetrao*). Es dürfte daher wohl anzunehmen sein, daß das Sekret der Oesophagusdrüsen bei diesen Vorgängen irgendeine Rolle spielt.

In besonders interessanter Weise ist der Kropf der Tauben bei der Brutpflege beteiligt. Es wurde schon erwähnt, daß hier Drüsen nur sehr spärlich vorkommen, sie liegen in 6—8 Leisten, welche sich am Uebergang in den Oesophagus finden und sich in denselben fortsetzen. Die Strecke zwischen je zwei Leisten ist drüsenfrei. Im übrigen ist die Innenfläche des Kropfes mit geschichtetem Plattenepithel überdeckt. Jene Drüsen sind zusammengesetzt schlauchförmig und erscheinen von einem einschichtigen hohen Zylinderepithel ausgekleidet. Aus dem Umstande, daß diese Zellen im frischen Zustande durch Zusatz von Essigsäure oder verdünnter Salpetersäure getrübt werden, schließt TEICHMANN auf das Vorhandensein von Mucin (? B.) und glaubt demnach, daß von den Drüsen „ein schleimhaltiges Sekret geliefert wird, welches die aufgenommene Nahrung schlüpfrig macht und oberflächlich erweicht“. Untersucht man den Kropf der Tauben wenige Tage vor und nach dem Auskriechen der Jungen, so findet man ihn, wie zuerst HUNTER (335) bemerkte, sowohl beim Weibchen wie beim Männchen erfüllt von bröckligen, geronnener Milch ähnlichen Massen, mit welchen die Jungen in den ersten Tagen gefüttert werden („Kropfmilch“). Es handelt sich dabei keineswegs um ein Produkt jener Drüsen und ebensowenig um etwas der Milch der Säugetiere Vergleichbares, sondern im wesentlichen um abgestoßene und verfettete Epithelzellen. „Wenn man eine Bruttaube 2—3 Tage vor dem Auskriechen der Jungen tötet, so findet man die Wandungen der Kropfseitenteile verdickt und durch Anwesenheit zahlreicher und weiter Blutgefäße gleichmäßig lebhaft gerötet. Nach Eröffnung des Kropfes sieht man die Seitentaschen frei von Nahrung, dagegen erfüllt von einer gelblichen, leicht angefeuchteten krümeligen Substanz, welche einen unangenehmen stechenden Geruch besitzt, wie nach ranziger Butter. Mikroskopisch stellen sich diese Massen als stark verfettete Plattenepithelzellen dar. Die Wandungen des Kropfes zeigen eine Dickenzunahme in allen Schichten, besonders aber im Epithel; dabei erscheinen die obersten Epithelschichten stark verfettet und in Ablösung begriffen. Die einzelnen Fettröpfchen sind in den obersten Zellreihen zu größeren Massen verschmolzen. Weiter nach der Tiefe zu werden die Fettröpfchen in den Zellen immer kleiner, sie verschmelzen noch nicht und färben sich durch Osmiumsäure grünlichschwarz. HASSE (291) fand bei einer männlichen Haustaube, die seit 8 Tagen Junge besaß, die Dicke des Epithels 2,5—3 mm, bei einer weiblichen Taube 1,5 mm. Gefäßschlingen gehen bis zur Grenze des Epithels, frei in diesem liegend. Alle diese Angaben beziehen sich nur auf die Verhältnisse in den Seitentaschen des Kropfes; über den Drüsenleisten im unteren Teil desselben zeigt das Epithel keine Abweichungen von dem gewöhnlichen Zustande. Es ist hiernach klar, daß in den Seitentaschen eine sehr lebhafte Epithelwucherung stattfindet, bei welcher in dem Maße, als die neugebildeten Zellen von dem Schleimhautsubstrat nach der freien Fläche vorrücken, das Protoplasma mehr und mehr Fett bildet (TEICHMANN). Weitere Angaben über diese eigenartige, bei allen Tauben und anscheinend auch bei einigen Papageienarten vorkommenden Veränderungen haben dann noch CHARBONELL-SALLE und PHISALIX gemacht (119).

C. Magen der Säugetiere.

1. Allgemeine Anatomie.

Sowohl hinsichtlich der Formgestaltung des Magens wie in betreff des feineren Baues finden wir bei den Säugetieren als Anpassungserscheinungen an die verschiedene Ernährungsweise eine viel größere Mannigfaltigkeit, als bei irgendeiner anderen Wirbeltierklasse und selbst in einer und derselben Gruppe, wie z. B. Marsupialier, Edentaten, Nager, kommen die größten Differenzen vor. Was zunächst die äußere Form des Magens betrifft, so haben die Insectivora, Carnivora, Perissodactyla, Tubulidentata, Pholidota, die Mehrzahl

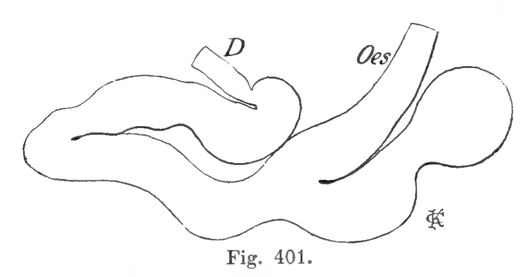


Fig. 401.

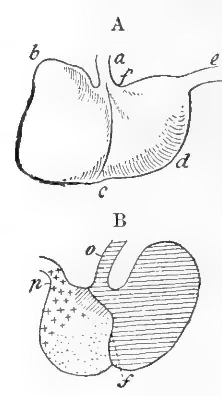


Fig. 402.

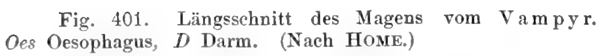


Fig. 401. Längsschnitt des Magens vom Vampyr. *Oes* Oesophagus, *D* Darm. (Nach Home.)

Fig. 402. A Der Magen von *Mus musculus*, von der oberen, gegen den Rücken gekehrten Seite gesehen und im gefüllten Zustand. *a* Oesophagus, *b* der drüsenlose Vormagen (Schlundabteilung), *c* Grenzfalte, *d* Drüsenmagen, *e* Dünndarm, *f* kleine Kurvatur. (Nach Brümmer.) B Magen von *Mus musculus*. Querschraffiert: Schlundabteilung, schrägschraffiert: die Cardiadrüsenregion, Punkte: Fundusdrüsenregion. *o* Oesophagus, *f* Grenzfalte, *p* (Kreuze) Pylorus. (Nach Toepfer.)

der Xenarthra, Rodentia, Chiroptera und Primates die ursprüngliche einfache Form eines aus Fundus- und Pylorusabschnitt bestehenden, meist quergestellten Sackes am besten bewahrt und Unterschiede treten nur in bezug auf den Abstand der Cardia vom Pylorus sowie der Größe der Krümmung der großen Kurvatur etc. hervor. Eine weitere Differenzierung macht sich namentlich darin bemerkbar, daß sich der links gelegene Fundus zu einem mehr oder weniger großen Blindsack ausdehnt, der sich bei *Desmodus*, einer blutsaugenden Fledermaus, zu einem darmartigen Gebilde von der doppelten Länge des Tieres entwickelt; auch der Magen des Vampyr zeigt wohl in Anpassung an die gleiche Ernährungsweise links zwei, durch eine Einschnürung getrennte, wohl als Blutreservoire dienende Erweiterungen (Fig. 401). Auffallend großen Unterschieden im Magenbau begegnen wir unter den Nagern bei den Mäusen. Während *Mus musculus* noch wie die meisten

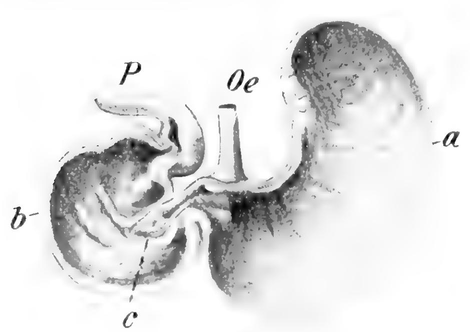


Fig. 403. Hamster (*Cricetus frumentarius*). Aufgeschnittener Magen. *a* Vormagen, *b* Drüsenmagen, *c* Ende der rinnenartigen Fortsetzung des Oesophagus (*Oe*), *P* Pylorus. (Nach Scheunert.)

Nager einen einfachen Magen besitzt, der nur durch eine seichte Einschnürung von außen die innere Zweiteilung erkennen läßt (Fig. 402 A, B), umgreift bei *Mus sylvaticus* eine geschlossene Grenzfurche die ganze Außenfläche des Magens;

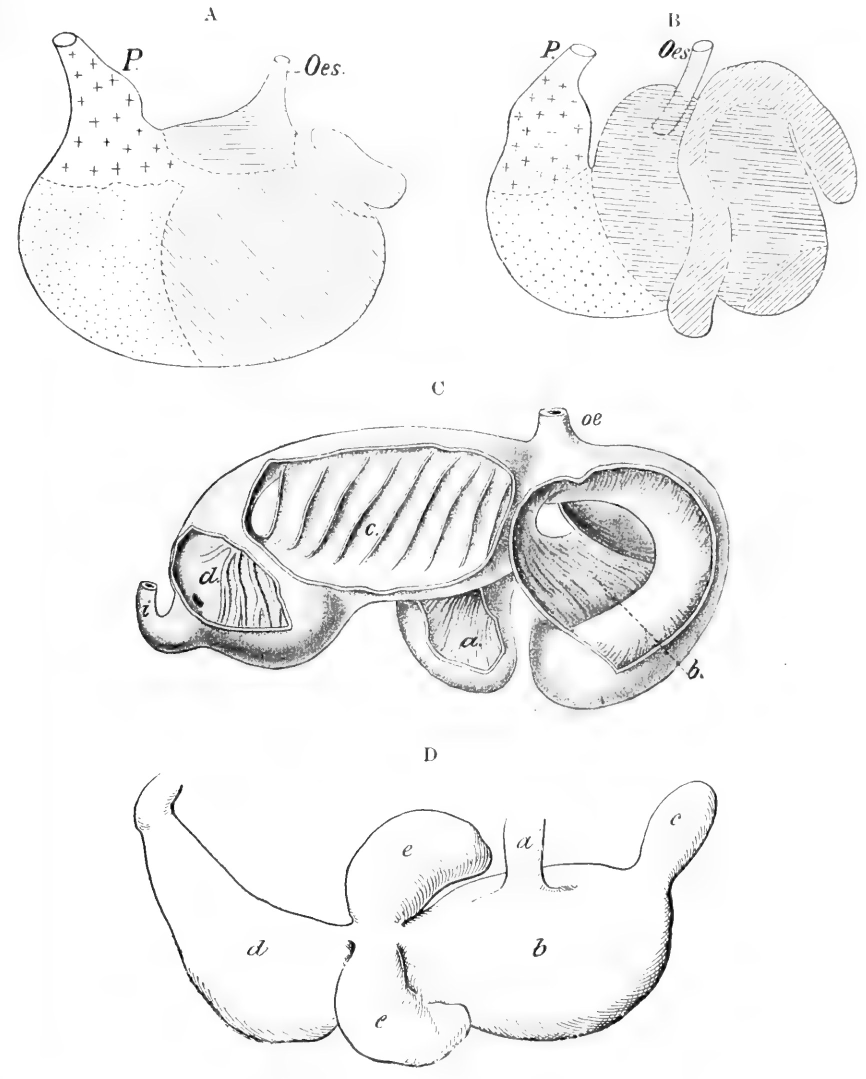


Fig. 404. A Regionen des Schweinemagens in der Seitenansicht. Die Regionenbezeichnung siehe Fig. 402 B. B Der Magen von *Dicotylus torquatus* im schematisierten senkrechten Durchschnitt. *Oes* Oesophagus. *P* Pylorus. (Nach Edelmann.) C Magen eines *Hippopotamus*-Foetus aus der Mitte der Tragzeit, von vorn gesehen. Die verschiedenen Abteilungen sind eröffnet, um die Kommunikationsöffnungen und die Anordnung der Schleimhautfalten zu zeigen. *a* und *b* Räume, welche dem Pansen der Wiederkäuer entsprechen, *c* entspricht dem Blättermagen, *d* dem Labmagen, *oe* Oesophagus, *i* Dünndarm. (Nach Pilliet und Boulart.) D Magen des *Manatus americanus*. *a* Speiseröhre, *b* die linke Magenhälfte, *c* ein solider Anhang derselben, der eine große Drüse enthält, *d* die rechte Magenhälfte, *e e* zwei zipfelförmige Anhänge, welche sich an der eingeschnürten Stelle zwischen beiden Magenhälften ansetzen; der hintere von ihnen ist der größte. (Nach Home.)

bei *Cricetus* (Hamster) endlich ist die Scheidung beider Kammern so scharf ausgeprägt, daß beide durch die sehr tief einschneidende Grenzfurche vollkommen abgeschnürt sind und nur durch einen schmalen Ring zusammenhängen (Fig. 403). Im Scheitel dieser Verbindungsöffnung zieht sich entlang der kleinen Kurvatur des Drüsenmagens eine von borkigen Wülsten kutaner Schleimhaut eingefaßte, gegen die große Kurvatur offene Rinne (Schlundrinne). Sie führt nicht nur in den Drüsenmagen hinein, sondern setzt sich in ihm eine Strecke weit fort und ist als Fortsetzung des Oesophagus aufzufassen. Die kutane, stark verhornte Schleimhaut des Vormagens ist durch eine Grenzfalte deutlich von der Schleimhaut des Drüsenmagens getrennt. (Scheunert).

Weitere Komplikationen finden sich bei den Artiodactyla; so zeigt das Schwein einen zweigeteilten Magen, indem ein linksseitiger Cardiablindsack durch eine Furche vom übrigen größeren Abschnitt getrennt ist. Bei *Hippopotamus* sind zwei Blindsäcke entwickelt, ebenso bei *Dicotyles* (Fig. 404 A, B, C). Einen schon sehr zusammengesetzten Magen besitzt unter den Sirenen *Manatus* (Fig. 404 D). Er erscheint in zwei Hälften getrennt, deren rechte zwei Ausstülpungen (Pylorus-Blindsäcke) zeigt, während die linke (Cardiamagen) ihrerseits einen fingerförmigen

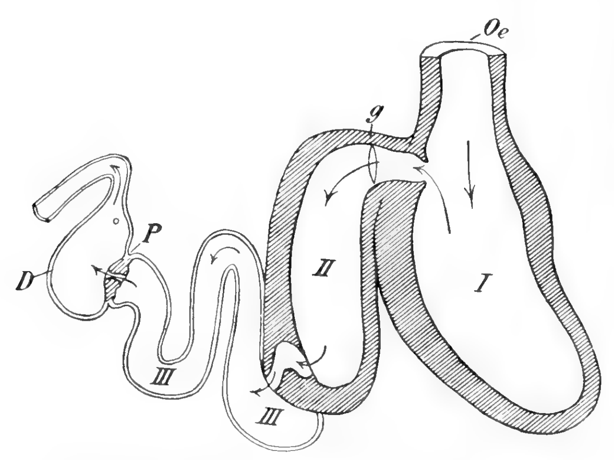


Fig. 405. *Phocaena.* Umriß des eröffneten Magens. *I—III* die drei Magenabteilungen, *g* Epithelgrenze zwischen *I* und *II*, *D* Duodenum, *P* Pylorusmündung. (Nach Jungklaus.)

Fortsatz erkennen läßt. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß kompliziertere Magenformen (zusammengesetzte Mägen) viel häufiger bei Pflanzenfressern in Anpassung an die schwerer ausnützbare Nahrung vorkommen, während bei carnivoren Säugetieren ein solcher Bau zu den seltenen Ausnahmen gehört. Als besonders bemerkenswertes Beispiel sind hier die Cetaceen zu erwähnen. Brümmer (94) unterscheidet bei *Phocaena* eine erste als „Kaumagen“ bezeichnete Abteilung, welche als ösophageale Bildung im wesentlichen dem Kropf der fleischfressenden Raubvögel entspricht, wenn er auch etwas mehr als ein bloßes Nahrungsreservoir darstellt. Ihm schließt sich ein Labdrüsenmagen (*II*) und ein Schleimdrüsenmagen (*III*) an (Fig. 405).

Andere Autoren haben vier Magenabteilungen angenommen (F. Jungklaus). Als Inhalt des ersten Magens werden fast ausschließlich Fischreste angegeben; außerdem wird mehrfach Sand erwähnt. Auch Jungklaus (344), dem wir eine eingehende Beschreibung des Cetaceenmagens verdanken, fand im konservierten Magen von *Phocaena* neben stark korrodierten Fischschuppen und Ascariden Sand in er-

heblicher Menge, wobei jedoch nicht ausgeschlossen ist, daß dieser durch die gefressenen Fische oder Crustaceen zufällig in den Magen gelangt sein kann. Ein sehr auffälliges Beispiel eines Steinfundes, bei dem der Gedanke an funktionelle Verwendung der Steine zum Zweck des besseren Zerreibens der Nahrung kaum auszuschließen ist, führt VAN BENEDEN an. Er fand im Magen eines erwachsenen *Globiocephalus Srineval* eine Anzahl Kieselsteine, deren größter 30 g wog. Sie waren zum Teil vor dem Verschlucken geglättet, teils „hatten sie augenscheinlich ihre Winkel durch die Reibung im Magen abgerundet". VAN BENEDEN erinnert hierbei an die Anwesenheit von Kieseln im Magen der Vögel und Selachier. Die Notwendigkeit einer Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung im ersten Magen bei *Phocaena* (und vielen anderen Walen) ergibt sich übrigens schon aus der Enge der Kommunikation zwischen erstem und zweitem Magen. Diese enge Verbindung kann, wie bereits HOME (329) bemerkt, nur breiige Nahrung durchlassen, um so mehr als die Oeffnung im ersten Magen von reusenartigen Falten umstellt wird. Die stark entwickelte Muskelschicht, der gänzliche Mangel an Drüsen und die auskleidende dicke Schicht verhornter Plattenepithelzellen weist im Verein mit der eigenartigen Beschaffenheit des homodonten Gebisses bei den Zahnwalen mit Notwendigkeit auf eine mechanische Bedeutung der ersten Magenabteilung hin, die eigentlich nichts weiter darstellt als einen Divertikel des Oesophagus, dem schon WEBER (643) die Bedeutung eines „Kropfes" beimaß, in dem Sinne, daß er zur vorläufigen Speicherung von Nahrung dient. Sein immer sehr beträchtliches Volumen und sein Inhalt lassen darüber keinen Zweifel. Das auffälligste Beispiel für das große Volumen dieser Magenabteilung führt ESCHRICHT an, der bei einer $7^1/_2$ m langen *Orca* einen ersten Magen von ca. 2 m Länge und 1,50 m Breite und darin 13 Phocänen und 15 Seehunde fand, deren Intaktheit übrigens zeigt, wie ausschließlich hier die Zähne dem Ergreifen der Beute, nicht dem Zerkleinern derselben, angepaßt sind. Daß dieses letztere bei der Beschaffenheit der Nahrung in dem angeführten Falle unmöglich allein durch die Muskelleistung des „Kaumagens" bewerkstelligt werden kann, selbst wenn Sand oder Steine regelmäßig vorhanden sein sollten, erscheint ohne weiteres einleuchtend. Es muß unbedingt auch schon hier eine chemische Einwirkung (Verdauung) angenommen werden, zumal, wie JUNGKLAUS anführt, der Inhalt „stets mehr oder minder stark angedaut getroffen wird". Mangels eigener Drüsen käme wohl nur der Magensaft der zweiten Abteilung in Betracht, von dem man freilich annehmen müßte, daß er sozusagen gegenläufig in die erste Abteilung gelangen kann.

Zum Vergleich mit dem als Typus gewählten Magen von *Phocaena* mag noch auf den aus fünf Abteilungen bestehenden Magen von *Globicephalus* und *Balaenoptera* hingewiesen werden.

Mit der Pflanzennahrung und Fähigkeit des Wiederkauens steht bei den Ruminantia der sehr merkwürdige Bau ihres Magens in engstem Zusammenhang und es machen sich dementsprechend bei den verschiedenen Gattungen und Arten nur geringe Differenzen bemerkbar. Im allgemeinen kommen den Wiederkäuern vier Magenabteilungen zu, die mit verschiedenen Namen belegt werden, welche von der Form oder dem besonderen Innenrelief hergenommen sind. Aehnlich wie bei den Cetaceen ist die erste, bei weitem größte Magenabteilung (Vordermagen, Rumen, Pansen, Wanst, Grasmagen, Wampe etc.) eigentlich nur als eine kropfartige Aussackung des Oesophagus aufzufassen, die ihrerseits einen kleineren Divertikel von abweichendem Bau erkennen läßt, der in der Regel als zweiter Magen (Netzmagen, Reticulum, Haube) gerechnet wird und mit dem Pansen immer in breitester offener Verbindung steht (Fig. 406). In den Pansen mündet die Speiseröhre und er stellt, wie der erste Magen der Cetaceen, einen überaus geräumigen Speicher dar, in welchem die zum erstenmal abgeschluckte, kaum gekaute Nahrung in gewaltigen Massen angehäuft und für die spätere eingehendere mecha-

nische Bearbeitung (Wiederkauen) vorbereitet wird. Der Nutzen gerade dieses „Kropfmagens" für die betreffenden Tiere, deren wesentlichster Schutz vor Feinden in der Flucht liegt, ist sehr klar erkennbar. „Schnellfüßig erreichen sie, wie MAX WEBER bemerkt, die Futterplätze, füllen durch schleuniges Weiden ihren Pansen und können sich jetzt nach sicherem Ort zurückziehen, um dort weiterer Verarbeitung des Futters obzuliegen."

Es ist aber nicht der einzige Vorteil, welchen diese Einrichtung nach Art des Vogelkropfes bietet. Schon LEUCKART (54) hat darauf hingewiesen, daß zur möglichst vollkommenen Ausnützung vegetabilischer Nahrung auch eine möglichst ausgiebige Zerkleinerung derselben gehört. „Da diese Zerkauung eine bedeutende Zeit in Anspruch nimmt, so daß ein Tier, welches eine solche Verarbeitung während der Nahrungsaufnahme sogleich bewerkstelligen wollte, eine weit längere Zeit der Arbeit des ganzen Körpers auf seine Ernährung verwenden müßte, so ist es klar, daß durch die Fähigkeit des Wiederkauens eine bedeutende Ersparung an Muskeltätigkeit gegeben ist, folglich auch diese Tiere zu ihrer Erhaltung weniger Futter bedürfen, als sonst der Fall sein würde, und bei reichlichem Futter sich besser mästen, mehr Milch geben etc. als sie vermöchten, wenn sie ihr Futter stehenden Fußes oder gehend statt ruhend zerkauen müßten. Vermöge des Wiederkäuens sind also die Tiere fähig, nicht bloß leichter sich zu erhalten, sondern auch, domestiziert, aus einer gegebenen Quantität Gras u. dgl., für den Menschen nicht unmittelbar zur Ernährung dienlicher Stoffe mehr menschliche Nahrung zu erzeugen. Die Ruhe, welche man dem Mastschwein zu dem bezeichneten Zweck im Stall aufzwingt, genießen diese Tiere zum Teil schon durch ihre natürliche Einrichtung. Eine solche Einrichtung ist aber naturgemäß für große Tiere, wie es die Wiederkäuer durchschnittlich sind, noch wichtiger als für kleine." (LEUCKART.)

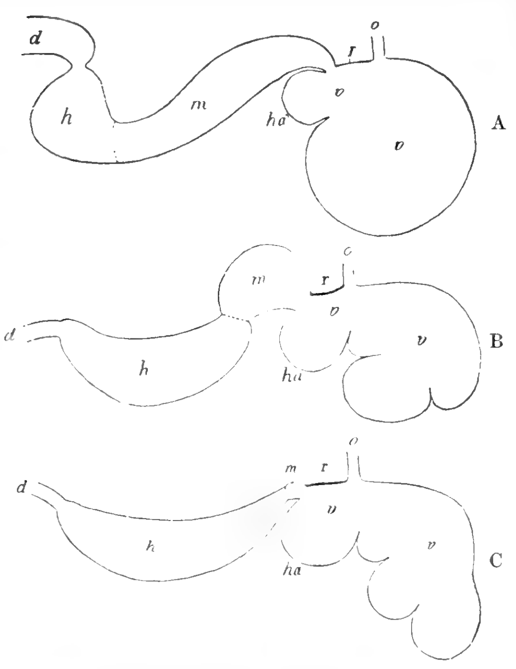
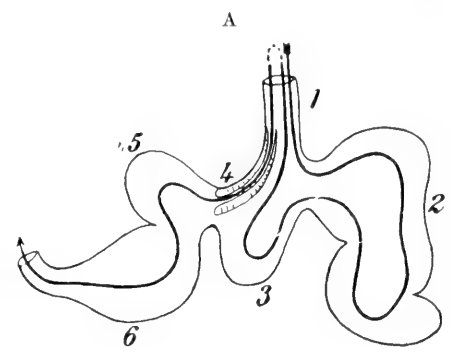


Fig. 406. Schema des Magens. A eines Cameliden, B eines gewöhnlichen Wiederkäuers, C von *Tragulus*. *d* Dünndarm, *h* Hintermagen (Labmagen), *ha* Netzmagen (Haube), *m* Mittelmagen (Psalter), *o* Oesophagus, *r* Schlundrinne, *v* Vordermagen (Pansen). (Nach BOAS.)

Mit Rücksicht darauf, daß der Pansen nur für die Speicherung und vorbereitende Erweichung (Maceration) der Pflanzennahrung bestimmt ist, erscheint es verständlich, daß s e i n e G r ö ß e b e i m n e u g e b o r e n e n T i e r n o c h b e i w e i t e m n i c h t d e n g l e i c h e n r e l a t i v e n W e r t h a t w i e s p ä t e r. Beim ausgetragenen Fötus sind alle vier Magen etwa gleich groß. W ä h r e n d d a s T i e r d a n n M i l c h s a u g t, w ä c h s t d e r v i e r t e (L a b -) M a g e n, b i s e r a l l e a n d e r e n a n G r ö ß e ü b e r t r i f f t; beginnt es dann, sich von Kräutern zu ernähren, so bleibt er wieder stehen und überläßt es dem Pansen nebst den übrigen „Vormägen" sich auszubilden. Der Pansen eines ausgewachsenen Rindes ist bis 5mal so groß wie der Labmagen.

Von der Einmündung der Speiseröhre in den trichterförmigen Hauben-Pansenvorhof zieht eine durch zwei Schleimhautfalten begrenzte Rinne (**Schlundrinne**) bis an die Oeffnung der dritten Magenabteilung (**Psalter, Buch, Blättermagen, Omasus** etc.) und setzt sich von hier durch eine am Boden des Psalters befindliche Rinne (Psalterrinne) fort, welche zur Psalter-Labmagenöffnung leitet. Beim ersten Abschlucken treten die Nahrungsballen aus der Speiseröhre direkt in den ersten und zweiten Magen über. Indem aber in dem freien Rande der Rinne Muskelfasern liegen, durch welche dieselbe sich schließen kann, gleichsam wie die Lippen sich durch den M. orbicularis schließen, so kann sich die Halbröhre auch in eine vollständige umwandeln, durch welche weichere Speisemassen oder Flüssigkeiten geraden Weges in den dritten resp. vierten Magen gelangen können (Fig. 407 A, B). In der Tat gilt dies von der Milch, welche durch jene Rinne direkt in den Blätter- und Labmagen läuft.



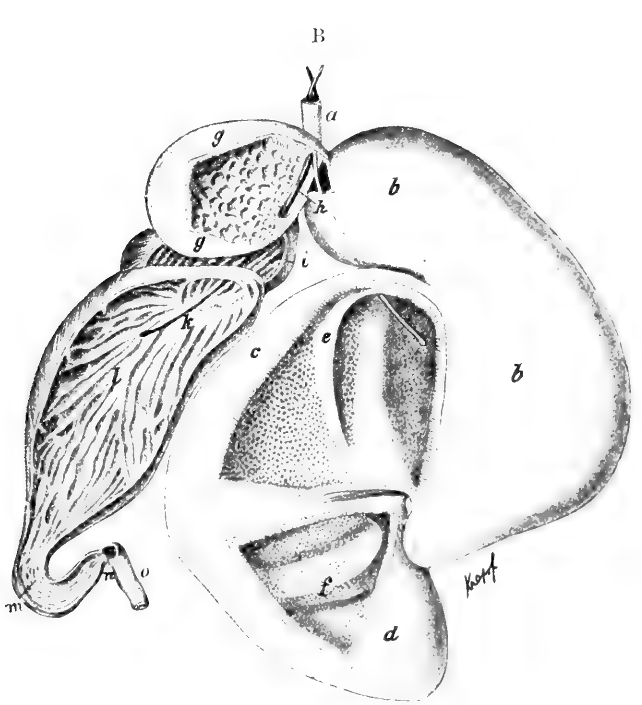


Fig. 407. A Wiederkäuermagen, schematisch. Die Pfeillinie deutet den Weg des Futters an. *1* Oesophagus, *2* Pansen, *3* Netzmagen (Haube), *4* Schlundrinne, *5* Psalter, *6* Labmagen. (Nach Hesse.) B Magen vom Schaf (*Ovis aries*). *a* Speiseröhre, *b c d* Pansen, zwei Falten *e* und *f* teilen ihn in die drei Abteilungen *b c d*, *g* Netzmagen, *h* Schlundrinne, *i* Omasus, *k* die Oeffnung, welche aus dem dritten Magen in den vierten führt, *l m* Labmagen, *n* die Pförtnerklappe, *o* der Darm. (Nach Carus und Otto.)

Außerordentlich charakteristische Verschiedenheiten zeigt das makroskopische Innenrelief der genannten drei ersten Magenabteilungen der Wiederkäuer. Während die Innenfläche des Pansen in der Regel durch Entwicklung zahlreicher kleiner und größerer stark verhornter Papillen ein mehr oder weniger zottiges Aussehen zeigt und durch Pigmententwicklung im (Platten-)Epithel gelb, gelblichbraun oder sogar schwarzbraun (Schaf, Hirsch) gefärbt erscheint, ist die Haube innen durch miteinander kommunizierende Falten oder Leisten in wabenartige, polygonale Räume abgeteilt. „Die größten dieser Falten beginnen im Vorhof und verlaufen in Form von Kreisbögen, deren Zentrum ungefähr durch die Cardia hergestellt wird, zur Schlundrinne. Zwischen je zwei Leisten bleibt eine Rinne. Diese Rinnen werden durch etwas niedrigere Querfalten in eckige, wabenförmige Fächer, diese durch noch niedrigere Falten abermals in kleinere Räume abgeteilt etc. Die Leisten sind an ihren Seitenwänden und freien Rändern, ebenso wie der Boden der Fächer, mit kleinen, kegelförmigen Hervorragungen (Papillen) besetzt. Der Haubeneingang (Vorhof) ist wie der Pansen mit spatenartigen Papillen besetzt, die sich reihenförmig anordnen und oft gruppenweise an ihren Seitenrändern zu kleinen Leistchen verwachsen und so allmählich in die eigentlichen Haubenleisten übergehen. Am Haubenausgang stehen, soweit es nicht die Schlundrinne betrifft, Leisten und Papillen. In der Schlundrinnenregion desselben findet man gewaltige, haken- und krallenförmige, vogelklauenartige Papillen.“ (Ellenberger.) Im Psalter endlich, der den Tylopoden (Kamel, Lama) fehlt und auch bei *Tragulus* (Moschustier, Fig. 406) nur schwach angedeutet ist, erscheint der Innenraum durch einen merkwürdigen Blätterapparat ausgezeichnet, d. h. von größeren und kleineren Lamellen durchsetzt und dadurch in zahlreiche kulissenartige Nischen und Kammern abgeteilt. Die ganze (drüsenfreie) Psalterschleimhaut, welche sonst den gleichen Bau besitzt wie die des Pansens und der Haube, erscheint mit kleinen Papillen besetzt, welche in der Haubenseite groß und spitz, in der Labmagenseite aber klein und rundlich sind, „so daß die Blätter sich vorn mit einer Egge, hinten mit einer Hufraspel vergleichen lassen“. Die Blätter stellen nicht nur einfache Falten (Duplikaturen) der Schleimhaut dar, sondern nehmen auch noch einen kleinen Teil der Muskelhaut in sich auf. In der Mitte jedes Blattes liegt ein Muskelblatt, dessen Fasern von der Basis gegen den freien Rand verlaufen. (Oppel, I, p. 363, Fig. 266.) „Der Psalter gleicht also einem Buche, nur daß dessen Blätter nicht gleich lang sind (Fig. 408). Dieses Buch ist aber im Körper schräg, und zwar derartig gelagert, daß der freie Rand der Blätter schräg nach unten (ventral) gerichtet ist und daß die Blätter oben (dorsal) an der Psalterwand befestigt sind. Die Kammern sind also nach unten offen.“ (Ellenberger.)

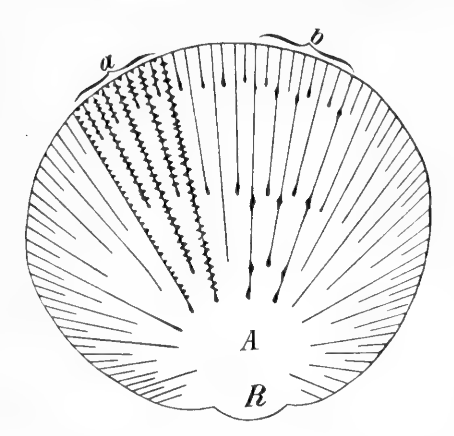


Fig. 408. Querschnitt durch den Psalter (schematisch). *A* Raum unter den Blättern, *R* Psalterrinne, *a* Nische zwischen zwei großen Blättern; diese sind mit Papillen und Randanschwellungen gezeichnet; *b* dasselbe ohne Papillen, nur mit Randanschwellungen gezeichnet. (Nach Ellenberger.)

Sehr interessante Abweichungen von dem geschilderten typischen Bau der Wiederkäuervormägen finden sich, abgesehen vom Fehlen des Psalters, der hier nur durch geringere Ausbildung der Drüsen und initiale Faltenbildung (nicht äußerlich) vom Drüsen- oder Labmagen unterscheidbar ist, bei den Tylopoda (Lama,

Kamel). Eine vorn und nach links gelegene sackartige Erweiterung, in welche der Oesophagus mündet, entspricht ohne Zweifel dem Pansen der Wiederkäuer (Fig. 409). In seiner Wand finden sich zahlreiche Divertikel oder Taschen mit muskulösen Septen und sphinkterenähnlicher Anordnung ihrer Mündung, wodurch sie von der Magenhöhle abgeschlossen werden können. Es sind dies die sogenannten „Wasserzellen". Beim Lama sind dieselben in zwei Gruppen angeordnet. Die größere umfaßt 16, die kleinere 20 Reihen von Zellen. Auch die dem Netzmagen (Haube) entsprechende zweite Abteilung ist ganz von solchen Wasserzellen ausgefüllt, aber sie sind nicht so tief, und die Muskelbänder, welche ihre Mündungen schließen, sind nicht so mächtig wie im ersten Magen. Es dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, daß wir in den „Waben" der Haube bei allen Wiederkäuern ein Analogon der „Wasserzellen" der Tylopoden zu erblicken haben, um so mehr als ELLENBERGER feststellen konnte, daß dieselben durch Kontraktion der muskulösen Seitenwände

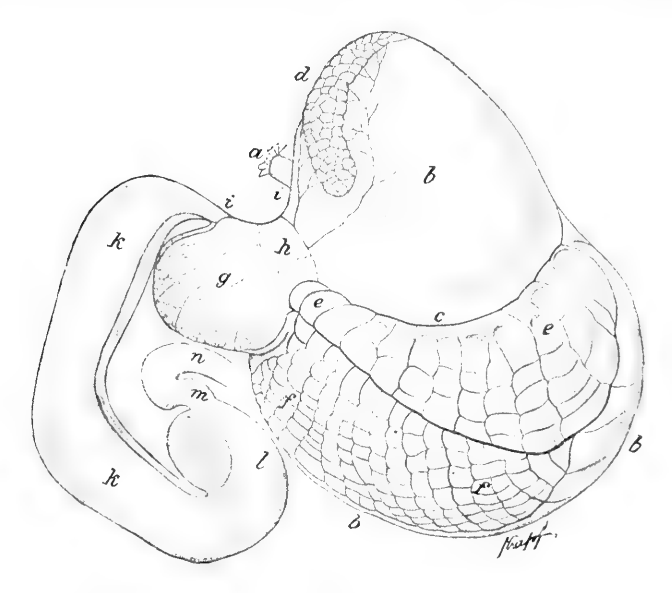


Fig. 409. Magen eines 6 Monate alten Lamas (*Auchenia Lama*). *a* Speiseröhre, *b* Pansen, *c* Einschnitt in demselben, *d* vordere, kleinere Zellengruppe, *e e f f* hintere, größere Zellengruppe, *g* zweiter Magen oder Haube, *h* Mündung in den Pansen, *k k l* der dritte Magen, *m* Pförtner, *n* Darm. (Nach CARUS und OTTO.)

und des Bodens „zu höheren oder engeren Zellen werden", wodurch sie „zum Sammeln und Aufbewahren von Flüssigkeiten (als Wasserzellen) geeignet erscheinen".

Auch unter den nicht wiederkäuenden Artiodactyla finden sich im Anschluß an ähnliche Ernährungsverhältnisse Beispiele weitgehender Annäherung des Magenbaues an die Wiederkäuer. So bei *Hippopotamus*, von dessen Magenform schon oben die Rede war.

Es ist in physiologischer Beziehung außerordentlich interessant, daß sich auch bei ganz fernstehenden pflanzenfressenden Säugetieren ein Magenbau findet, der durchaus an die bei den Wiederkäuern gegebenen Verhältnisse erinnert, so vor allem bei der Gruppe der Faultiere (Bradypodidae) unter den Edentaten, die, soweit sie von animalischer Kost sich nähren, einen einfachen Magen besitzen. „Beim dreizehigen Faultier ist der erste Magen außerordentlich geräumig und durch zwei muskulöse Falten in drei Abteilungen geschieden, die auch auf der äußeren Ober-

fläche durch tiefe Furchen angezeigt sind; es sind ähnliche Abteilungen, wie sie am Pansen der Wiederkäuer vorkommen (Fig. 410). Mit diesem großen ersten Magen, der ein dickes Pflasterepithel trägt, steht ein schmaler, hornförmiger, langer und zugespitzter Magen in Verbindung, der zwar durch eine weite Mündung mit demselben zusammenhängt, aber in Hinsicht auf seinen Bau ganz abweicht. Er hat 6 tiefe Höhlen, welche durch breite Hautfalten gebildet werden; die innere Oberfläche zeigt bei mäßiger Vergrößerung unzählige Vertiefungen, welche durch schmale, netzförmige Hervorragungen voneinander geschieden sind und an die Wasserzellen im ersten nnd zweiten Magen der Tylopoden erinnern. Im Gegensatz zu dem ersten Magen (Pansen) enthält seine Schleimhaut zahlreiche Drüsen. Von dem Ende der Speiseröhre aus führt eine Rinne (Schlundrinne) durch die zweite Abteilung des Pansen in eine sehr kleine Magenabteilung (Fundusdrüsenmagen OPPEL), deren Mündung nach rechts gekehrt ist. Sie durchläuft denselben als eine mit

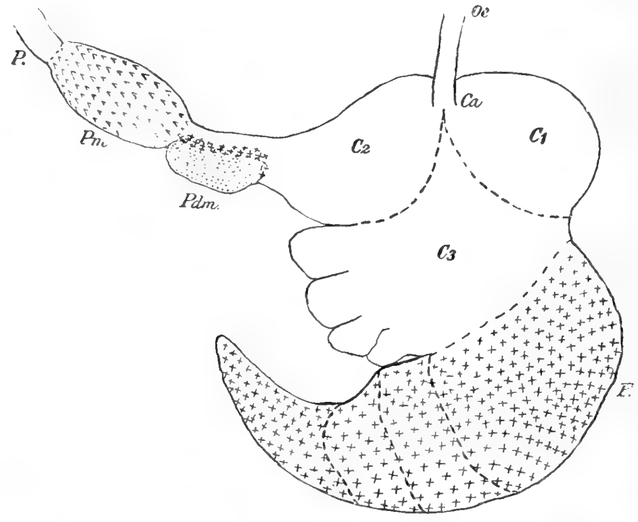


Fig. 410. Magen von *Bradypus* (halbschematisch). *Ca* Cardia, C_{1-3} Abteilung der Schlundabteilung des Magens, *F* Cardiadrüsenregion, *Oe* Oesophagus, *Pdm* Fundusdrüsenregion, *Pm* Pylorusmagen, *P* Pylorus. (Nach KLINCKOWSTRÖM.)

gelblichem, geschichtetem Epithel ausgekleidete Falte, welche direkt in die vierte Magenabteilung (Pylorusmagen KLINCKOWSTRÖM) überleitet. In der schon oben erwähnten Entwicklung einer „Schlundrinne" beim Hamster, die aus dem Oesophagus direkt in die Drüsenabteilung des Magens führt, darf man ebenfalls eine Annäherung an den Bau des Wiederkäuermagens erblicken. SCHEUNERT bezeichnet sie direkt als „physiologisches Analogon der Wiederkäuerschlundrinne". Was nun den Pylorusmagen der Faultiere betrifft, so ist er von allen Abteilungen die dickwandigste und erinnert durch die gewaltige Entwicklung der Muscularis sowie durch die dicke verhornte Epithelauskleidung an den Muskelmagen der Vögel, hat wohl auch ähnliche Funktionen.

Als typischer Kaumagen, der offenbar der Zerkleinerung der ausschließlich aus Ameisen und Termiten bestehenden Nahrung dient, ist auch der äußerst muskelkräftige Pylorusteil bei *Manis javanica* entwickelt, der an seiner Innenfläche (am Ende der kleinen Kurvatur) genau in der Medianlinie ein länglich-ovales Organ zeigt, welches mit groben spitzen Hornzähnen besetzt ist („Triturationsorgan", Fig. 411 A). Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß sich im Magen dieses zahnlosen

Tieres fast regelmäßig auch Sand und Steinchen finden, wie im Muskelmagen der Vögel, und die mechanische Wirkung zweifellos noch unterstützen. Es ist überhaupt charakteristisch, daß die Muscularis bei den Edentaten gegen den Pylorus hin stets sehr mächtig entwickelt ist, wodurch die rechte Magenhälfte Aehnlichkeit erhält mit dem Magen vieler Vögel (Fig. 411 B). Bei *Orycteropus* fand RAPP die Muskelhaut gegen das rechte Ende des Magens hin einen halben Zoll dick. Man findet sogar bei einigen (*Myrmecophaga didactyla* und *Dasypus*) auf der Oberfläche dieser dicken Muskelhaut auch einen Sehnenstreif.

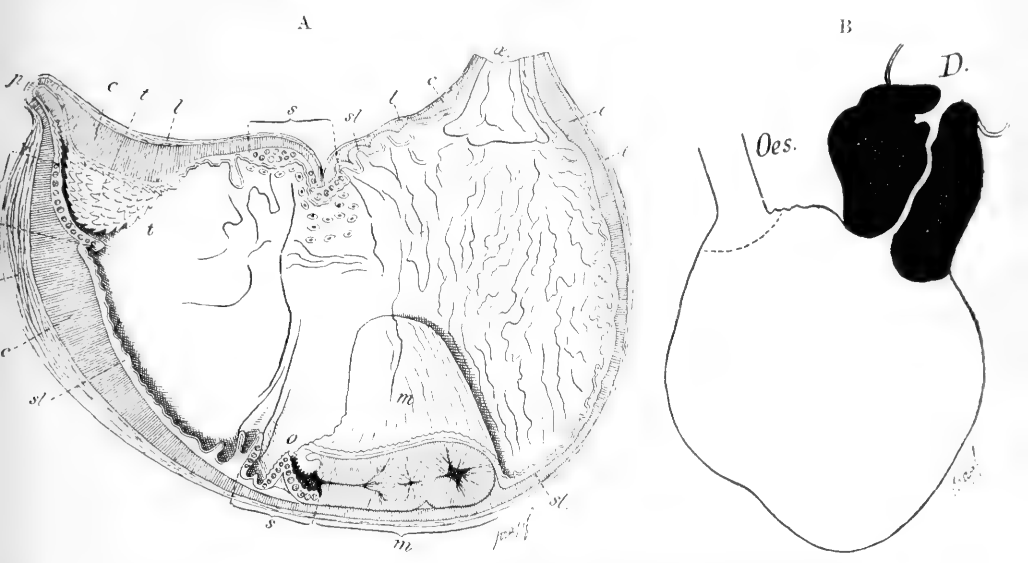


Fig. 411. A Die rechte Hälfte des in der Medianlinie geöffneten Magens von *Manis javanica*. $^4/_5$ der nat. Größe. *oe* Oesophagus, *p* Uebergang des Pylorus in das Duodenum, *l* longitudinale Muskelschicht, *c* zirkuläre Muskelschicht, die in ihrem Verlaufe einigermaßen schematisch dargestellt ist, *sl* verhornte Schleimhaut, im cardialen Abschnitt stark gefaltet, *s* kugelige Schleimdrüsen, die an der kleinen Kurvatur durch deutliche Oeffnungen ausmünden, *m* die große Magendrüse, *t* Triturationsorgan am Pylorus. (Nach WEBER.) B Längsschnitt durch den Magen von *Myrmecophaga jubata*. Die verdickte Pyloruswand (Muskel, Bindegewebe und elastisches Gewebe) schwarz. *Oes* Oesophagus, *D* Darm. (Nach OWEN.)

2. Histologie des Säugetiermagens.

Es war bisher hauptsächlich von der äußeren Formgestaltung des Säugermagens die Rede, für die Auffassung seiner physiologischen Funktionen ist aber die histologische Beschaffenheit seiner Wand und in erster Linie der Schleimhaut von ausschlaggebender Bedeutung. Maßgebend sind vor allem die Drüsen, deren Vorhandensein ja eigentlich einen „Magen“ als solchen, d. h. als ein verdauendes Organ, charakterisiert. Wie bei den Amphibien und Reptilien, lassen sich auch stets bei Säugetieren mit einfachem Magen deutlich zwei durch den Bau der Drüsen scharf getrennte Zonen (Fundusdrüsen und Pylorusdrüsen) unterscheiden, welche beide chemisch wirksame Sekrete liefern, während bei den mit einem Muskelmagen versehenen Vögeln die dem Pylorusabschnitt entsprechenden Drüsen eine ganz andersartige Funktion übernommen haben. Es kommt aber bei vielen Säugetieren dazu, daß auch innerhalb der Cardiazone eigenartige Drüsen gefunden wurden (Cardiadrüsen), und demgemäß außer der Fundus- und Pylorusdrüsenzone auch noch eine besondere Cardiadrüsenzone unterschieden werden muß.

Im Gegensatz zu dieser höchsten physiologischen Differenzierung gibt es aber gerade auch in dieser Klasse Fälle, wo, ähnlich wie bei gewissen Fischen, Magendrüsen überhaupt fehlen und daher von einem „Magen“ im physiologischen Sinne gar nicht gesprochen werden kann. Es sind dies die Monotremen, deren Magen (im anatomischen Sinne) in seiner ganzen Ausdehnung auf seiner Innenfläche verhorntes, geschichtetes Pflasterepithel besitzt, wie es ja auch sonst bei vielen Säugern in gewissen Magenabteilungen (Vormägen) gefunden wird, denen dann aber immer ein Drüsenmagen folgt. In der schematischen Fig. 412 A ist durch Schraffierung angedeutet, wie weit sich beim Schnabeltier das geschichtete Epithel (Fig. 412 B) erstreckt. Man sieht, daß es bis ins Duodenum hineinreicht, dessen wulstig verdickter Anfang die Brunnerschen Drüsen einschließt. Aehnlich verhält es sich auch bei *Echidna* und unter den Edentaten bei *Manis javanica,* von dessen eigentümlichem Pylorus-Kaumagen schon die Rede war. Als weitere Besonderheit muß hier noch die ganz lokale Entwicklung typischer Magendrüsen an der großen Kurvatur in Gestalt der sogenannten „großen Magendrüse“ erwähnt werden. Es handelt sich um eine Art Ausstülpung der Magenschleimhaut, welche länglich-viereckige Gruppen von in ihrem Bau den echten Fundusdrüsen anderer Säugetiere entsprechenden Drüsen enthält, die sich um einen zentral gelegenen, spaltförmigen Hohlraum gruppieren. Eine Anzahl solcher Drüsenkörper, deren verschiedene Ausführungsgänge sich allmählich zu einem Hauptausführungsgang vereinigen, bilden zusammen die große Magendrüse. Die Mündung des gemeinsamen Ausführungsganges liegt in einer grubigen Einsenkung der Schleimhaut, die mit Hornzähnchen bewaffnet ist und Verhältnisse darbietet, welche an das pyloriale Triturationsorgan im kleinen erinnern (Fig. 411 A *o*).

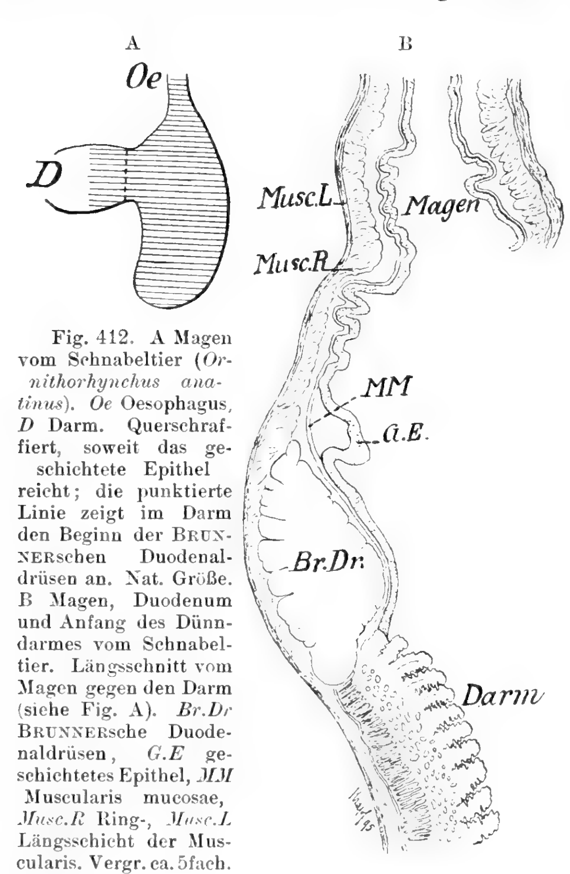


Fig. 412. A Magen vom Schnabeltier (*Ornithorhynchus anatinus*). *Oe* Oesophagus, *D* Darm. Querschraffiert, soweit das geschichtete Epithel reicht; die punktierte Linie zeigt im Darm den Beginn der Brunnerschen Duodenaldrüsen an. Nat. Größe. B Magen, Duodenum und Anfang des Dünndarmes vom Schnabeltier. Längsschnitt vom Magen gegen den Darm (siehe Fig. A). *Br.Dr* Brunnersche Duodenaldrüsen, *G.E* geschichtetes Epithel, *MM* Muscularis mucosae, *Musc.R* Ring-, *Musc.L* Längsschicht der Muscularis. Vergr. ca. 5fach. (Nach Oppel.)

Es bietet so der Magen von *Manis* ein sehr interessantes Beispiel einer höchst differenzierten Anpassung an die Ernährungsverhältnisse dieser zahnlosen Säugetiere dar. Neben diesen echten Magendrüsen finden sich noch drei Gruppen tubulöser Schleimdrüsen, die gleichfalls zu kugeligen, schon mit dem bloßen Auge wahrnehmbaren Drüsenkörpern vereinigt sind und sich in der Mitte der kleinen Kurvatur,

ferner in der Nähe der „großen Magendrüse“ und endlich in der dem Triturationsorgan zugekehrten Schleimhautfläche finden. Eine ähnliche, aber an der kleinen Kurvatur lokalisierte Anhäufung von Magendrüsen findet sich bei *Phascolarctus* (Marsupialia) und beim Biber (Nager). (OPPEL, I, p. 291 u. 402.) In beiden Fällen handelt es sich „um ein von fundusdrüsenhaltiger Magenschleimhaut ausgekleidetes Höhlensystem“. Doch ist hier auch die ganze übrige Fläche der Schleimhaut drüsenhaltig, während bei *Manis* dieselbe drüsenfrei und mit geschichtetem Pflasterepithel überkleidet ist. Nach OPPEL ermöglicht die erste Art der Verteilung die Verarbeitung einer überaus großen Menge von Nahrung, die zweite dagegen (bei *Manis*) die Bewältigung von Körpern (Ameisen), welche die Magenwände leicht beschädigen könnten. Ersterenfalls wird die Zahl der Drüsen erheblich vermehrt, letzterenfalls beschränkt.

Es muß nun zuvörderst noch des feineren, physiologisch so wichtigen Baues der verschiedenen Drüsenformen des Säugetiermagens gedacht werden, ehe deren Verteilung weiter besprochen werden kann. Als wichtigste Tatsache tritt uns hier der völlig verschiedene Bau der Fundusdrüsen entgegen, welche im Gegensatz zu allen anderen Wirbeltieren stets zwei verschiedene Zellenarten in sehr charakteristischer Anordnung enthalten, die als Haupt- und Belegzellen unterschieden werden. Nachdem schon KÖLLIKER (361) auf diese eigentümliche Struktur

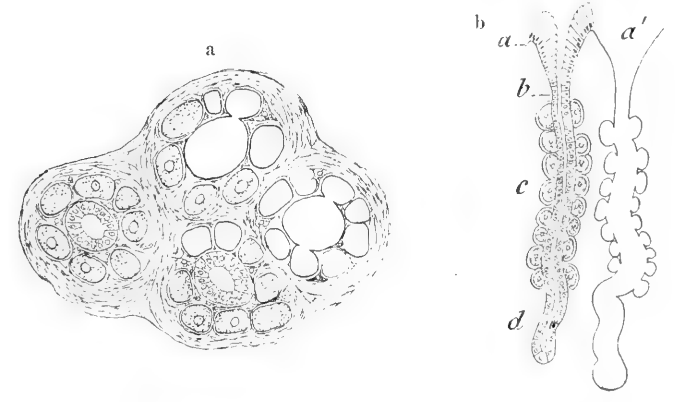


Fig. 413. a Querschnitt durch die Mitte der Labdrüsenkörper vom Schwein. Die ausgepinselten Schnitte zeigen die im Kranze um den eigentlichen Drüsenschlauch gestellten Ausbuchtungen derselben, von welchen an den nicht entleerten Schnitten eine jede je eine Labzelle enthält. Die kegelförmigen Hauptzellen bilden ein geschlossenes Epithel in dem ihnen eigentümlichen Schlauche. (Nach HEIDENHAIN.) b Schematische Darstellung zweier Belegzelldrüsen vom Schwein; die linke ist mit, die rechte ohne Drüsenzellen gezeichnet. *a* Oberflächenepithel, *a'* Drüsenausgang, *b* Drüsenhals, *c* mittlerer Teil der Drüse mit Belegzellen, *d* Fundus der Drüse ohne Belegzellen. (Nach ELLENBERGER und HOFMEISTER.)

aufmerksam gemacht hatte, ist dieselbe von ROLLETT und HEIDENHAIN sozusagen wiederentdeckt worden. Was zunächst die räumliche Anordnung beider Zellarten betrifft, so bilden in dem Drüsenkörper die Hauptzellen eine stellenweise ununterbrochene, einfache, die enge Lichtung des Schlauches mit ihren inneren Enden begrenzende Lage; zwischen diese und die Membrana propria sind die meist rundlichen oder ovalen (beim Maulwurf rektangulär langgestreckten) Belegzellen eingeschoben, aber nicht in zusammenhängender, sondern unterbrochener Reihe. Lücken zwischen ihnen treten sowohl in der Richtung der Längsachse der Schläuche, wie in der Richtung des Umfanges derselben auf. An Querschnitten liegen (beim Hunde) an der kreisförmigen Peripherie etwa 2—3 Belegzellen, während die kegelförmigen

Hauptzellen einen anscheinend ununterbrochenen Kranz um das Lumen bilden. Im oberen Teile der Drüsenkörper schließen sich die in Frage stehenden Zellen durch Verkleinerung der Lücken mehr aneinander, bis sie in dem engeren Drüsenhalse eine scheinbar ununterbrochene Lage bilden oder mit den Hauptzellen zugleich an der Begrenzung des Drüsenlumens teilnehmen. An den Enden der Schläuche ist die Zahl der Belegzellen geringer, und manchmal (Marsupialier, Schwein) fehlen sie hier ganz. Die Differenz zwischen Haupt- und Belegzellen tritt besonders deutlich in solchen Fällen hervor, wo, wie z. B. beim Schwein, die letzteren im mittleren Drittel der Fundusdrüsenschläuche sich in besonderen Aussackungen oder Nischen der Schlauchmembran befinden, die nur durch eine enge Oeffnung mit dem Hauptrohr kommunizieren. Innerhalb des letzteren bilden die Hauptzellen eine ununterbrochene Epithelröhre (Fig. 413), nach oben hin gegen den Drüsenhals sind die Belegzellen ganz wie bei anderen Säugetieren gelagert, am unteren Schlauchende fehlen sie, wie auch sonst oft, ganz. Einer ähnlichen Lagerung der Belegzellen begegnet man auch beim Delphin, der Wasserratte und dem Schweifbiber (*Myopotamus*). (Brümmer, 94.) Mittels der Golgischen Silbermethode läßt sich feststellen, daß von dem zentralen, dann schwarz gefärbten Drüsenlumen Seitenzweige zu den Belegzellen hintreten und innerhalb derselben ein korbartiges Geflecht bilden (Fig. 414), welches von Langendorff und Laserstein (374) als eine Art Drainagesystem gedeutet wurde, das zur Ableitung des in den Zellen entstehenden Flüssigkeitsstromes dient, jedoch nicht präformiert sei, sondern sozusagen die natürlichen Abflußwege darstellt, in denen der Flüssigkeitsüberschuß sich sammelt und abströmt und die somit im Ruhezustand der Zelle gar nicht existieren. Bei dem in voller Verdauungstätigkeit befindlichen Magen erscheinen die Sekretwege reichlicher, breiter und mit dicken und zahlreichen Aesten ausgestattet. Nach E. Müller (457) liegen die Sekretkapillaren teils pericellular, teils intracellular; auch hat er in manchen Fällen an den unteren Drüsenenden feine, frei endigende Queräste gesehen, welche sich zwischen die Hauptzellen erstrecken.

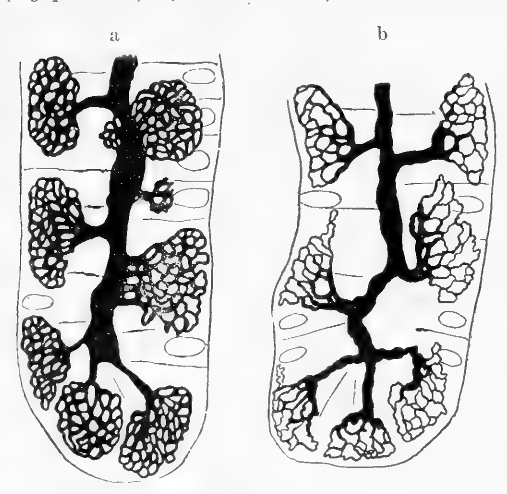
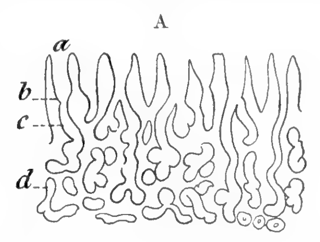


Fig. 414. Magen vom Kaninchen. a Fundusdrüse, nach Golgis Silbermethode behandelt. Verdauungsstadium. Die Maschen sind dicker und dichter als beim Hungerstadium. b Fundusdrüse, Hungerstadium. (Nach Golgi.)

Die Drüsen der Pylorusgegend wurden schon 1839 von Wasmann (640) als verschieden von denen des Fundus erkannt, was sich in der Folge nicht nur als eine für die Säugetiere durchgreifende Regel erwies, sondern auch für die Mehrzahl der niederen Wirbeltiere Geltung hat. In der Regel enthalten sie nur einerlei Zellen, deren Bau sie sowohl vom Oberflächenepithel, wie (bei den Säugern) von den Hauptzellen der Fundusdrüsen zu unterscheiden gestattet, mit welchen letzteren sie übrigens eine ziemlich große Aehnlichkeit besitzen. Sie sind zylindrisch oder stumpf-kegelförmig, sitzen mit breiter Basis der Membrana propria der kurzen, unten meist verzweigten Drüsenschläuche auf. Es hat nicht an Bestrebungen gefehlt, auch bei den Pylorusdrüsen zweierlei Zellenarten nachzuweisen, und es haben speziell beim Hunde Nussbaum und Stöhr solche Formen be-

schrieben, doch ist die Deutung derselben als Belegzellen von anderer Seite wohl mit Recht bestritten worden (vgl. OPPEL, 485, I, p. 247 u. 430 ff.).

Vielen Säugetieren kommt, wie schon erwähnt, neben der Fundusdrüsen- und Pyloruszone noch eine besondere „Cardiadrüsenregion" zu, welche entweder da liegt, wo die Schlundschleimhaut mit der eigentlichen Verdauungsschleimhaut des Magens zusammenstößt oder besondere Säcke auskleidet oder endlich isoliert in



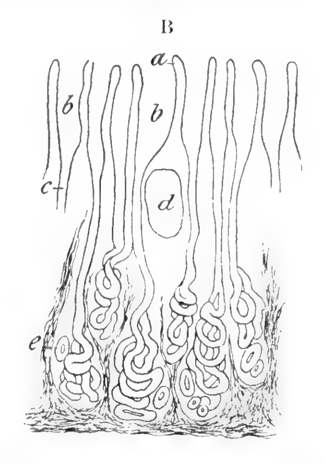


Fig. 415. A Querschnitt durch die Schleimhaut des Cardiasackes vom Schwein zur Darstellung des Verhaltens der Drüsenschläuche. *a* Drüseneingang (Trichter), *b* Drüsenhals, *c* Drüsenkörper, *d* Teile desselben durchschnitten. B Schematische Darstellung des Verhaltens der Pylorusdrüsen vom Schwein. *a* Zotten, *b* Drüsenausgang, *c* Drüsenhals, *d* Lymphfollikel, *e* Drüsenkörper. (Nach ELLENBERGER und HOFMEISTER.)

Vormägen liegt. Die Drüsen der Cardiaregion unterscheiden sich von den Fundusdrüsen hauptsächlich durch den Mangel an Belegzellen, von den Pylorusdrüsen aber durch die Anordnung und den Verlauf der Drüsenschläuche sowie gewisse Eigentümlichkeiten der Zellen. Während die Pylorusdrüsen bis tief hinab einen geraden Verlauf beibehalten und erst am Grunde sich teilen und aufknäueln, spalten sich die kurzen Cardiadrüsen gleich am Halse und knäueln sich unten nie so auf wie die Pylorusdrüsen (Fig. 415 A, B). Ganz außerordentlich wechselnd ist das Ver-

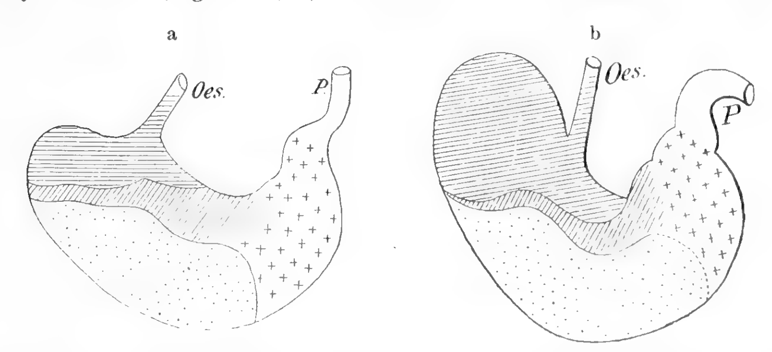


Fig. 416. a Der Magen von *Tapirus indicus*, b derselbe von *Equus caballus* im schematisierten senkrechten Durchschnitt. Querschraffiert: Schlundabteilung, schräg-schraffiert: Cardiadrüsenregion, punktiert: Fundusdrüsenregion, Kreuze: Pylorusdrüsenregion, *Oes* Oesophagus, *P* Pylorus. (Nach EDELMANN.)

hältnis der genannten drei Schleimhautregionen im Magen verschiedener Säugetiere. Eine sehr ausgedehnte Schlundabteilung (Proventriculus, mit geschichtetem Plattenepithel) findet sich bei sämtlichen Perissodactylen (Tapir, Rhinoceros, Pferd). (Fig. 416 a, b.) Dieselbe nimmt ein Drittel und mehr der gesamten Magenoberfläche ein; dann folgt eine schmale Cardia- und eine wohlausgebildete Fundus- und Pylorusdrüsenregion.

Bei den mäuseartigen Nagetieren ist der Magen, wie ebenfalls schon erwähnt wurde, in zwei schon äußerlich voneinander gesonderte Abteilungen geteilt, von denen die eine, rechts gelegene ihre Beziehung zum Oesophagus durch verhornte Schleimhaut, die andere ihre Beziehung zum Darm durch drüsige Schleimhaut kundgibt (vgl. Fig. 402 B). Beide sind getrennt durch eine der linken Magenhälfte angehörige, mit verhorntem Epithel überzogene Grenzfalte, welche durch Wucherung der Submucosa und Muscularis entsteht und ringförmig um das Innere des Magens herumläuft. Die drüsige Schleimhaut der rechten Magenabteilung ist in drei Regionen, die der Labdrüsen, Pylorus- und Cardiadrüsen, geteilt. Es handelt sich hier also um eine vollkommene Dislokation der Labdrüsen, welche den Fundus geräumt haben und nach dem Pylorus hin verschoben sind. Es kann kaum einem Zweifel unterworfen sein, daß in diesem, wie in den vorhergehenden Fällen die verhornte Abteilung des Magens im wesentlichen die Rolle einer Vorratskammer spielt, in ähnlicher Weise, wie etwa der Pansen der Wiederkäuer. „Es ist sicher, daß alle herbivoren Tiere größere Nahrungsmengen aufnehmen, als in kurzer Zeit der Magen verdauen kann. Man kann daher die Hornepithel tragenden Magenabteilungen der herbivoren Säuger gewissermaßen als einen Warteraum betrachten, ein Receptaculum, aus dem kleinere Portionen entweder direkt (Nager) oder auf dem Umwege über die Mundhöhle (Wiederkäuer) in den verdauenden Drüsenabschnitt

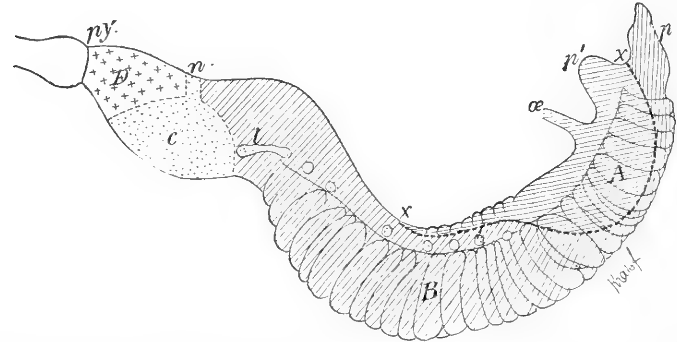


Fig. 417. Magen von *Macropus giganteus*. *A* erste Magenabteilung (Schlundepithelabteilung), *B* und *D* zweite Magenabteilung (Cardia- [schrägschraffiert] und Pylorus- [Kreuze] drüsenregion), *C* dritte Magenabteilung (Fundusdrüsenregion), *Oe* Oesophagus, *Py* Pylorus, *x*·····*x* Grenzlinie zwischen erster und zweiter Magenabteilung, *l* Lymphplatten *n* Gürtel der dritten Magenabteilung, *p* und *p'* Blindtaschen. (Nach Schäfer und Williams.)

des Magens gelangen.“ (Oppel, l. c. p. 385.) Auch findet in einem solchen „Proventriculus“ eine Fortsetzung der Ptyalinwirkung des abgeschluckten Speichels statt, indem hier Säure noch kaum hindernd in den Weg tritt.

Von der riesigen Entwicklung solcher mit Pflasterepithel ausgekleideten Schlundabteilungen (Vormagen) bei den Wiederkäuern war schon ausführlich die Rede. Nur die vierte (letzte) Abteilung (Labmagen) ist hier histologisch als eigentlicher Verdauungsmagen (Drüsenmagen) charakterisiert und läßt immer deutlich zwei Regionen unterscheiden, eine Fundusdrüsenregion und eine Pylorusdrüsenregion. Erstere ist durch große Schleimhautfalten schon makroskopisch gekennzeichnet, die beim Rinde 16, beim Schaf 13—14, bei der Ziege 15 an Zahl betragen. Die Fundusdrüsen sind oft von der Mitte ab gabelig geteilt, dabei kurz und gegen die Pylorusgegend hin oft noch in 3—8 Aeste gespalten, sie enthalten Haupt- und Belegzellen, welch letztere in der mittleren Region am häufigsten sind und hier zuweilen eine zusammenhängende Schicht bilden. Die

Pylorusdrüsen sind bedeutend länger als die Fundusdrüsen, korkzieherartig gewunden und in 2—6 Aeste gespalten. (ELLENBERGER.)

Während die Region der Cardiadrüsen bei den Wiederkäuern vollkommen fehlt, erreicht sie im einhöhligen Magen des Schweines eine enorme Ausdehnung (etwa $^1/_3$ der ganzen Schleimhautfläche), dagegen tritt die kutane Schlundabteilung hier sehr in den Hintergrund (vgl. Fig. 404 A); auf die Cardiaregion folgt die ventral gelegene Fundusdrüsenregion und darauf die rechts gelegene dorsoventral aufgebogene Pylorusdrüsenabteilung. Die physiologische Bedeutung der Cardiadrüsenregion scheint eine ähnliche zu sein, wie die der kutanen, drüsenfreien Vormägen anderer Säugetiere. Außerordentlich große Schwankungen zeigt die Cardiadrüsenregion bei den bisher daraufhin untersuchten Beuteltieren. Bei *Phalangista* fast nicht nachzuweisen, ist sie bei *Dasyurus* und *Perameles* mäßig und bei den untersuchten Känguruhs räumlich außerordentlich entwickelt. Hier (bei *Dorcopsis luctuosa* und *Macropus giganteus*) läßt der sonderbar darmartig gestaltete Magen vier Regionen unterscheiden, eine ähnlich wie beim Pferde stark entwickelte, mit Plattenepithel ausgekleidete drüsenlose Schlundabteilung (Fig. 417), eine von dieser scharf abgegrenzte Cardiadrüsenzone, welche einen fast ebenso großen Raum einnimmt wie die Schlundabteilung, und weiterhin an die einen runden Fleck von nur wenig Zoll Durchmesser bedeckende Fundusdrüsenzone grenzt, welche durch charakteristische Haupt- und Belegzellen enthaltende Drüsen ausgezeichnet ist. Endlich folgt zuletzt die Pylorusdrüsenzone (SCHÄFER und WILLIAMS, zit. OPPEL, l. c. p. 295). Auch bei den Faultieren (*Bradypus*) ist die Cardiadrüsenzone nach OPPEL kolossal entwickelt (vgl. Fig. 410), was bei der Aehnlichkeit des Magenbaues mit dem der Wiederkäuer immerhin bemerkenswert ist. Wie diesen fehlt eine Cardiadrüsenzone auch den fleischfressenden Cetaceen.

3. Die mechanischen Funktionen des Säugetiermagens.

a) Der einfache Magen.

Die geschilderten Bauverhältnisse des Magens lassen erwarten, daß namentlich bei den zusammengesetzten Formen, wie sie in höchster Ausbildung bei den Säugetieren vorkommen, die motorischen Leistungen, die ohne Zweifel für den chemischen Verdauungsprozeß von höchster Bedeutung sind, sehr verwickelter Art sein werden. Es hat sich aber herausgestellt, daß sogar schon in einhöhligen (einfachen) Magen, und zwar nicht nur der Säugetiere, die Anordnung und die für eine gleichmäßige chemische Beeinflussung der Inhaltsmassen erforderlichen Bewegungen (Verschiebungen) derselben ganz unerwartet komplizierte sind. Sieht man von den bereits besprochenen, schon von SPALLANZANI studierten zermalmenden Bewegungen des Muskelmagens der körner- und insektenfressenden Vögel ab, der ja nur dem Pylorus des Säugermagens entspricht, so war es zuerst BEAUMONT, welcher auf Grund von Beobachtungen am Menschen die Anschauung vertrat, daß der dicklich breiartige Inhalt des einfach sackförmigen Magens im Kreise herumbewegt, ganz und gar durcheinander gerührt und unter allmählicher Verdauung von der Oberfläche her nach und nach durch den Pylorus in den Darm befördert wird. „Der Bissen", sagt BEAUMONT, „sobald er durch die Cardia eintritt, wendet sich nach links, geht durch die Oeffnung herab zur Milzextremität und verfolgt die große Kurvatur nach dem Pylorus zu; er kehrt sodann zurück der kleinen Kurvatur entlang, erscheint wieder an der Oeffnung (d. h. der Fistel), durch die große Kurvatur gehend, um diese Bewegungen zu

wiederholen ..... Während dieser Umwälzungen des Inhaltes geht die besondere Bewegung und Verarbeitung der Speisen ebenfalls vor sich. Alles Eingenommene wird vollkommen vermengt während der Magenbreibereitung. ...... Sämtlicher Inhalt des Magens bis zur Vollendung der Chymifikation erscheint als eine gleichförmige Masse von Festem und Flüssigem, Hartem und Weichem, Grobem und Feinem, Rohem und Verarbeitetem, alles in genauer Mischung, ohne Unterschied in der Höhle des Magens sich bewegend, wie ein gemischter Inhalt eines verschlossenen Gefäßes bei sanfter Bewegung und Umdrehung in der Hand.“ BEAUMONT selbst kam aber in der Folge selbst schon zu der Ueberzeugung, daß ein wesentlicher Unterschied zwischen der motorischen Funktion des Pylorusteiles und des Fundusabschnittes zu machen sei, indem er eine sich kräftig bewegende Regio pylorica und eine ziemlich ruhige Regio splenica unterschied. Es ist mit Rücksicht auf neuere Erfahrungen von großem Interesse, seine Ansichten über diesen Punkt zu kennen. „Die Muskeln, die den Magen der Länge nach umgeben, bringen dessen Inhalt unter Beiwirkung der Transversalmuskeln der Milz und Zentralportionen zu dem Pylorusende. Die Transversalmuskeln ziehen sich, eine jede ihrer vorhergehenden folgend, von der Linken zur Rechten zusammen; wenn der Impuls bis zum Transversalband (so nennt BEAUMONT die Grenze zwischen Pylorus- und Fundusteil) gelangt ist, wird dieses zu einer stärkeren Zusammenziehung bewogen, und indem es sich über die Nahrungsmittel, die nun in der Pylorusgegend enthalten sind, schließt, ist der Zurücktritt verhindert. Die Muskeln der Pylorusgegend ziehen sich nun um die anwesende Masse zusammen, trennen und drücken einen Teil des Magenbreies hinab. Es scheint, daß rohe Speise die zusammenziehende Kraft des Pylorus erregt, so daß deren Uebergang in das Duodenum verhindert wird, während der dünnere, bereits zu Brei umgebildete Teil durch die Klappe in die Eingeweide gedrückt wird.“

Es ist von größtem Interesse, die historische Entwicklung unserer heutigen Anschauungen über die mechanischen Funktionen des Magens zu verfolgen, und wir besitzen hierüber eine auf ELLENBERGERS Anregung entstandene sehr dankenswerte Abhandlung von PÖSCHMANN (511), auf welche ich verweisen muß. Doch möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß schon 1679 der schweizerische Arzt WEPFER (648) an Katzen Beobachtungen machte, welche durchaus mit unseren heutigen Anschauungen übereinzustimmen scheinen, indem er sah, wie in der Mitte des Magens eine Kontraktion einsetzte und nach dem Pylorus hin verlief. Durch diesen Vorgang wurde der Inhalt nach diesem letzteren hin befördert und dort als schaumige Flüssigkeit teils mit einer gewissen Gewalt, teils allmählich entleert. Nach der Entleerung folgte wieder Verschluß des Pylorus. Der Magen blähte sich, wie WEPFER schildert, in seiner ganzen Ausdehnung wieder auf, bald erfolgte dann wieder die Zusammenziehung in der Mitte und der erneute Verlauf der peristaltischen Wellen zum Pylorus. Mit besonderem Nachdruck hat dann in der Folge (1814) HOME (326) auf die Bedeutung der mittleren Einschnürung des Magens während der Verdauung hingewiesen. Er fand bei Tieren mit einhöhligem Magen diesen zur Zeit der Verdauung in zwei Abteilungen abgeschnürt, von denen die eine den cardiaseitigen Magenteil, die andere das Antrum pylori umfaßt, also offenbar die gleiche Erscheinung, wie sie später wieder BEAUMONT an seinem Versuchsobjekt konstatierte.

Jedenfalls hat sich gezeigt, „daß ein großer Teil der alten, schon vor Jahrhunderten gemachten Entdeckungen über die mechanischen Vorgänge beim Ablauf des Verdauungsprozesses (im einhöhligen Magen) vollständig in Vergessenheit geraten

sind und daß vermeintlich neue Forschungsergebnisse hinsichtlich des Magenmechanismus den alten Physiologen längst bekannt waren" (PÖSCHMANN). Dies betrifft insbesondere die Bildung einer Antralfurche sowie den Unterschied zwischen der Bewegung des fundalen und pylorischen Magenabschnittes und endlich die schubweise Entleerung des Inhaltes in das Duodenum. Demgegenüber ist aber erst durch neuere Entdeckungen bewiesen worden, daß die alte Lehre von der Rotation der Mageninhaltes falsch ist, daß ferner im Magen keine Durchmischung der aufgenommenen Speisen erfolgt, sondern daß die bei der Nahrungsaufnahme hintereinander genossenen Nahrungsmittel sich in ganz bestimmter Weise schichten und sich dabei über- oder umeinander legen, sowie auch daß gewisse Teile der Nahrung, vor allem Flüssigkeiten, direkt an der kleinen Kurvatur entlang gehen und sofort in den pylorischen Teil des Magens und sehr bald in den Darm gelangen.

Auf diese Verhältnisse muß nun noch etwas näher eingegangen werden. Die Methoden der in der Neuzeit zum Studium der Magenbewegungen angewandten Methoden waren sehr verschiedene.

Teils (HOFMEISTER und SCHÜTZ, 315) beobachtete man den ausgeschnittenen, in einer feuchten Kammer aufgehängten (Hunde-) Magen, teils prüfte man die Bewegungen am lebenden immobilisierten Tier am bloßgelegten Magen. Die besten Resultate lieferte aber die Untersuchung mit Röntgenstrahlen nach Füllung des Magens mit durch Beimischung von Bismuthum subnitr. undurchlässig gemachten Nahrungsmitteln. Ausgezeichnete Untersuchungen in dieser Richtung verdanken wir insbesondere CANNON (99 und 100). BALTHAZARD und ROUX (30) haben etwa gleichzeitig in gleicher Weise festgestellt, daß beim Frosch sowohl, wie beim Hund und Menschen der tätige Magen in zwei getrennte Teile zerfällt, deren größerer (linker) ein Reservoir für die Nahrungsmittel ist, welches kaum sichtbare Kontraktionen aufweist, während die kleinere (rechte) pylorische Region den eigentlichen Bewegungsapparat des Magens darstellt, der durch seine kräftigen, peristaltischen Bewegungen, die sich in bestimmten Perioden wiederholen, die in dem Magen angehäuften Nahrungsmittel in den Dünndarm befördert. Alle diese Bewegungen vollziehen sich natürlich beim Frosch viel langsamer als beim Warmblüter. Als sehr geeignetes Versuchstier wählte CANNON Katzen. Nach Aufnahme von Milchbrot mit Wismutsalz sieht man zunächst Wellen an der Pars pylorica nach dem Darm hin sich bewegen. Später beginnen schwächere Zusammenziehungen in der Mitte, bezw. im linken Teil des Magens (Fig. 418). Diese wellenartigen Kontraktionen wiederholen sich ziemlich regelmäßig alle 10 Sekunden, treiben aber zunächst noch kein Futter aus

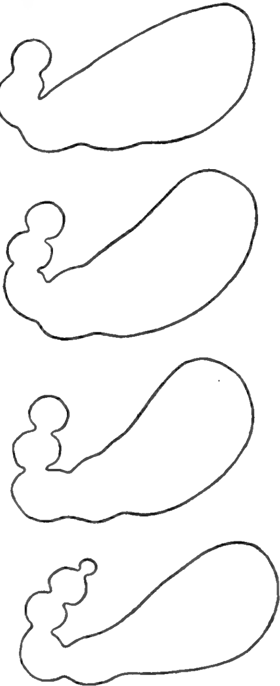


Fig. 418. Bewegungen des Pylorusabschnittes des Magens der Katze (nach Röntgenbildern). (Nach CANNON.)

dem Pylorus hinaus. Erst 10—15 Minuten nach beendigter Fütterung erscheinen die ersten Spuren von Mageninhalt im Darm, welche durch den Pylorus hindurchgespritzt werden und sich mehrere Zentimeter entlang der Darmwand ausbreiten. Nicht jede über den Pylorus schreitende Welle treibt Mageninhalt in den Darm. Namentlich wenn, wie im Anfang der Verdauung, härtere Gegenstände gegen ihn gedrängt werden, bleibt er geschlossen. Cannon fand, daß kleine, feste Kugeln aus Teig viele Male gegen den Pylorus hin und dann wieder zurückbewegt werden. Aehnliche Versuche wie Cannon hat auch Lommel (410) an Hunden ausgeführt. Bei Milchfütterung sah er am Röntgenbilde eine nach 2 Minuten erst schwache, manchmal erst nach 5—10 Minuten deutliche rhythmische Wellenbewegung an der großen Kurvatur. Sie nahm rasch an Stärke zu und lief das allmählich sich ausbildende, bald zu schlauchartiger Länge anwachsende Pylorusende entlang. Der Pylorusschlauch war nach 5 Minuten oft deutlich im Entstehen begriffen, nach 9—15 Minuten sehr stark ausgedehnt. Der Rhythmus der Wellen war immer ein sehr gleichmäßiger. „Die Zählung von 10 Wellen beanspruchte fast immer die Zeit von ca. 120 Sekunden.“ Sehr bemerkenswert ist der große Einfluß psychischer Vorgänge auf die Magenbewegungen beim Hunde, der sich meist in mehr oder weniger lang anhaltender Hemmung äußert. Auch bei Vögeln werden, wie schon früher erwähnt wurde, die Bewegungen des Muskelmagens außerordentlich leicht gehemmt. Nach noch nicht veröffentlichten Versuchen von Mangold und Kirschner hat sich ergeben, daß Sphinkter und Antrum pylori beim Hunde auch dann noch ihre normale Funktionsfähigkeit behalten, wenn sie durch eine totale quere Durchtrennung des Magens von der auf dem Wege der Vagusbahnen bestehenden nervösen Verbindung mit dem Zentralnervensystem isoliert und besonders also von dem Einfluß der Nervi vagi unabhängig gemacht und auch von den nervösen Elementen des Fundusteiles abgetrennt sind.

Flüssigkeiten oder verflüssigte Nahrung läßt der Pylorus ohne Anstand passieren. „Läßt man einen Hund mit einer unmittelbar hinter dem Pylorus gelegenen Duodenalfistel Wasser saufen, so entleert sich aus der Fistel Guß auf Guß in demselben Tempo, in dem der Hund säuft. Jeder Welle des Antrum entspricht ein Guß. Wenn Flüssigkeiten in den gefüllten Fundus gelangen, so tritt nach Cohnheim (136) noch ein besonderer Mechanismus in Tätigkeit. Dann bildet sich längs der kleinen Kurvatur eine Rinne, die den Mageneingang mit dem Antrum pylori verbindet, durch welche das Wasser an dem im Magen liegenden Speiseklumpen einfach vorbeiläuft, ohne ihn etwa auszuspülen. Anfangs mischt es sich wohl mit dem, was gerade im Antrum pylori ist, nach einigen Schüssen aber kommt, auch wenn der Magen mit Fleisch oder Brot vollgepfropft und der saure Magensaft in Strömen abgesondert wird, fast reines, oft fast neutrales Wasser zum Vorschein . . . erst dann beginnt die Entleerung des verdauten Mageninhaltes im alten Tempo. Eine Verdünnung des festen Mageninhaltes durch Getränke gibt es also nicht, und die feine Regelung der Magenentleerung bleibt dieselbe, ob zum Essen getrunken wird oder nicht.“ (O. Cohnheim.)

Eine solche Einrichtung, die an die „Schlundrinne“ im Wiederkäuermagen erinnert, jedenfalls derselben funktionell entspricht, ist bei den Einhufern (Pferd etc.) seit lange bekannt. „An der kleinen

Kurvatur findet sich hier eine mit ihrem Scheitel eine Seite der Cardia umfassende starke Muskelschleife (Cardiaschlinge oder Hufeisenschlinge), deren Schenkel an der kleinen Kurvatur pyloruswärts ziehen und an der Fundus-Pylorusdrüsengrenze in die Kreismuskelschicht ausstrahlen. Bei der Kontraktion dieser Schleife entsteht zwischen den beiden verdickten Schenkeln eine zum Pylorus ziehende Längsrinne (Sulcus gastricus s. salivalis), dabei wird der Pylorus der Cardia genähert, so daß abgeschluckte Flüssigkeiten und weiche, wasserreiche Ingesta direkt von der Cardia zum Darm, mindestens aber in die Pylorusabteilung geleitet werden können, ohne sich mit dem übrigen Mageninhalt zu mischen. Diesen Weg nehmen aber nach ELLENBERGER auch Teile derberer Kost." (ELLENBERGER und SCHEUNERT, 220.) Schon bei seinen ersten (1879) Untersuchungen hatte ELLENBERGER in Bestätigung der älteren Befunde von COLIN und CL. BERNARD beobachtet, daß wenige Minuten nach dem Tränken das Wasser im Magen des Pferdes nicht mehr aufzufinden ist, es mußte denselben also bereits wieder verlassen haben. Nach neueren Beobachtungen von SCHATTKE (554) scheint es jedoch, daß ein Teil des Tränkwassers längere Zeit im Magen verweilt und nur die Hauptmenge desselben (die Pferde nehmen etwa 6 Liter auf) sofort entleert wird. Der im Magen verbleibende Teil scheint sich mit dem Inhalt zu mischen und dessen Wassergehalt zu erhöhen.

Neuere Versuche von COHNHEIM und BEST (142) haben gezeigt, daß physiologische Kochsalzlösung (0,9-proz.) den Magen des Hundes am schnellsten verläßt, Wasser langsamer, noch langsamer Kochsalzlösung von 2 Proz. Ein Einfluß der Temperatur ließ sich dagegen nicht feststellen, ebensowenig ließ sich ein Unterschied für andere Flüssigkeiten (Tee, Kaffee, Bier, Sodawasser etc.) konstatieren. Eine Ausnahme machte nur Limonade, die sehr viel länger im Magen zurückblieb, und eine (8-proz.) Rohrzuckerlösung.

Die weitgehenden Analogien zwischen dem Pylorusabschnitt des Säugetiermagens mit dem zum Muskelmagen entwickelten Pylorus der Vögel treten besonders deutlich hervor, wenn man die im Mageninnern herrschenden Druckwerte mittels der Ballonsondenmethode, wie sie am Menschen zuerst F. MORITZ in Anwendung brachte, untersucht. Lag der kleine Gummiball einer solchen Sonde in der Nähe der Cardia, so ließen sich außer gewissen passiv verursachten Druckschwankungen (Respiration und Herzbewegung) so gut wie gar keine Veränderungen des Druckes nachweisen; ja es kann sich ein gefüllter Magen vollkommen entleeren, ohne daß man in diesem seinem linken Teil nennenswerte Drucksteigerungen beobachtet. Ganz anders in der Regio pylorica. Hier treten (namentlich schön und deutlich beim Hunde) etwa alle 20 Sekunden gewaltige, 8–10 Sekunden lang währende Drucksteigerungen auf, welche langsam ansteigen und dann jäh absinken. Sie erreichen beim Hunde eine Höhe von einigen 40 cm Wasser, die sich auf 8—10 cm Wasserhöhe aufsetzen. Brachte MORITZ zwei Kautschukballons in den Magen, einen links, den anderen rechts, so zeigte der erstere im Fundus gelegene keine oder ganz geringfügige Druckschwankungen, der andere die eben erwähnten bedeutenden Drucksteigerungen an, woraus zu folgern wäre, daß jene beiden Abschnitte der Magenhöhlung bei ihrer Tätigkeit irgendwie voneinander abgeschlossen sein müssen. (Zit. nach GRÜTZNER, 277.) Auch schon bei Amphibien (Frosch, Kröte) läßt sich nach GRÜTZNER (l. c.)

ganz deutlich ein Unterschied in bezug auf die motorische Funktion des Pylorusteiles und des übrigen Magens konstatieren. Bringt man in den Magen eines Frosches einen Ballen Nahrung, bestehend aus geweichter Semmel, und tötet ihn nach 12—15 Stunden, so findet man in der Regel den Oesophagus leer und zusammengezogen; am prall gefüllten Magen zeigen sich dagegen „namentlich in der Gegend des Pylorus gewaltige Einschnürungen, welche mit ziemlicher Geschwindigkeit dem Darme zuwandern". Man sieht dabei unmittelbar, „wie Massen aus dem Magen in den Darm gepreßt werden" und „wie eine solche ringförmige Einschnürung, welche sich tief in den Mageninhalt hineingräbt und dabei fortschreitet, eine Durchmischung der peripherischen Schichten zur Folge haben muß".

In den bisher besprochenen Fällen dienen die an der Grenze der beiden Magenhälften (der verdauenden Cardiahälfte und der motorischen Pylorushälfte) entstehenden peristaltischen Wellen des Antrum pylori allerdings nicht der mechanischen Zerkleinerung fester Nahrungskörper, sondern lediglich der Weiterschaffung genügend verflüssigter Nahrung. Es dürfte aber wohl kaum zu bezweifeln sein, daß der Pylorusabschnitt in manchen Fällen auch bei Säugetieren als richtiger „Kaumagen" fungiert, worauf nicht nur die gewaltige Entwicklung der Muskulatur hinweist, sondern oft auch die besondere Beschaffenheit seiner Innenfläche (Edentaten). Es wäre von großem Interesse, die Bewegungen dieser Muskelmägen näher zu untersuchen.

Es wurde schon erwähnt, daß die Rhythmik des Muskelmagens der Vögel auch im nüchternen Zustande, wiewohl sehr verlangsamt, fortdauert; dies ist nun beim Hunde nicht der Fall. Ist kein Speisebrei und keine Flüssigkeit im Magen, so liegen die Wände des Antrum pylori aneinander, und die Muskeln sind bewegungslos. Doch keineswegs dauernd. Wie Pawlow und Boldireff gefunden haben, gerät auch im nüchternen Zustande ein großer Teil des Verdauungsapparates alle $1\frac{1}{2}$—$2\frac{1}{2}$ Stunden für 10—20 Minuten in Tätigkeit, und auch das Antrum pylori führt dann rhythmische Kontraktionen aus und arbeitet demgemäß leer.

Aus dem geschilderten motorischen Verhalten des einfachen Magens der Fleischfresser folgt nun unmittelbar, daß die Nahrung nach Maßgabe ihrer Aufnahme sich in dem links gelegenen, hauptsächlich als Vorratsraum fungierenden Fundusteil schichten muß, wie dies Ellenberger und Goldschmidt zunächst für das Pferd mit ebenfalls einfachem Magen schon vor vielen Jahren nachgewiesen haben.

Die Tiere erhielten zwei durch ihr Aussehen leicht unterscheidbare Futtermittel (Hafer und Heu) und wurden dann verschiedene Zeiten nach der Mahlzeit (1—17 Stunden) getötet, worauf die Mägen herausgenommen und entlang der großen Kurvatur durchschnitten wurden. Es zeigte sich hierbei, daß die nacheinander gereichten Nahrungsmittel in scharf abgegrenzten Schichten übereinander gelagert waren, von einer Durchmischung des Inhaltes also tatsächlich nicht die Rede sein kann. Ellenberger (199) äußert sich hierüber, wie folgt: „Der Mageninhalt macht nicht, wie vielfach angenommen wird, eine rotierende Bewegung im Magen, er bewegt sich vielmehr derart, daß sich die in den Magen eintretenden Massen von der Cardia aus

fächerartig, nach allen Richtungen hin, verschieben. Die Anfüllung des Magens findet ungefähr ebenso statt, wie die unter Kneten erfolgende Füllung eines toten Magens mit Wurstmassen. Die neu ankommende Nahrung schiebt die noch vorhandenen Massen vor sich her und drängt sie gegen den Pylorus, indem sie zuerst den Schlund- oder Cardiasack füllt und sich dann an der Magenwand entlang gegen den Pylorus hinschiebt. Ein kleiner Teil der Nahrung geht allerdings (im gegebenen Falle) an der kleinen Kurvatur entlang direkt in den Darm über, ohne in den Cardia- oder Oesophagussack und ohne in die Fundusdrüsenabteilung einzutreten. Bei den Magenbewegungen tritt keine Durchmischung verschiedener, nacheinander gereichter

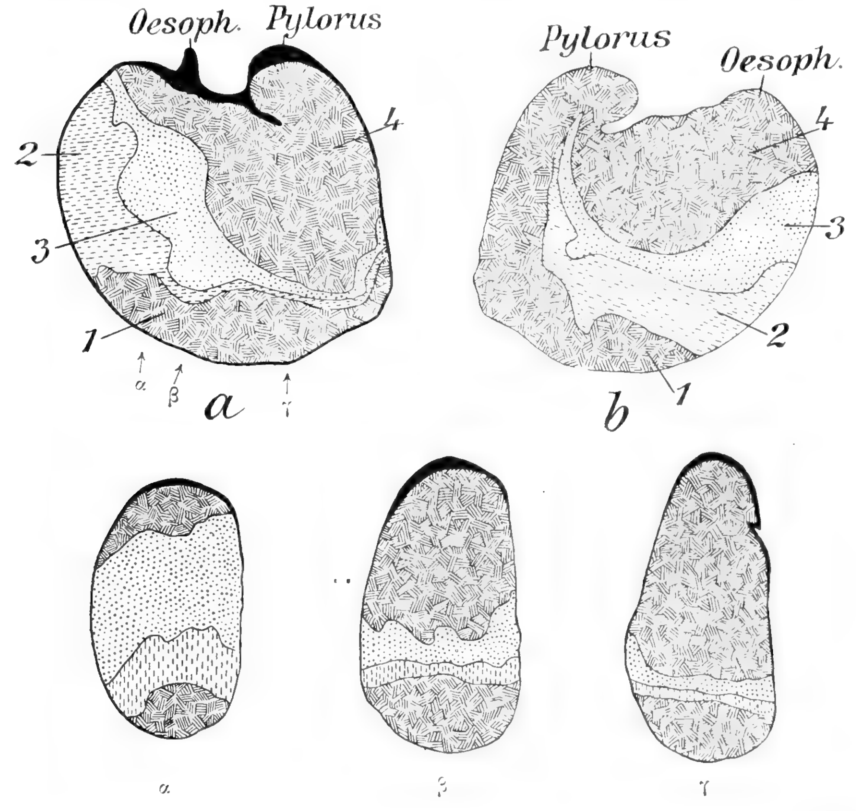


Fig. 419. a Längsschnitt durch den gefrorenen Magen eines **Pferdes**, welches *1* Heu, *2* gewöhnlichen Hafer, *3* blau gefärbten Hafer, *4* Heu erhalten hatte und gleich getötet wurde. b Oberflächenansicht des Inhaltes desselben Magens nach dem Abziehen der zwerchfellseitigen Magenwand. α, β, γ Querschnitte durch denselben Magen in der Richtung der Pfeile. (Nach Scheunert.)

Nahrungsmittel ein, wenn dieselben nicht flüssig oder sehr dünnbreiig sind. Festere Nahrungsmittel, wie Körner, Stroh, Heu, bleiben derart getrennt, daß man an der Schichtung im Magen deutlich erkennen kann, in welcher Reihenfolge dieselben verabreicht wurden."

Diese Ergebnisse sind neuerdings wieder von Scheunert (553) in allen Punkten bestätigt worden. Die beistehende Fig. 419 zeigt

einen Längsschnitt durch den Magen eines Pferdes, welches nacheinander 500 g Heu (*1*), 750 g ungefärbten Hafer (*2*), 750 g blauen Hafer (*3*) und endlich wieder 500 g Heu (*4*) gefressen hatte. Nach Beendigung der Mahlzeit wurde es sofort getötet und der Magen durchfroren. Man erkennt, daß das Futter zunächst den mit der drüsenlosen kutanen Schleimhaut versehenen Blindsack (Pars oesophagea, Proventriculus, Vormagenabschnitt) ausfüllt und dann entlang der großen Kurvatur nach dem Pylorus zu geschoben wird, genau so, wie es schon Ellenberger sah. Deutlich kann man feststellen (vgl. Fig. 418 b, welche die Oberflächenschicht des Inhaltes darstellt), daß sofort, während noch die Auffüllung des Blindsackes erfolgt, auch Anteile des **zuletzt** eintretenden Futters entlang der mit Pylorusdrüsenschleimhaut versehenen kleinen Kurvatur zum Pylorus geschoben werden und daselbst sofort in den Darm austreten, also nur ganz kurze Zeit oder gar nicht der Magenverdauung unterworfen werden. (Scheunert.) Dies ist namentlich dann der Fall, wenn weiche, wasserreiche Nahrungsmittel aufgenommen werden. Ist z. B. zuerst viel Heu einem Pferde gegeben worden und folgt dann gut gekauter und eingespeichelter Hafer, so schiebt sich ein erheblicher Teil desselben an der kleinen Kurvatur entlang an dem Heu vorbei und gelangt sofort in das Antrum pylori. Wird ganz dünnbreiige Nahrung (Suppen) genossen, dann tritt natürlich Durchmischung und keine deutliche Schichtung ein. Die übereinander lagernden Schichten sind am mächtigsten im linken (cardiaseitigen) Magendrittel und nehmen nach rechts (pyloruswärts) an Dicke rasch ab. „Das ist ein Zeichen dafür, daß die in den Magen eintretenden Futtermassen in der Hauptsache zunächst den ösophagealen Blindsack ausfüllen und nur ein sehr geringer Teil derselben entlang der kleinen Kurvatur zum Pylorus wandert" (vgl. die Querschnitte Fig. 419 α, β, γ).

Für diesen Vorgang, wie überhaupt für die ganze „Magenmechanik" ist ein Strukturverhältnis, auf welches Seber (589 a) kürzlich die Aufmerksamkeit gelenkt hat, von großer Bedeutung. Er fand, daß an der Grenze der ösophagealen Portion die Muskulatur bandartig um den ganzen Magen herum verdickt ist, so daß also eine Art Sphinkter entsteht, durch den die Vormagenabteilung vom Drüsenmagen förmlich abgeschnürt werden kann. Die Sonderstellung der ersteren wird, wie Scheunert bemerkt, dadurch noch mehr hervorgehoben.

Im allgemeinen lagern sich die neuen Futtermittel bogenförmig über die alten, ohne daß sie aber, wie dies Grützner später als Regel betrachtete, in die Mitte der letzteren gelangen. Grützner experimentierte hauptsächlich an Ratten, von denen es lange bekannt war, daß der Bau ihres Magens mit dem der Perissodactylen große Aehnlichkeit besitzt. Ein Vergleich der Magenverdauung der Ratten mit dem der Einhufer ist deshalb, wie Ellenberger (200) bemerkt, von großem Interesse. Durch die bei der einen dieser beiden Tierarten angestellten Versuche können auch die Ergebnisse der bei der anderen Tierart ausgeführten Experimente zweckmäßig kontrolliert werden.

Die beistehenden Figg. 420 a, b geben Beispiele für die Schichtung nacheinander aufgenommenen, verschieden gefärbten Futters im

Rattenmagen. Für das Kaninchen liegen schon sehr alte Angaben vor, welche dafür zu sprechen scheinen, daß das neue Futter im Sinne der GRÜTZNERschen Annahme in die Mitte des alten zu liegen kommt. A. P. WILSON-PHILIP (506) teilt darüber folgendes mit: „Die erste Sache, welche bei der Besichtigung der Magen von Kaninchen, die kürzlich gefressen haben, dem Auge auffällt, ist, daß das neue Futter nie mit dem alten vermischt ist; das erstere findet man immer im Mittelpunkt, von allen Seiten vom alten umgeben, außer daß an dem oberen Teil zwischen dem neuen Futter und der kleinen Kurvatur des Magens manchmal wenig oder gar kein altes Futter vorhanden ist.“ GRÜTZNER fütterte ein Kaninchen, dessen Magen, wie immer bei diesen Tieren, noch gefüllt war, zunächst mit roten Rüben, worauf später grünes Futter (Löwenzahn) gereicht wurde. Auf dem Längsschnitt des gefrorenen Magens konnte man „auf das schönste das frische, grüne Futter als rundliche Masse mitten im Mageninhalt unter der Speiseröhre sehen. Den grünen Kern umgibt ein dunkelroter Kranz, der bis an die kleine Kurvatur reicht, und dies alles sitzt nahezu in der Mitte des alten, schmutzig-grüngelben Futters“. Um die von ihm angenommene Verlagerung des neuen Futters in die Mitte des alten zu erklären, nimmt GRÜTZNER an, daß jeder von oben kommende Bissen mit ziemlicher Kraft in den bereits vorhandenen Inhalt hineingedrückt wird, „indem sich der unterste Teil der Speiseröhre geradezu in den Magen umstülpt“. BASSLINGER (38) hat speziell beim Kaninchen einen sogenannten „Cardiapuls“ beschrieben, der einem solchen Vorgang in der Tat zu entsprechen scheint. Man sieht am bloßgelegten Magen eines gefütterten Kaninchens, wie sich „die Cardiakuppe, der rings um den Oesophagus aufwölbende kuppelförmige Teil, mit einer gewissen Vehemenz abplattet und tief gegen die Höhle des Magens einzieht, als ob die Oesophaguswurzel sich gleichsam in den Magen hineinschöbe. Diese Bewegung, wobei die Cardiakuppe wie ein Pumpenstempel auf den Mageninhalt drückt, erfolgt bald senkrecht nach unten, bald mehr mit Neigung nach der einen oder anderen Seite. . . . Hierauf wird der eingezogene Cardiateil wieder in seine Gleichgewichtslage zurückgeschnellt.“ (BASSLINGER.)

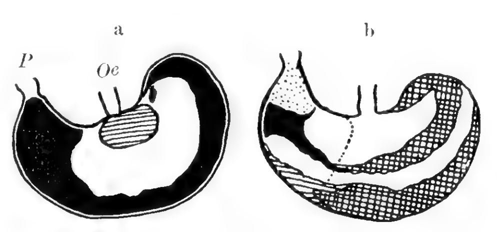


Fig. 420. a Magen einer Ratte, im gefrorenen Zustande längs durchschnitten. *Oe* Oesophagus, *P* Pylorus. Das zuerst gefütterte (schwarze) Futter liegt außen, das zweite weiße und das dritte rote (quer schraffierte) liegen in der Mitte. b Magen einer Ratte, die hintereinander blaues (gekreuzt schraffiert), weißes und schwarzes, blaues und wieder weißes Futter gefressen hatte. Im Pylorustrichter liegt ein wenig altes Futter (punktiert), weiter rechts weißes, schwarzes und gerötetes Futter (längs schraffiert). (Nach GRÜTZNER.)

Auch SCHEUNERT erhielt bei Versuchen am längsdurchschnittenen Magen Bilder, welche durchaus den von GRÜTZNER beschriebenen entsprachen (Fig. 421 a, b). Das betreffende Tier hatte zuerst dunkelgrüne Kohlblätter, dann hellere und schließlich Möhren gefressen, und wurde 40 Minuten nach Beendigung der Mahlzeit, die $1^1/_4$ Stunde dauerte, getötet. Berücksichtigt man bloß den Längsschnitt, so

könnte es scheinen, daß wirklich die neue Nahrung sich inmitten der alten befindet; indessen lehren Querschnitte, daß dies keineswegs der Fall ist, sondern „daß vielmehr eine einfache Ueberschichtung des alten Futtermittels ganz ähnlich wie beim Pferde stattgefunden hat. Alle Futtermittel berühren, wie aus Querschnitt- und Oberflächenansicht ersichtlich ist, die seitlichen Magenwände, sie sind nicht durch

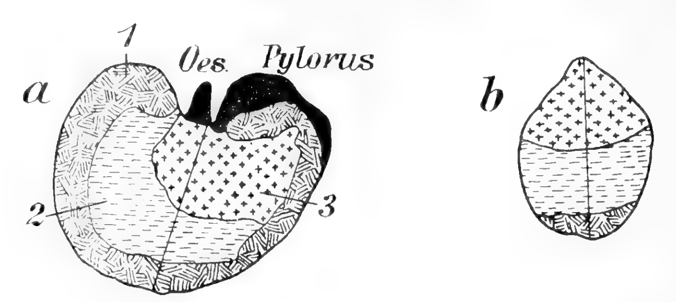


Fig. 421. a Längsschnitt durch den Magen eines Kaninchens, das zuerst dunkelgrünes (*1*), dann hellgrünes (*2*) und schließlich rotes Futter (*3*) bekommen hatte. b Querschnitt in der Richtung der angegebenen Linie (in a). (Nach Scheunert.)

die Umhüllung der alten Futtermassen vor der Berührung mit der Magenschleimhaut geschützt, befinden sich also nicht in der Mitte derselben." (Scheunert.) Wie beim Pferd, erreicht auch beim Kaninchen jedes Nahrungsmittel sofort nach dem Fressen die Magenschleimhaut. Bis zu einem gewissen Grade trifft die Behauptung Grützners dagegen beim Hunde zu. Scheunert fütterte einen

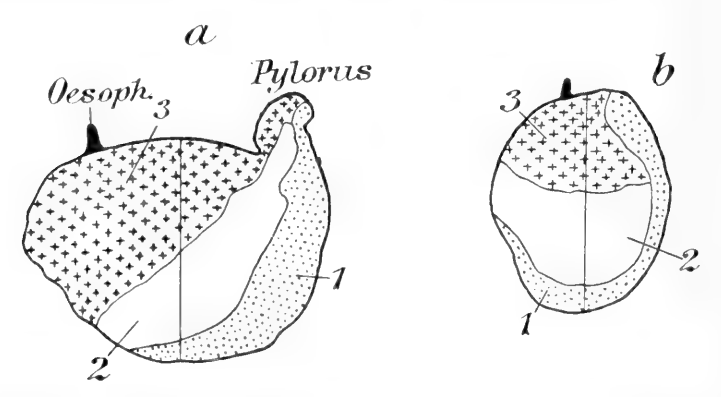


Fig. 422. a Längsschnitt durch den Magen eines Hundes, der nacheinander verschieden gefärbtes Futter erhalten hatte (*1—3*). b Querschnitt in der Richtung der in a gezeichneten Linie. (Nach Scheunert.)

solchen nach 24-stündigem Hungern nacheinander mit blau gefärbter, mit Milch durchgekneteter Brotkrume (250 g), dann mit ebensoviel ungefärbter, und schließlich wurden nochmals 250 g rot gefärbte Brotkrume gereicht. Eine Stunde später wurde das Tier getötet und der gefrorene Magen der Länge nach durchschnitten. Es zeigte sich aufs deutlichste eine Schichtung wie beim Pferd. „Das neue Futter überschichtet das alte und alle drei Futterschichten reichen bis zum

Pylorus (Fig. 422 a, b). Betrachtet man aber den Querschnitt, so zeigt sich, daß die beiden zuletzt gefütterten Futtermittel bis zu einem gewissen Grade von dem ältesten umhüllt werden.“ Bedingung dafür ist, daß das neue Futtermittel infolge seiner physikalischen Beschaffenheit den schon vorhandenen Inhalt des Magens überhaupt zu verdrängen vermag, was nur dann der Fall sein wird, wenn die alte Nahrung bereits mehr oder weniger verflüssigt ist.

Zwischen einfachen (einhöhligen) und dem zusammengesetzten Magen vieler Säugetiere vermittelt der aus zwei mehr oder weniger scharf gesonderten Abteilungen bestehende Magen vieler Nager. Eingehende Untersuchungen über die hier zu beobachtende Schichtung verdanken wir SCHEUNERT (562), welcher am Hamster experimentierte. Er fand, daß im kutanen Vormagen, wie im Pansen Haube und Psalter der Wiederkäuer, in der Tat eine Durchmischung und Zerkleinerung des Inhaltes stattfindet, während die im Drüsenmagen anlangenden Futterteile sich schichten und vorwärts bewegen. Für die Anfüllung des Magens ist die Konsistenz der hineingelangenden Nahrungsteile von großer Wichtigkeit. „Nahrungsmittel der gleichen Konsistenz gelangen in der Hauptmenge so in den Vormagen, daß sich am blinden Ende die zuerst gefütterten Anteile, an der Oeffnung zum Drüsenmagen die zuletzt gefütterten Anteile vorfinden. Kleinere Anteile derselben gelangen sofort durch die Schlundrinne in den Drüsenmagen und schichten sich dort deutlich aufeinander, so daß die an erster Stelle gereichten Anteile dem Pylorus am nächsten, die zuletzt gereichten am Ende der Schlundrinne lagern. Füttert man Nahrungsmittel verschiedener Konsistenz, so gehen die wasserreichen, dünnbreiige Bissen liefernden durch die Schlundrinne sofort in den Drüsenmagen, während die festeren hauptsächlich in den Vormagen gelangen, wo sie einer weiteren Zerkleinerung und Durchmischung unterliegen (Fig. 423). Die Fortbewegung des Mageninhaltes erfolgt derart, daß sehr bald gemischter Vormageninhalt in den Drüsenmagen eintritt und den dortigen Inhalt verdrängt. Man sieht deshalb manchmal schon nach 4—5 Stunden den gesamten Magen mit einem gleichmäßigen Gemisch erfüllt. Offenbar hängt die Schnelligkeit, mit der die Verdrängung stattfindet, von der Menge der aufgenommenen Nahrung ab. Solange noch ursprüngliche Inhaltsbestandteile im Drüsenmagen enthalten sind, sind diese deutlich geschichtet und von eingedrungenem gemischten Vormageninhalt scharf

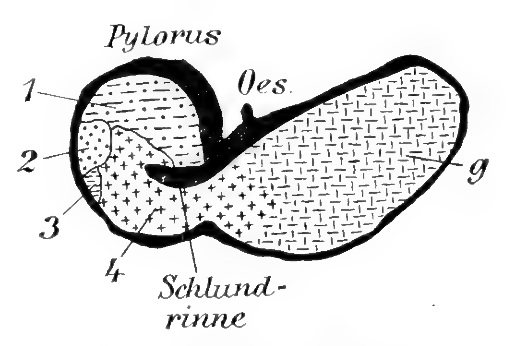


Fig. 423. Hamster, Längsschnitt durch den Magen. Das Tier erhielt 2 g blauen, 3 g gewöhnlichen Hafer und zuletzt Möhre. Tötung gleich nach der Mahlzeit. *1* alte Inhaltsreste, *2* blauer Hafer, *3* gewöhnlicher Hafer, *4* Möhre, *g* Gemisch der Haferarten. (Nach SCHEUNERT.)

abgegrenzt.“ (Scheunert.) Es zeigt sich also, „daß die mechanische Funktion der beiden Magenabteilungen eine völlig verschiedene ist. Der Drüsenmagen verhält sich wie der anderer Tiere, in ihm finden wir deutlich abgegrenzte Schichten, seine Anfüllung und die Vorwärtsbewegung seines Inhaltes findet nach denselben Prinzipien statt, wie bei anderen Tieren. Eine Durchmischung des Inhaltes erfolgt nicht. Eine ganz andere Bedeutung für die Verdauung scheint dagegen dem Vormagen zuzukommen. Stets gelangt beim Hamster die abgeschluckte Nahrung sofort und in größter Menge in denselben; sofort tritt hier auch Durchmischung ein, so daß schon am Ende der Mahlzeit eine deutliche Trennnung zwischen den nacheinander gereichten Bestandteilen derselben nicht mehr besteht. Ohne Zweifel sind dabei, wie bei der Entleerung des schlauchförmigen Vormagens, kräftige Muskelwirkungen beteiligt. In der Tat findet sich die Muscularis hier, namentlich am blinden Ende des Vormagens, sehr stark entwickelt, auch sind die stark verhornten obersten Lagen der dicken, aus geschichtetem Pflasterepithel bestehenden Schleimhaut erwähnenswert. Diese starke Hornschicht macht den Vormagen zur Ausübung mechanischer Funktionen sehr geeignet, und man kann daher in diesem Falle wirklich von einer Durchmischung, Knetung und Zerreibung des Inhaltes sprechen. Der Vormagen fungiert beim Hamster ähnlich wie der Muskelmagen der Vögel und andererseits wie die Vormägen der Wiederkäuer. (Scheunert.) Was die Bedeutung der Schlundrinne betrifft, so war davon schon oben die Rede, und sie ist es vor allem, welche Beziehungen des Hamstermagens zu dem zusammengesetzten Magen der Wiederkäuer herstellt.

b) Die Bewegungen des zusammengesetzten Magens.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß bei den mit einem einfachen (einhöhligen) Magen ausgestatteten pflanzenfressenden Säugetieren die aufgenommene Nahrung in jenem eine viel weniger weitgehende Vorbereitung erfährt, als bei denjenigen, die, wie namentlich die Wiederkäuer, einen aus mehreren Abteilungen bestehenden zusammengesetzten Magen besitzen, bei welchen in den die letzte Abteilung bildenden Drüsenmagen immer nur Nahrung eintritt, die sozusagen völlig vorverdaut ist. Dazu kommt noch, daß der Magen des Pferdes z. B. verhältnismäßig klein ist und nicht viel Futter zu fassen vermag. Scheunert sah denn auch, daß sich hier der Pylorus schon während einer Mahlzeit mehrfach öffnet und Inhalt nach dem Darm austreten läßt. In diesem findet sich daher stets „ein Gemenge aller bei einer Mahlzeit verabreichten Futtermittel vor, da die neu eintretenden Massen sofort zu einem Teil an der kleinen Kurvatur entlang gehen und sofort den Magen verlassen“. Mit einer solchen offenbar minder vollständigen Ausnützung der Nahrung hängt vielleicht auch die sonderbare Gewohnheit der Kaninchen zusammen, selbst bei guter Ernährung, namentlich aber im Hunger, ihren eigenen Kot zu fressen, wie es Swirski (618, 619) und Grützner beschreiben. Dementsprechend findet man im Fundus des Magens fast regelmäßig kleine, rundliche Ballen von grünlichschwarzer Farbe, als Reste der nur wenig zerkleinerten abgeschluckten Kotballen. Auch Meerschweinchen und Hamster zeigen, wiewohl weniger aus-

geprägt, diese Eigentümlichkeit der Koprophagie, die an das entsprechende Verhalten gewisser holzfressender Käfer erinnert. Wie wir noch später sehen werden, findet sich in Fällen, wo bei pflanzenfressenden Säugetieren ein einfacher Magen vorkommt, oft das Coecum des Darmes kompensatorisch besonders stark entwickelt, wie es z. B. gerade beim Pferde der Fall ist, während umgekehrt ein komplizierter Magen ein umfangreiches Coecum ausschließt (Ruminantia, Bradypodidae, Sirenia, *Hippopotamus*).

Der außerordentlich verwickelte Bau der mit Pflasterepithel ausgekleideten „Vormägen“ der Wiederkäuer läßt von vornherein auf eine entsprechende Kompliziertheit der mechanischen Leistungen schließen, welche teils den Akt des Wiederkauens, teils die Weiterbeförderung der Nahrung nach dem Drüsenmagen und Darm hin betreffen. Daß außerdem in diesen Vorräumen auch wichtige chemische Verdauungsprozesse sich vollziehen, wird später noch zu erörtern sein.

Was zunächst das „Wiederkäuen“ (Rumination) betrifft, so versteht man darunter bekanntlich die Tatsache, daß die unmittelbar nach der Aufnahme nur ganz oberflächlich gekaute und abgeschluckte Nahrung aus dem Pansen, der größten ersten Abteilung der Vormägen, nach einiger Zeit wieder regurgitiert wird, um nun abermals, und zwar gründlich, durchgekaut und eingespeichelt zu werden, worauf sie abermals geschluckt wird. „Dieser Akt des Wiederkauens ist bei naturgemäßer cellulosereicher Nahrung unbedingt notwendig; sein Vorhandensein ist ein Zeichen von Gesundheit; Unterdrückung desselben bedingt den Hungertod, selbst wenn der Pansen gefüllt ist“ (Ellenberger). „Milch, ferner zarte, weiche, gut zerkleinerte breiige Massen, selbst gut gekaute Körner brauchen nicht ruminiert zu werden. Sie werden nach ihrer Erweichung und sonstigen Vorgängen, denen sie in Haube und Pansen unterliegen, direkt nach dem dritten und von diesem in den vierten Magen geschafft, wenn sie nicht direkt (wie dünnbreiige Sachen) beim Fressen durch die Schlundrinne in den Psalter gelangen. Flüssigkeiten, die in großen Schlucken aufgenommen werden, treten größtenteils in Haube und Pansen und nur zu einem ganz kleinen Teil mittels der Speiserinne in den Psalter und von da sogar teilweise durch die Psalterrinne direkt in den Labmagen ein; in kleinen Schlucken aufgenommene Flüssigkeit, ferner Speichel, der von der Parotis ununterbrochen abgesondert wird, treten nicht in die ersten Mägen ein, sondern durch die Speiserinne direkt in den Psalter oder sogar in den Labmagen. Beim Saufen der Wiederkäuer gelangt also das Wasser in alle vier Mägen zugleich.“ (Ellenberger und Scheunert.)

Das Wiederkauen beginnt etwa $^1/_2$—$^3/_4$ (selten eine) Stunde nach der Mahlzeit, und es gelangen dabei Inhaltsmassen der beiden ersten Vormägen (Pansen und Haube) bissenweise wieder in die Mundhöhle. „In der Regel erfolgt das Ruminieren im Liegen bei halbgeschlossenen Augen, gewissermaßen im Halbschlummer, seltener im Stehen und sehr selten bei leichter Arbeit, dabei sind Zirkulation und Atmung beschleunigt. Das Wiederkauen unterliegt dem Willen des Tieres und kann in jedem Moment unterbrochen und nach Belieben fortgesetzt werden. Mitten im Kauen hält das Tier inne, wenn es plötzlich ein ungewohntes Geräusch hört, einen fremden Gegenstand sieht u. dgl., und fährt fort, sobald es sich orientiert und beruhigt hat. Auch

während der Arbeit benützen die Tiere oft jede Arbeitspause zum Ruminieren. Jeder Wiederkauakt beginnt mit einer Inspiration, der eine Kontraktion der Bauchmuskeln mit leichter Bewegung der Flanken folgt; man hört, während man diese In- und Exspirationsbewegungen sieht, nicht selten einen dumpfen Ton und bemerkt sofort, während das Tier Kopf und Hals etwas streckt, eine aufwärtssteigende Wellenbewegung in der Drosselrinne (besonders schön bei der langhalsigen Giraffe, B.) und den Eintritt der Kaubewegungen; während der ersten Kaubewegungen ist eine schwache rückläufige Wellenbewegung an der Drosselrinne zu sehen und zu fühlen, die nach Ellenberger durch eine gewisse Menge nach dem Magen abfließender Flüssigkeit veranlaßt wird. Das Kauen erfolgt sehr sorgfältig mit 40—60 und mehr Kieferschlägen, die mit sehr bedeutenden Seitwärtsbewegungen der Mandibula erfolgen. Dem zweiten Kauen folgt das zweite Schlingen und diesem das Aufsteigen eines neuen Bissens. Die Wiederkaubissen des Rindes wiegen ungefähr 100—120 g. Der einzelne, für je einen Bissen bestimmte gesamte Akt dauert im Mittel $^1/_2$—$^3/_4$ Minute; nach 3—5 Sekunden ist ein neuer Bissen im Munde. Nachdem die Tiere etwa $^3/_4$ Stunde gekaut haben, folgt eine verschieden lange Pause, nach der das Wiederkauen wieder einsetzt. Während 24 Stunden beobachtet man 6—8 und noch mehr Wiederkauperioden, so daß also die Tiere etwa 5—7 Stunden von den 24 Stunden auf das Wiederkauen verwenden, in denen 40—60 kg Vormageninhalt ruminiert werden.“ (Ellenberger und Scheunert.)

Der ganze Vorgang des Wiederkauens kann nur geschehen, wenn der Pansen bis zu einem gewissen Grade gefüllt ist. Sowohl bei zu geringer wie bei zu bedeutender Füllung ist die Rumination unmöglich; auch das Vorhandensein einer gewissen Flüssigkeitsmenge in dem Vormagen ist zum Wiederkauen notwendig. Es erklärt sich hieraus wohl auch die anhaltende Absonderung seitens der Parotiden. „Wenn die Parotidensekretion sistiert oder der Abfluß des Sekretes in die Vormägen gehindert ist, hört bald das Wiederkauen wegen Eintrocknens des Vormageninhaltes auf“ (Ellenberger). Auch kommt hier vielleicht die schon erwähnte, von Ellenberger zuerst betonte Fähigkeit der Wabenräume in der Haube in Betracht, flüssigen Inhalt sozusagen aufzuspeichern, d. h. als „Wasserzellen“ zu fungieren.

In bezug auf den Mechanismus der Rejektion des Bissens waren die Ansichten bisher geteilt. Colin (146) war der Meinung, daß das Wiederaufwürgen durch eine heftige Kontraktion des Pansens und der Haube erfolge, und stützte sich dabei hauptsächlich darauf, daß nach Durchtrennung der beiden Vagi, als motorische Nerven jener beiden Vormägen, keine Rumination mehr stattfinden könne. Dagegen hatte schon Ellenberger beobachtet, daß durch Reizung des peripheren Vagus zwar eine Kontraktion des Pansens und des Netzmagens, aber keine Rumination hervorgerufen wird. Chauveau und Toussaint haben demgegenüber angenommen, daß die Rejektion der Nahrung nicht von einer Zusammenziehung der gesamten Vormägen, sondern von einer intrathorakalen Aspiration abhängig sei, bewirkt durch eine Senkung des Zwerchfelles bei geschlossener Glottis. Es sollte demnach das Futter in den Oesophagus durch ein Vakuum angesogen werden, welches sozusagen im Thorax entstehe. Aber auch diese Lehre hat der experimentellen Prüfung nicht standgehalten. Schon Flourens hat durch einfache und klare Versuche die Mitwirkung

der Bauchpresse bewiesen, und neuerdings betonte auch ELLENBERGER, daß „auf einen ersten Inspirationsakt eine starke Kontraktion der Bauchmuskeln, begleitet von einer Exspiration, folgt", und daß man „danach im Oesophagus die Welle des Futters heraufsteigen sieht". COLIN hat ferner beobachtet, daß die Rejektion der Nahrung auch bei tracheotomierten Tieren stattfindet, endlich hat FOÀ (229) neuerdings, indem er die Schwankungen des intrathorakalen und intraabdominalen Druckes während des Ruminationsaktes beim Schafe graphisch registrierte, festgestellt, daß die vermutete Aspiration nicht stattfindet, sondern im Gegenteil eine Steigerung des intratrachealen und intraabdominalen Druckes. Er konnte sich überzeugen, daß die Rumination „durch eine kräftige Kontraktion des Zwerchfells, welches den Pansen und Netzmagen komprimiert und den intraabdominalen Druck erhöht, und durch eine gleichzeitige Kontraktion des Pansens entsteht". ELLENBERGER und SCHEUNERT (220) betonen wohl mit Recht die Mitwirkung der Bauchpresse. „Durch die Kontraktion des Pansens wird dessen Inhalt nach dem Pansenvorhof und der Haube verschoben; indem sich zugleich die Haube energisch und ruckweise kontrahiert, wirft sie ihren wasserreichen Inhalt cardiawärts. Auf diese Weise erfolgt von Haube und Pansen aus eine starke und plötzliche Füllung des gemeinsamen Hauben-Pansenvorhofes (Pansentrichter) und dadurch eine starke Reizung der Schleimhaut desselben; letztere veranlaßt reflektorisch eine ruckweise Kontraktion dieses trichterförmigen Abschnittes unter gleichzeitiger Oeffnung der Cardia. Der unter hohen Druck gesetzte Inhalt des gemeinsamen Magenvorhofes wird somit in die Speiseröhre geworfen; dies ist der Ruminationsbissen. „Während der Kontraktion des Magenvorhofes erschlaffen Haube und Pansen wieder, und ihr Inhalt sinkt zurück. Der abgekniffene, in die Speiseröhre geschleuderte wasserreiche Bissen wird dann nach oben befördert." Nach AGGAZZOTTI (16) wirkt beim Ruminationsakt auch die Schlundrinne in aktiver Weise mit. Das Aufsteigen soll nach FOÀ (l. c.) lediglich „durch den starken Anstoß von unten" erfolgen, während ELLENBERGER und SCHEUNERT antiperistaltische Kontraktionen des Oesophagus mitwirken lassen, obschon sie die Möglichkeit zugeben, „daß der Bissen auch eine große Strecke durch den erschlafften Oesophagus hinaufgeschleudert wird, so daß die antiperistaltischen Bewegungen dem Bissen erst nachfolgen". Bei so langhalsigen Wiederkäuern, wie der Giraffe, scheint mir die wesentliche Mitwirkung der Antiperistaltik außer allem Zweifel zu stehen. LUCHSINGER (415a) konnte durch Versuche an Ziegen feststellen, daß sich der ganze Ruminationsakt reflektorisch durch Druck auf den Pansen oder Ausdehnung desselben durch Eingießen von warmem Wasser auslösen läßt. Die Cardia öffnet sich dann, die Stimmritze wird verschlossen und der Panseninhalt durch die Bauchpresse heraufbefördert und unter starkem Einspeicheln gekaut. Dagegen ließ sich eine aktive Beteiligung der Muskeln des Pansens und der Haube ebensowenig wie eine Antiperistaltik des Oesophagus feststellen. Nach LUCHSINGER setzen die Muskelbewegungen des Unterkiefers und die Speichelabsonderung auch dann ein, wenn der Oesophagus durchschnitten ist und die rejezierten Stoffe also gar nicht in die Mundhöhle gelangen. Dagegen muß der Vagus intakt sein.

Die zunächst nur oberflächlich gekaute Nahrung wird in ver-

hältnismäßig großen Bissen abgeschluckt und gelangt nun, da die Schlundöffnung zu $^{2}/_{3}$ in die Höhle des Pansens und zu $^{1}/_{3}$ in die der Haube mündet, in beide Vormägen, und zwar in den Pansenvorhof und in die Haube. Jener sowie die beiden Hauptpansensäcke sind durch starke muskulöse Pfeiler voneinander getrennt, besitzen aber im übrigen eine gemeinsame Muskulatur, die eine Gesamtkontraktion sowie eine fortschreitende Wellenbewegung hervorrufen kann, während andererseits eine von Pfeiler zu Pfeiler reichende und in diese einstrahlende Sondermuskulatur auch Verengungen jedes einzelnen Sackes bedingen kann.

„Die in die Haube und den Pansenvorhof gelangten, festeren Massen werden in den linken Pansensack und damit in den großen Pansenraum geschafft. Im Pansen, der ebenso wie die Haube niemals leer wird, werden die Inhaltsmassen hin und her geworfen, gründlich untereinander und mit dem aufgenommenen Wasser und abgeschluckten Speichel durchmischt und aufgerührt. Massen, die vorn liegen, gelangen nach hinten, hinten liegende nach vorn, die unten liegenden nach oben und umgekehrt.“ (Ellenberger.) Ein Rotieren des Inhaltes im Sinne älterer Autoren findet in keinem Falle statt. Die Bewegungen des Pansens können durch Auflegen der Hand auf die Bauchwand palpiert und sogar mit dem Auge wahrgenommen werden; auch kann man sich durch Auflegen des Ohres überzeugen, daß Geräusche zu hören sind, welche zum Teil auch durch das Platzen von Gasblasen bedingt werden, die bei den im Pansen ablaufenden Gärungen entstehen. Auch die Haube vermag sich rasch und außerordentlich energisch zu kontrahieren, so daß man an Organe mit quergestreiften Muskeln erinnert wird. „Bei den starken Haubenkontraktionen, bei denen die Haubenmuskulatur den fixen Punkt an der Speiserinne und Cardia zu nehmen scheint und bei denen die Haube eines Schafes sich bis auf die Größe einer Mandarine zusammenzieht und ihr Innenraum fast schwindet, wird ihr Inhalt gehoben und gegen die Haubenpansenöffnung, die Haubenpsalteröffnung und gegen die Cardia bezw. den gemeinsamen Magenvorhof gedrängt. Dabei kann somit der Inhalt je nachdem in den Pansen oder in die Speiseröhre oder auch, wenn er fein genug zerkleinert ist, direkt in den Psalter befördert werden.“ Dabei spielt die Schlundrinne eine wichtige Rolle.

„Sie kann, wie schon erwähnt, durch die Quermuskeln ihres Bodens, die zum Teil in die Lippen einstrahlen, zum größten Teil aber in die Haubenmuskulatur übergehen, verengt und durch die äußere Längsmuskelschicht und die Längsmuskelstränge der Lippen verkürzt, und somit ihr Ende bezw. die Haubenpsalteröffnung erheblich der Cardia genähert werden. Dabei werden natürlich die Lippen höher, dicker und fester; kommt dazu noch die Verengerung der Rinne durch die Kontraktion der Quermuskulatur, so wird die offene Rinne zu einem relativ engen, ganz oder fast ganz geschlossenen, sehr kurzen Rohre.“ (Ellenberger und Scheunert.)

Unentschieden ist auch noch die Frage, in welche Magenabteilung die zum zweiten Male abgekauten Bissen beim abermaligen Verschlucken gelangen. Die Mehrzahl der Autoren spricht sich für den Psalter aus. Nach anderen kommen sie aber, wie die erstgeschluckten, in Pansen und Haube oder nur in letztere. Wenn das erstere der Fall ist, so müßte man hierfür eine besondere reflektorische

Einstellung des unteren Endes der Speiseröhre und der Mageneingänge annehmen. Doch ist darüber Näheres nicht bekannt. Wie dem auch sein mag, jedenfalls empfängt der Psalter zu einem guten Teil seinen Inhalt aus der Haube durch die enge Hauben-Psalteröffnung, und es spielen sich gerade hierbei die kompliziertesten mechanischen Vorgänge ab. Wie schon erwähnt wurde, sind die einzelnen, zwischen je zwei Blättern liegenden Psalternischen nach unten offen (Fig. 408) und münden hier in den Psalterraum (*A*), auf dessen Boden die Psalterrinne (*R*) liegt, die den direkten Weg nach dem Labmagen bildet, auf dem Flüssigkeiten und dünnbreiige Massen mit Vermeidung der Nischen in die vierte Magenabteilung gelangen können. Der bei weitem größte Teil der ankommenden Massen tritt aber in jene Nischen ein. Es ist nicht leicht einzusehen, wie dies der Schwere entgegen geschehen kann. „Die Blätter sehen mit ihrem vorderen Rande gegen Haube und Schlundrinne, sind für gewöhnlich schlaff und ragen nicht in die Hauben-Psalteröffnung hinein. Die Psalterblätter, welche in der Schlundrinne als niedrige Fältchen, die gewissermaßen die Führungslinien für das Eintreten der Futterportionen in die Kammern bilden, ihren Anfang nehmen, tragen eine auf die ganze Ausdehnung jedes Blattes sich erstreckende Eigenmuskulatur. Dieselbe beginnt zum Teil an der Basis der Blätter (resp. in der dorsalen Psalterwand) und verläuft, sich fächerartig ausbreitend, gegen den freien Rand hin, zum Teil an der Hauben-Psalteröffnung und der Schlundrinne, und verläuft, sich ebenfalls blattartig verbreiternd, gegen das hintere, d. h. das Labmagenende der Blätter. Demnach können die Blätter bei Kontraktion ihrer Muskulatur, deren fixe Punkte an der dorsalen Wand und an der Haubenöffnung liegen, gegen die Schlundrinne und Haube vorgeführt und dabei etwas verdickt, verkürzt und gesteift werden. Dies geschieht beim Eintritt des Futters in den Psalter, wahrscheinlich infolge einer reflektorischen Reizung der Blattmuskulatur von der durch den Bissen erregten Schlundrinnenschleimhaut. Die gesteiften Blätter ragen dabei in die Hauben Psalteröffnung hinein und empfangen den weichen Bissen, der, durch die Blattränder und die an der Hauben-Psalteröffnung befindlichen vogelklauenähnlichen Warzen geteilt, in die Nischen eintritt. Dadurch, daß der Bissen von den großen und spitzen Warzen an den vorderen Blattenden festgehalten wird, wird er von den sich immer mehr zurückbewegenden Blättern in den Psalter hineingeführt. In den abwärts offenen Nischen kann sich der Inhalt, ohne herabzufallen, halten infolge der rauhen Beschaffenheit der Blätter vermöge der denselben aufsitzenden und eigentümlich gestellten Warzen, vermöge der besonderen Lagerung der Blätter, des an dem freien Blattrande vorhandenen Wulstes und der an den großen Blättern vorhandenen Leisten, an welche sich die freien Ränder der kleineren Blätter anlegen. Unterstützt wird dies noch dadurch, daß die Futterkuchen in den Kammern auf schiefen Ebenen ruhen und so einander durch Gegendruck in der Lage erhalten, wie die Ziegel in einem Gewölbe. Man sieht, daß der Psalterinhalt fast ohne jede Muskelanstrengung vor dem Herabfallen bewahrt wird. Die Bewegung des Inhaltes wird durch die Bewegungen der Blätter und der Psalterwand bedingt. Ihre Richtung aber bestimmen die Psalterwarzen. Diese stehen mit ihren freien Enden in der vorderen Psalterhälfte, wo sie hoch und spitz sind, nach oben und hinten und in der

hinteren Hälfte, wo sie klein und stumpf werden, nach hinten, und zum Teil nach hinten und unten, also alle labmagenwärts. Demnach bewirkt jede drückende und schiebende Einwirkung auf den Psalterinhalt, daß derselbe im vorderen Teile nach oben und hinten, im hinteren Abschnitt nach unten und hinten, d. h. nach dem Labmagen hin ausweicht und so zu diesem befördert wird. Ferner wird die Aufwärtsbewegung des Psalterinhaltes auch dadurch bedingt, daß bei jeder Psalterkontraktion die Blätter im Höhendurchmesser verkürzt, also gehoben werden. Infolge der Warzenstellung rückt dabei der Psalterinhalt nach oben.“ (Ellenberger.)

Der Labmagen der Wiederkäuer verhält sich motorisch gleich dem Magen der Tiere mit einfachem Magen. An der Grenze zwischen Fundus und Pylorus ist nach Marshall (427a) die Muskulatur besonders entwickelt, deren Kontraktion eine mehrere Zentimeter breite Einschnürung (Antralfurche) bildet. Es entsteht so zwischen beiden Abteilungen des Labmagens ein ganz enges, darmähnliches Rohr. Der cardiaseitig von dieser Grenzpartie liegende größere Magenabschnitt (Magenkörper) zeigt nur sehr träge und schwache Bewegungen, während der pylorusseitig von ihr befindliche Abschnitt kräftige peristaltische Bewegungen vollzieht und auch lokale tiefe Einschnürungen auftreten läßt.

Marshall konnte auch eine direkte Reizleitung von der Haube auf den Labmagen feststellen (mit Umgehung des Psalters). Diese findet durch ein besonderes Muskelbündel statt, das von der Haube zum vierten Magen hinüberzieht und zweifellos Nervenfasern enthält (Analogie mit dem Hisschen Bündel beim Herzen). Die vier Mägen besitzen Automatie und vollziehen noch Bewegungen, wenn sie mit dem zentralen Nervensystem keinen Zusammenhang mehr haben und alle äußeren Nerven (Vagus) durchschnitten sind. Der dritte Magen scheint eine besondere Innervation zu haben, unabhängig von den übrigen. (Bezüglich der Details muß auf die Originalarbeit verwiesen werden.)

Man sieht, daß es sich hier um außerordentlich verwickelte mechanische Einwirkungen auf den Mageninhalt handelt, die in der übrigen Tierwelt kaum ihresgleichen haben.

III. Die chemische Verdauung im Magen der Wirbeltiere.

A. Geschichtlicher Ueberblick.

Da die Fische bereits abgehandelt wurden, von der Magenverdauung der Amphibien, Reptilien und Vögel aber nur sehr wenig bekannt ist, werde ich mich hier zunächst hauptsächlich auf die Säugetiere beschränken können, obschon gerade die ersten für die Auffassung des Verdauungsvorganges als eines vorzugsweise chemischen Prozesses entscheidenden experimentellen Untersuchungen auffallenderweise an den hierzu eigentlich am wenigsten geeigneten Vögeln schon im 18. Jahrhundert angestellt worden sind. Es scheint

darum auch wohl geboten, einen kurzen Blick auf die historische Entwicklung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete zu werfen.

Schon im Altertum wurde der Magen als das bei der Verdauung in erster Linie beteiligte Organ angesehen. HIPPOKRATES verglich diesen Vorgang mit dem Kochen (πέψις), bei dem die Veränderungen der Nahrung hauptsächlich durch die Wärme bewirkt werden. Andere verglichen ihn mit der Fäulnis und wieder andere erklärten ihn rein mechanisch. Im 17. Jahrhundert wurde zum ersten Male die Verdauung als ein der Gärung verwandter Prozeß angesehen, eine Ansicht, die hauptsächlich in J. B. v. HELMONT (1577—1644) ihren Vertreter fand. Unter dem Einfluß des Archaeus — so nannte er die Lebenskraft, welche die Vorgänge im Organismus beherrschen sollte — entstehe im Magen ein „Fermentum acidum", durch das eine Säure erzeugt wird, welche die Auflösung der Nahrung herbeiführt. F. DE LE BOÉ SYLVIUS (1614—1672), der Hauptvertreter der iatro-chemischen Schule, ging noch einen Schritt weiter, indem er die Alkohol- und Essiggärung als Typen jener Vorgänge bezeichnete, deren Vorkommen im Verdauungskanal er annahm. Den meist sehr verworrenen Spekulationen jener Zeit über das „Fermentum acidum" scheint nur die eine tatsächliche Beobachtung zugrunde zu liegen, daß der Mageninhalt saure Eigenschaften zeigt. DESCARTES (1596—1650) nahm an, daß eine Säure von außerordentlicher Wirksamkeit, vergleichbar der Salpetersäure, im Magen als das Resultat einer eigenartigen Gärung entstehe. Eine wirklich wissenschaftliche, auf Beobachtungen und Versuchen an lebenden Tieren basierende Erforschung der Magenverdauung beginnt erst mit RÉAUMUR [1683—1757] (520, 521), der seine Untersuchungen vornahm, um zu entscheiden, ob die Anhänger der iatromechanischen Schule, welche behauptet hatten, daß das Wesen der Verdauung in einer Zerstückelung der Bestandteile der Nahrung durch Muskelwirkung beruhe, tatsächlich im Rechte wären. Diese Vorstellung hatte sich hauptsächlich unter dem Eindruck der gewaltigen mechanischen Wirkungen gebildet, deren der Muskelmagen vieler Vögel fähig ist, und mit denen sich die Mitglieder der Florentiner Accademia del Cimento eingehend beschäftigt hatten.

„RÉAUMUR experimentierte zunächst an körnerfressenden Vögeln (Truthühner, Hühner, Tauben und Enten). Gleich der erste Versuch, den er beschreibt, ist sehr lehrreich. Er gab einem kräftigen Truthahn 6 mit einigen (5—6) Gerstenkörnern gefüllte Glaskugeln (denen ähnlich, aus denen man unechte Perlen macht) zu verschlingen und tötete das Tier, das inzwischen Gerste nach Belieben fressen konnte, nach etwa 24 Stunden. Der ganze Verdauungskanal von der Speiseröhre bis zum After wurde auf das genaueste untersucht. Man findet in ihm scheinbar nichts von den Glaskugeln, die natürlich auch nicht vorher durch den After abgegangen waren. Auch in dem Muskelmagen fand sich kein einziges Bruchstück der Glasperlen, sondern nur neben halbverdauten Gerstenkörnern kleine Steinchen, Kies und feinerer Sand. Auch zwischen den Fingern kann man keinen einzigen Glassplitter fühlen. Der Darm war völlig normal und zeigte keinerlei Verletzungen. Tötet man die Tiere nach kürzerer Zeit, so findet man größere und kleinere Bruchstücke der eingeführten Glaskugeln in dem Muskelmagen."

„Da also durch die Zertrümmerung der Glasperlen der Magensaft nicht bloß in reichlicher Menge zu den in ihnen befindlichen Körnern gelangen konnte, was auch ohne das Zertrümmern möglich gewesen wäre, so beweisen diese Versuche nichts über die chemische Wirkung des Magensaftes. Man mußte also die Gerstenkörner in festere Hüllen bringen, die zwar den Magensaft zu ihnen treten ließen, aber sie doch vor den gewaltigen Druckwirkungen des Muskelmagens schützen konnten. Dazu wurden kleine feste Glasröhren gewählt, ungefähr 6 Linien lang und 4 dick. Die Lichtung betrug 2 Linien, die Wanddicke der Röhren also eine Linie. Diese Röhren, welche mit Gerstenkörnern gefüllt wurden, waren an ihren Endflächen zackig und zudem so fest, daß, als sie RÉAUMUR zwischen zwei Bretter legte, er auf dem oberen

Brett stehen und sich drehen konnte, ohne daß sie zerbrachen. Im Magen der Vögel wurden nun diese Röhren gespalten, und es fanden sich 48 Stunden nach der Einführung 6 an ihren äußeren, konvexen Längs- und an ihren runden Endflächen gut abgeschliffene Halbrinnen. Ihre inneren, konkaven Flächen waren nur teilweise abgeschliffen, an vielen Stellen noch glatt und glänzend. Man sieht hieraus, in welch wunderbarer Weise sich die Zertrümmerung oder, besser gesagt, die Zerteilung der Röhren vollzogen hatte. Denn es ist klar, daß eine derartige Längsspaltung von Glasröhren nur möglich ist durch ganz besondere Bewegungen, wahrscheinlich durch Einpressen von Steinen in die Lichtungen und damit verbundenes Ritzen des Glases. Es mußten also noch festere Hüllen geschaffen werden, um das in ihnen eingeschlossene, dem Magensafte zugängliche Futter vor dem Drucke des Magens zu schützen. Versuchsweise werden feste, an beiden Enden mit Lot zugeschmolzene Zylinder aus Eisenblech ($7^1/_2$ Linien lang und $1^3/_4$ Linien in der Lichtung) den Tieren eingeführt; sie hielten einen Druck von 270 Pfund aus, ohne sich zu verbiegen. Aber im Magen der Truthähne werden sie zu platten, mehr oder weniger gewundenen Stücken zusammengepreßt, das Lot ist abgedrückt. Daß natürlich auch welsche Nüsse und Haselnüsse einem ähnlichen Schicksale unterliegen, ist hiernach nicht wunderbar, auch wenn sie massenweise eingeführt werden, so daß der mit ihnen prall erfüllte Kropf beim Betasten klitschert.

Nach alledem kommt RÉAUMUR zu der Ueberzeugung, daß bei den genannten Vögeln die Zertrümmerung und Verkleinerung des Mageninhaltes von der größten Bedeutung für die Verdauung sei. Aber um doch die Wirkung des Magensaftes allein festzustellen, bedient er sich schließlich dicker Röhren aus Blei, die bei 4 Linien Durchmesser nur eine Linie im Lichten haben. Diese werden im Magen seiner Vögel nur äußerlich abgerieben, aber in ihrer Form nicht verändert. Steckt man nun in ihre Höhlung rohe Gerstenkörner mit oder ohne Schale oder sogar gekochte Gerste, so werden sie nicht verändert. Wenigstens kann man, nachdem sie sich 24 Stunden im Magen aufgehalten haben, mit bloßem Auge keine Veränderung an ihnen wahrnehmen."

„Noch zweifelhafter wird RÉAUMUR an dem Vorhandensein eines chemisch wirksamen, namentlich stark wirksamen Magensaftes, als er Enten, welche Fleisch gut und schnell verdauen, dieses in unnachgiebigen (offenen) Metallzylindern zu verschlingen gibt. Nach längerer Zeit findet er es unverändert in Farbe und Aussehen, höchstens hin und wieder etwas abgeblaßt. Wenn also, so lautet sein Schluß, die Nahrungsmittel in dem Muskelmagen der Vögel nicht zertrümmert werden, so werden sie auch nicht verdaut und sie werden nicht von einer auflösenden Flüssigkeit — wie VALLISNERI glaubte — in jene kleinen Teilchen verwandelt. Ebenso falsch aber ist es auf der anderen Seite, dem Muskelmagen allein die in ihm stattfindende Verkleinerung und schließliche Verdauung der Nahrung zuzuschreiben. Er vollendet vielmehr nur, was andere Organe begonnen haben. Denn zuerst werden die Nahrungsmittel im Kropfe erweicht, dann gelangen sie kurz vor dem Muskelmagen in einen mit Drüsen besetzten Hohlraum, den man wohl einen Magen nennen darf, da er einen besonderen salzigen Saft absondert, welcher blaues Papier angeblich nicht rötet und sich oft in reichlicher Menge aus den kleinen Drüsen ausdrücken läßt. Schließlich werden sie in dem Muskelmagen nicht bloß zertrümmert, sondern sicherlich auch noch mit einem besonderen Safte gemischt. Denn es ist ganz bekannt, daß die von dem Muskelmagen leicht abziehbare Haut die Milch gerinnen macht, ähnlich wie das Lab (présure) oder gewisse Pflanzenteile."

„Zu ganz anderen Ergebnissen freilich gelangt RÉAUMUR bei der Untersuchung von fleischfressenden Vögeln, namentlich Raubvögeln. Da diese Tiere die Eigentümlichkeit besitzen, unverdauliche Massen, wie Federn, Haare usw., in Form von zusammengeballten Kugeln zu erbrechen, so war die Art des Experimentierens sozusagen gegeben; denn man brauchte nur die schon erwähnten Hohlkörper mit

Nahrungsmitteln gefüllt den Tieren einzuverleiben und, nachdem sie erbrochen, auf ihren Inhalt zu untersuchen. Füllte man nun dergleichen Hohlkörper mit Fleisch und sorgte zudem durch Ueberbinden der offenen Enden mit Gaze dafür, daß gar kein Druck, sondern nur der Magensaft auf das Fleisch einwirken konnte, so wurde es trotzdem ohne jede mechanische Zerkleinerung verflüssigt und schließlich gelöst. Auch Knochen, in ähnlicher Weise vor Druck geschützt, erlagen der auflösenden Kraft dieser Magenflüssigkeit. Körner wurden dagegen so gut wie nicht verändert; sie quollen nur auf, so wie in jeder anderen wässerigen Flüssigkeit oder in Wasser.

Da nun aber der Magensaft eine Flüssigkeit ganz eigener Art ist, sucht sich Réaumur dieselbe auf sinnreiche Weise zu verschaffen. Er gibt nüchternen Raubvögeln seine Hohlkörper zu verschlucken, nachdem er sie vorher mit Schwämmchen erfüllt hatte. Werden dann diese Schwämmchen ausgedrückt, so erhält man genügende Mengen ziemlich reinen Magensaftes, der bitter und salzig schmeckt und blaues Lackmuspapier lebhaft rötet.

Mit diesem Magensafte nun macht Réaumur — und damit macht er einen Schritt weiter in der Technik der Verdauungslehre — Versuche außerhalb des Körpers. In kleinen Gefäßen werden Fleischstücke mit dem Magensafte, in anderen nur mit Wasser übergossen und in einer Temperatur, die etwa derjenigen des Vogels gleich ist, vor Verdunstung geschützt, 24 Stunden stehen gelassen. Das mit Wasser übergossene Fleisch wurde ganz faul und stank unerträglich, das andere wurde teilweise erweicht und roch wie verdorbenes Fleisch. Sonach, schließt Réaumur, kommt die Verdauung bei den Vögeln, die über einen Muskelmagen verfügen, durch Zermalmung der Nahrung, bei denjenigen dagegen, die nur einen häutigen Magen besitzen, durch die auflösende Kraft des Magensaftes zustande. Schließlich ist es ihm sehr wahrscheinlich, daß bei Vögeln, die betreffs der Bauart ihres Magens und betreffs ihrer Nahrung in der Mitte zwischen den genannten stehen, z. B. beim Grünspecht, beiderlei Kräfte einander unterstützen."

Etwas weiter als Réaumur kam einer der geistvollsten Naturforscher und Experimentatoren des vorigen Jahrhunderts, nämlich der Abt Spallanzani, der zunächst ebenfalls an körnerfressenden Vögeln seine Untersuchungen anstellte.

Spallanzani (607, 607a) wiederholt und erweitert die Versuche von Réaumur. Er findet, daß leicht verdauliche Körper, in unnachgiebigen Hüllen eingeschlossen, doch im Magen körnerfressender Vögel gelöst werden. Nur müsse man eben lange genug warten, namentlich werde rohes, zerkleinertes Fleisch, auch wenn es vor der zermalmenden Kraft des Magens vollkommen geschützt werde, innerhalb 28—48 Stunden vollkommen aufgelöst.

Diese Wirksamkeit des Magensaftes läßt sich auch außerhalb des Magens beweisen. Denn Fleischstückchen und zerstoßener Weizen, welche in kleinen Gläschen mit Magensaft übergossen und längere Zeit in der Wärme (Spallanzani trug sie in seiner Achselhöhle) gehalten wurden, lösten sich auf oder veränderten sich in eigenartiger Weise, während dieselben Substanzen, in gleicher Art mit Wasser behandelt, faulten oder eine saure Gärung zeigten. Der Magensaft dieser Tiere hatte also als solcher, was Réaumur, wie erwähnt, bestritten, eine besondere auflösende Kraft. Offenbar hatte Réaumur zu wenig Magensaft verwendet.

Des weiteren untersucht Spallanzani die Verdauung bei Vögeln, die einen „Mittelmagen", d. h. einen Magen mit noch verhältnismäßig starken muskulösen Wandungen, besitzen, wie Krähen, Reiher usw. Da die Krähen, ähnlich wie die Raubvögel, die Eigentümlichkeit haben, Unverdautes wieder auszubrechen, kann man mit ihnen wie Réaumur mit seinen Raubvögeln experimentieren. Führt man ihnen daher die durchlöcherten Zylinder mit Schwämmchen gefüllt ein, so erhält man reichliche Mengen von Magensaft; und bringt man in die Zylinder Fleisch, Brot oder Körner, so kann man leicht den Fortgang der Verdauung dieser Stoffe

beobachten. Man hat sie dann den Tieren, wenn nötig, immer nur von frischem in den Magen zu schieben. Unzweifelhaft lehren diese Versuche, daß der Magensaft Schritt für Schritt in die Tiefe dringt und das Fleisch von der Oberfläche her auflöst. Da, wo er zum Fleisch nur beschränkten Zutritt hat, wie bei den durchlöcherten Zylindern, werden nur diejenigen Stellen gelöst, die er umspült, die anderen aber nicht. Zugleich wird noch mehrfach darauf hingewiesen, daß das Fleisch infolge von selbst lange währender Verdauung niemals einen fauligen Geruch annimmt. Schiebt man den Krähen Schwämme in den Magen, die an Fäden befestigt sind, so ist es leicht, ziemliche Mengen von Magensaft zu gewinnen. Verfährt man ebenso mit Fleischstückchen, so kann man, indem man sie zu wiederholten Malen herauszieht, ihre allmähliche Auflösung trefflich beobachten.

Auch die Verdauungsvorgänge bei Reihern bieten noch manche höchst interessante Einzelheiten. Diese Tiere speien fast niemals unverdauliche harte Körper aus und haben auch nicht die Kraft, sie in ihrem Magen zu zertrümmern. Dafür besitzen sie einen chemisch sehr wirksamen Magensaft und lösen damit namentlich Knochen und Gräten energisch auf, während die Krähen dies nicht oder lange nicht in dem Maße zu tun vermögen.

Schließlich macht Spallanzani noch Versuche an Raubvögeln, nämlich an Eulen, Falken und Adlern, und findet in der an interessanten Einzelheiten und feinen Beobachtungen reichen Arbeit, ähnlich wie Réaumur, daß der Magensaft dieser Tiere Fleisch und Knochen inner- und außerhalb des Magens verdaut. Ja, auch andere Stoffe, wie Brot, Käse, werden davon ohne jegliche mechanische Hilfsmittel gelöst.

Réaumurs und Spallanzanis Versuche bilden in der Geschichte der Verdauungsphysiologie einen Markstein und gehören unbestritten zu den klassischen Arbeiten. Noch heute bietet, wie der vorstehende Auszug, den ich der Arbeit von L. Paira-Mall (488) entnehme, sofort erkennen läßt, das Studium derselben eine Fülle von Anregung, und es bildet namentlich Spallanzanis Buch über das Verdauungsgeschäft ein bewundernswertes Muster zielbewußter wissenschaftlicher Untersuchung.

Nach der gleichen Methode, wie Réaumur und Spallanzani, verschaffte sich auch Carminati (107) Magensaft von verschiedenen Tieren. Er gibt an, daß er bei fleischfressenden Vögeln, wie Eulen, Falken und Reihern, immer eine starke, Eisenfeilspäne auflösende Säure enthält, deren Alkalisalz er darstellte. Er zeigte, daß diese Säure flüchtig ist und daher abdestilliert werden kann, und glaubt, daß sie eine „animalische“ Säure ist, welche von dem in den Magen gebrachten Fleisch gebildet wird. Er stützte sich dabei hauptsächlich auf die Tatsache, daß zwar die Innenfläche der Magenschleimhäute in den von ihm untersuchten Fällen immer sauer reagierte, nicht aber die der Muscularis zugekehrte (äußere) Seite der abpräparierten Haut, die er immer neutral fand. Es erinnert dieser Befund an die viel spätere Erfahrung von Brücke am Drüsenmagen der Vögel, wonach ein Flachschnitt durch die Drüsenschicht alkalisch, die innere Oberfläche aber sauer reagiert. Auch bei Raben, Hunden, Katzen und beim Schwein fand Carminati nur bei Fleischfütterung sauren, bei gemischter Kost dagegen neutralen Magensaft.

Nach Brugnatelli, dessen Untersuchungen in die gleiche Zeit fallen (92), soll jedoch der Magensaft immer sauer reagieren, und da er beobachtet zu haben glaubte, daß kleine Stücke von Achat und Bergkristall im Magen eines Huhnes an ihren Flächen angegriffen werden, so war er geneigt, das Vorhandensein von Flußsäure im Magensafte anzunehmen, eine Ansicht, der dann auch Treviranus (630) beipflichtete. Die Versuche Réaumurs und Spallanzanis mit Glaskugeln, von denen oben die Rede war, sollten nun nicht sowohl durch mechanische Kräfte, als vielmehr durch die chemische Wirkung der Flußsäure im Magen erklärt werden (!).

Mit Spallanzani schließt die ältere Geschichte der Untersuchungen über die Magenverdauung, ohne daß man sagen könnte, es sei die zunächst folgende Ent-

wicklung der Lehre von der Verdauung den ersten glänzenden Entdeckungen entsprechend gewesen. So sprach DUMAS dem Magensaft charakteristische Eigenschaften gänzlich ab, indem er behauptete, seine Reaktion sei lediglich abhängig von der Beschaffenheit der eingeführten Nahrung: bei Fleischnahrung werde die Reaktion sauer, bei Pflanzenkost dagegen alkalisch, was er durch einige Versuche an Hunden bewiesen zu haben glaubte. Schließlich leugnete MONTÈGRE (451) überhaupt ganz die Existenz eines Magensaftes, indem er erklärte, derselbe sei nichts als verschluckter Speichel, eine Ansicht, welche noch viel später (1834) auch wieder SCHULTZ (583) vertrat, der die Schlüsse von RÉAUMUR und SPALLANZANI in bezug auf die verdauenden Eigenschaften des Magensaftes „nihil nisi vana hypothesis" nennt (!). Es ist bemerkenswert, daß um die gleiche Zeit BEAUMONT bereits seinen berühmten Versuch an dem kanadischen Jäger mit einer Magenfistel ausgeführt hatte, die in glänzendster Weise die wesentlichsten Ergebnisse RÉAUMURS und SPALLANZANIS auch für den Menschen bestätigten, während schon lange vorher auch die ausgezeichneten Untersuchungen von TIEDEMANN und GMELIN erschienen (1826) waren!

Im Jahre 1823, also fast ein Jahrhundert nach RÉAUMURS und SPALLANZANIS Arbeiten, schrieb die französische Akademie einen Preis für die beste Lösung der Aufgabe: „déterminer par une série d'expériences chimiques et physiologiques quels sont les phénomènes, qui succèdent dans les organes digestifs durant l'acte de la digestion" aus. Diese Preisfrage war die äußere Veranlassung, daß TIEDEMANNS und GMELINS ausgezeichnete Arbeit „Die Verdauung nach Versuchen" vorgelegt wurde. Es wurde namentlich auch der Vorgang der Verdauung an fleisch- und körnerfressenden Vögeln durch den ganzen Verdauungskanal hindurch besonders vom chemischen Standpunkte aus untersucht. TIEDEMANN und GMELIN verschafften sich, wie ihre Vorgänger, durch Einbringen von Schwammstückchen ausreichende Mengen von Magensaft und fanden, daß derselbe stets sauer reagiert, Milch zum Gerinnen bringt und verdauende Wirkungen entfaltet. Die freie Säure ist Salzsäure [1]) neben etwas Essigsäure. Im Magen der körnerfressenden Vögel glaubten sie Spuren von Flußsäure zu finden. Die Stärke und Menge der abgesonderten Säure fanden sie abhängig von der Art der Ernährung. Kohärente und stark reizende Substanzen, wie Pfefferkörner, liefern am meisten Säure. Demzufolge „wurde Lackmus am meisten gerötet durch Fleisch, gekochtes Eiweiß, Faserstoff, Kleber, Gerste und Welschkorn. Dagegen war die Rötung um so geringer, je weniger kohärent und je leichter löslich die Nahrungsmittel waren. So wurde das Lackmus wenig gerötet durch flüssiges Eiweiß und Zucker" (l. c. 2. Aufl., Bd. 2, p. 206). Das eigentliche Wesen der Wirkung des Magensaftes blieb freilich TIEDEMANN und GMELIN noch unbekannt. Sie sahen nur, daß gewisse Stoffe, wie Gerste, Fleisch und Knochen aufgelöst werden, und schrieben diese lösende Kraft der Magensäure zu. Die bekannte Arbeit von SCHWANN (599), dem Entdecker des Pepsins, erschien erst 5 Jahre nach TIEDEMANNS und GMELINS Versuchen, im Jahre 1836. Fast gleichzeitig wurde noch eine ganze Reihe hervorragender Arbeiten veröffentlicht, durch welche die Physiologie der Verdauung mächtig gefördert wurde; so vor allem die schon mehrfach erwähnten berühmten Versuche BEAUMONTS an dem mit einer Magenfistel behafteten kanadischen Jäger, sowie die Mitteilung EBERLES, daß man das in der Magenschleimhaut gebildete Ferment (Pepsin) mit verschiedenen Flüssigkeiten, vor allem mit verdünnten Säuren, extrahieren und so einen „künstlichen Magensaft" jederzeit leicht herstellen könne.

In der Folge waren die Bemühungen hauptsächlich darauf gerichtet, die Methode der Gewinnung natürlichen Magensaftes durch zweckentsprechende Anlegung künst-

1) Den Nachweis des Vorhandenseins von freier HCl hatte schon einige Jahre früher PROUT (513) erbracht.

licher Fisteln (an Hunden) immer mehr zu verbessern, sowie in Hinblick auf den inzwischen bekannt gewordenen verschiedenen Bau der Drüsen in verschiedenen Abschnitten des Magens das Sekret derselben nach Möglichkeit zu isolieren. In bezug auf die chemische Zusammensetzung des Saftes war das Vorhandensein freier HCl selbst durch Prout noch nicht über jeden Zweifel sichergestellt, und es erschienen namentlich in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts zahlreiche Arbeiten, in denen die behauptete Anwesenheit von freier HCl im Magensaft auf das lebhafteste bestritten und die verschiedensten anderen Säuren und sauren Salze für die saure Reaktion verantwortlich gemacht wurden, so Milchsäure, Essigsäure, Buttersäure, Phosphorsäure, ja sogar Flußsäure und endlich saures Calciumphosphat. Erst die Untersuchungen C. Schmidts am Magensaft vom Hund, Schaf und dann auch vom Menschen, welche im Jahre 1852 erschienen, brachten die Entscheidung. Es ergab sich aus seinen Analysen, daß in dem Sekrete mehr HCl vorhanden war, als durch die sämtlichen vorhandenen Basen gesättigt werden konnte. Die einzigen Einwände, welche hiergegen erhoben werden konnten, waren, daß die Analysen fehlerhaft seien oder organische Substanzen, welche HCl zu sättigen vermochten, nicht in Rechnung gezogen wurden. Obwohl beide Einwände nicht erhoben wurden, fuhren dennoch einige Physiologen fort, die allgemeine Richtigkeit der Schmidtschen Folgerungen zu bestreiten. Da aber keine anderen Basen aufzufinden und Wiederholungen der Analysen des Magensaftes nur Bestätigung der Angaben von Schmidt erbrachten, ist und bleibt es eine unzweifelhafte Tatsache, daß der Magensaft freie HCl enthält. Daß der Inhalt des Magens jedoch, namentlich bei Pflanzenfressern, häufig freie Milchsäure, auch wohl Essig- und Buttersäure enthält, kann durchaus nicht geleugnet werden; diese Säuren können mit der Nahrung eingeführt oder im Magen selbst durch Gärung entstanden sein.

Der ganze langjährige Streit um die Natur der Magensäure erklärt sich aus der Schwierigkeit, bei Gegenwart von Chloriden vorhandene HCl als solche zu erkennen und von organischen Säuren zu unterscheiden. Abgesehen von der schon erwähnten sichersten quantitativen Methode von C. Schmidt hat man neuerdings eine ganze Anzahl organischer Farbstoffe zum qualitativen Nachweis der HCl empfohlen, welche mit freien organischen Säuren, auch wenn dieselben in größerer Menge vorhanden sind, eine andere Färbung geben, als mit wenig freier Mineralsäure (Methylviolett, Günzburgs Reagens, Kongorot, Tropäolin). Eine sehr beachtenswerte Schwierigkeit des Nachweises liegt aber auch darin, daß die sezernierte freie Salzsäure nachträglich mit Eiweißkörpern des Mageninhaltes salzartige Verbindungen eingeht, so daß wenigstens gewisse Reagentien versagen. Die hydrolytische Dissoziation dieser Eiweißsalze bedingt es, daß immer ein gewisser Anteil von HCl in Freiheit gesetzt wird. „Daher kommt es, daß salzsaures Eiweiß, auch wenn die beiden Komponenten in äquivalenten Mengen vorhanden sind, doch sauer reagiert. Versucht man in Gegenwart von salzsaurem Eiweiß HCl zu titrieren, so wird in dem Maße, wie man Natronlauge hinzufügt und dadurch HCl neutralisiert, neue HCl durch Hydrolyse frei. Der Umschlag erfolgt nicht an dem chemisch neutralen, sondern an dem Punkt, der von der relativen Affinität des Eiweißkörpers und des Indikators abhängt: Lackmus, Phenolphthaleïn, Rosolsäure geben die ganze HCl an, so als ob Eiweiß gar nicht vorhanden wäre; Phloroglucin-Vanillin (Günzburgs Reagens) und Tropäolin geben einen Wert, der dem mit physikalischen Methoden ermittelten neutralen Punkte naheliegt; Kongorot u. a. liefern Werte, die dazwischen liegen.“ (Cohnheim.)

Es erscheint daher auch bei allen quantitativen Methoden der Bestimmung freier HCl notwendig, die Säure resp. das Cl derselben aus den organischen Verbindungen auszutreiben. Neben der Schmidtschen Methode hat sich ein von Mörner und Sjöqvist (599) angegebenes Verfahren neuerdings in vielen Fällen gut bewährt. Es beruht darauf, daß eine bestimmte Menge Magensaft mit $BaCO_3$

eingedampft und dann verascht wird; dadurch werden die freien Säuren in Ba-Salze übergeführt. Bei der Veraschung bleibt gebildetes $BaCl_2$ unverändert, während die Salze der organischen Säuren zu $BaCO_3$ verbrannt werden. In das Wasserextrakt der Asche geht das $BaCl_2$ über, das $BaCO_3$ aber ist unlöslich in Wasser. Die Menge des Ba im Extrakt ist daher ein Maß für die ursprüngliche Menge freier HCl.

Während diese Methode für den Magensaft von Säugetieren vortrefflich geeignet erscheint, liefert sie, wie ganz neuerdings WEINLAND (646a) gezeigt hat, fehlerhafte Resultate in allen Fällen, wo Erdalkalichloride vorhanden sind. Man findet dann HCl in erheblicher Menge, wenn gar keine solche da war oder wenn organische Säuren zugegen waren. Hiernach verlieren auch die in dem Abschnitte über Fischernährung (p. 1096) mitgeteilten Befunde von VAN HERWERDEN über das Vorkommen von freier HCl im Magensafte von Haifischen ihre Beweiskraft, und es erscheint die Behauptung WEINLANDS, daß in demselben freie HCl fehle oder nur in geringer Menge vorkomme, vorläufig nicht widerlegt.

B. Der Magensaft und seine Eigenschaften.

1. Säugetiere.

a) Allgemeines über Säure- und Fermentgehalt des Magensaftes und der Magenschleimhaut (Pepsin und Pepsinogen).

Unsere derzeitigen Kenntnisse von den Eigenschaften des Magensaftes und vom Wesen der Magenverdauung (im chemischen Sinne) beschränken sich fast ausschließlich auf die bei fleischfressenden (und zum Teil omnivoren) Säugetieren, speziell beim Hunde, gegebenen Verhältnisse, und nur gelegentlich fanden auch Pflanzenfresser (vor allem die Haussäugetiere) oder Repräsentanten anderer Wirbeltierklassen Berücksichtigung, so daß unsere heutige Verdauungsphysiologie unleugbar von einer starken und sehr bedauerlichen Einseitigkeit nicht freizusprechen ist. Der Hund ist denn auch eigentlich das einzige Tier, von welchem wirklich reiner, d. h. weder mit Speichel, noch mit Nahrungsbestandteilen vermischter Magensaft bis jetzt bekannt geworden ist, auch ist hier bisher allein eine strenge Sonderung des Sekretes der Fundus- und Pylorusdrüsen versucht worden. Dank der von PAWLOW ausgearbeiteten Methodik, die sich auf frühere Bestrebungen R. HEIDENHAINS stützt, sind wir in der Lage, das Sekret der Magendrüsen in zweifach verschiedener Weise rein zu gewinnen. Im einen Falle wird in herkömmlicher Weise eine Magenfistel angelegt, mit derselben aber die Oesophagotomie kombiniert; es wird die Speiseröhre durchschnitten und beide Enden in die Wunde am Halse eingenäht. So operierte Hunde können fressen, aber die Nahrung fällt zum Halse heraus, ohne in den Magen zu kommen, so daß man reinen Magensaft erhalten kann, der auf gewisse, mit der Nahrungsaufnahme verknüpfte Reize abfließt (Scheinfütterung, „psychischer Saft“). Im anderen Falle wird, wie es zuerst HEIDENHAIN machte, ein Stück der Wand aus dem Fundus- oder Pylorusteil herausgeschnitten und aus demselben ein nach außen mündender Blindsack („kleiner Magen“) gebildet, dessen reines Sekret aufgefangen werden kann, während der große Magen nach Verheilung wieder normal funktioniert, mit dem kleinen aber nicht mehr in direkter Verbindung steht.

Das so gewonnene reine Sekret des Fundusteiles stellt beim Hunde eine wasserklare, dünne, stark saure Flüssigkeit mit einem Gehalt von weniger als 1 Proz. fester Bestandteile und einem spezifischen Gewicht von 1002—1004 dar. Den Trockenrückstand bestimmte Rosemann (540) zu 0,4681 Proz. (0,1394 Proz. Asche und 0,3282 Proz. organische Substanz). Außer Pepsin und Salzsäure (ca. 0,5—0,6 Proz.) enthält der Magensaft auch noch eine eiweißartige Substanz, die sehr zersetzlich zu sein scheint und schon beim Stehen in Zimmertemperatur Veränderungen erleidet. Er gibt die Millonsche Reaktion, auf Zusatz von HNO_3 in der Kälte keine Fällung, beim Erhitzen schwache, flockige Fällung und Gelbfärbung, desgleichen deutliche Biuretreaktion. Zusatz des gleichen Volumens gesättigter Ammonsulfatlösung, ebenso Alkohol geben Fällung. Beim Erhitzen bis zum Kochen sah Rosemann reichliche Fällung eintreten. Im übrigen darf ich auf die sehr ausführliche Arbeit Rosemanns (540) verweisen, die im Verein mit früheren Untersuchungen der Frau Schoumow-Simanowsky (581) die Grundlage unser derzeitigen Kenntnisse über die chemischen und physikalischen Eigenschaften des reinen Hundemagensaftes (Fundussaft) bildet.

Eine ganz abweichende Beschaffenheit zeigt das Sekret des isolierten Pylorusabschnittes. Es fehlt vor allem die freie HCl, die Reaktion der sirupösen Flüssigkeit ist demgemäß alkalisch. (R. Heidenhain, 296, Klemensiewicz, 350, Akermann, 17.) Ganz reiner Pylorussaft vom Hunde, welchen Abderhalden (6) von Pawlow erhielt, stellte eine wasserklare, etwas zähe Flüssigkeit dar, welche auf rotes Lackmuspapier ganz schwach reagierte. Pepsin resp. die Vorstufe desselben läßt sich aber in demselben ebenso wie im Fundussekret nachweisen, indem der Saft für sich oder mit destilliertem Wasser verdünnt Fibrin auch in der Wärme gar nicht verändert, wird aber etwas verdünnte HCl (0,1 Proz.) zugesetzt, so erfolgt die Lösung prompt in wenigen Stunden.

Reines Fundussekret von Wiederkäuern ist zuerst von Grosser (268) gewonnen worden. Er hat an einem jungen Ziegenbock einen „kleinen Magen" nach Pawlow angelegt.

Um für die chemische Untersuchung eine größere Menge Saft zu bekommen, blieb das Tier beständig mit Futter versorgt und konnte demnach beliebig viel fressen. Dabei wurde ein ganz klarer, wasserheller Saft abgesondert, der nur durch gröbere Schleimflocken hin und wieder verunreinigt war. Grosser konnte so im ganzen 274 ccm sammeln. Das spezifische Gewicht betrug 1006, der Trockenrückstand 1,142 Proz., davon 0,84 Proz. Asche und 0,302 Proz. organische Substanz. In der Asche wurden die Chloride quantitativ bestimmt. Es ergaben sich 0,4835 Proz. Cl entsprechend. 0,798 Proz. NaCl, so daß die übrigen anorganischen Bestandteile 0,042 Proz. betrugen. Eine qualitative Untersuchung ergab das Vorhandensein von H_3PO_4 und H_2SO_4. Die Gesamtacidität des Saftes betrug — mit Phenolphthaleïn als Indikator titriert — 12,0, d. h. 0,0438 Proz. HCl. Die Bestimmung der freien und der an Eiweißkörper gebundenen HCl nach Sjöqvist ergab 0,0413 Proz. entsprechend der durch Titration gewonnenen Gesamtacidität. Eine Prüfung auf Milch- und flüchtige Fettsäuren fiel sowohl im reinen Saft wie auch im Aetherauszuge negativ aus. Es ist dies be-

merkenswert, weil von anderen Autoren des öfteren die Anwesenheit von Milchsäure im Magensaft der Wiederkäuer behauptet worden ist. Es hat sich dann aber wohl immer um Verunreinigungen durch Nahrungsbestandteile oder um Gärungen gehandelt. Der Gesamtstickstoffgehalt des reinen Saftes betrug 0,0526 Proz. Die Biuret-, Xanthoproteïn- und MILLONsche Reaktion fielen positiv aus; der neutralisierte Saft trübte sich beim Kochen, Zusatz von Essigsäure verursachte die Ausfällung grober Flocken, die sich im Ueberschuß der Säure kaum lösten (Mucin). (GROSSER.)

Im Verlaufe einer Verdauungsperiode ändert sich die Zusammensetzung des Magensaftes sehr erheblich. GROSSER ließ sein Versuchstier längere Zeit (21 Stunden) hungern und verabreichte ihm dann Heu, Brot und Rüben. Nach einstündigem ununterbrochenen Fressen wurde der Magensaft stündlich aufgefangen und jede Portion gesondert untersucht. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle mitgeteilt.

Zeit	Saftmenge	Reaktion (Lackmus)	Gesamtacidität in $^{n}/_{10}$ NaOH	Eiweiß-verdauung, nach METT geprüft
8—9 Uhr gefüttert	8 ccm	sauer	52	15 mm
9—10 Uhr	15 „	„	64	20 „
10—11 „	19 „	„	72	12 „
11—12 „	20 „	„	81	12 „
12—1 „	27 „	„	80	15 „
1—2 „	21 „	„	68	10 „
2—3 „	17 „	„	60	17 „
3—4 „	20 „	„	56	16 „
4—5 „	16 „	„	40	11 „
5—6 „	14 „	„	28	8 „
6—7 „	19 „	„	16	2 „
7—8 „	10 „	schwach sauer	12	2 „
8—9 „	15 „	„ „	8	—
9—10 „	15 „	„ „	12	—
10—11 „	16 „	ganz schwach sauer	4	—
11—12 „	17 „	dgl.	4	—
12—1 „	16 „	dgl.	4	—
1—2 „	16 „	dgl.	4	—

Es ergab sich, daß die mit dem Kauakt verbundene Nahrungsaufnahme nicht nur eine vermehrte Saftabsonderung zur Folge hatte, sondern daß auch die Acidität des von dem kleinen Magen gelieferten Saftes sehr bedeutend zunimmt. Erst von der 6. Stunde an trat wieder eine deutliche Abnahme der HCl-Absonderung ein und hörte von der 11. Stunde ab bei noch relativ großen stündlichen Saftmengen ganz auf. Nach SCHEUNERT kann der bei Nüchternheit sezernierte Magensaft bei Wiederkäuern neutral, ja sogar schwach alkalisch reagieren. Man bemerkt hier einen sehr auffallenden Unterschied gegenüber dem Fleischfresser (Hund), bei welchem die HCl-Konzentration wesentlich von der Schnelligkeit der Sekretion abhängig ist, derart, daß der Magensaft in jedem Falle die gleiche oder nahezu gleiche Acidität besitzt.

Die folgende Gegenüberstellung zeigt noch übersichtlicher die Differenzen des reinen Magensaftes von Ziege und Hund:

Ziege (GROSSER)		Hund (SCHOUMOW-SIMANOWSKY)
Trockensubstanz	1,14 Proz.	0,43—0,60 Proz.
Asche	0,84 „	0,09—0,16 „
Säure	0,04 „	0,46—0,56 „

Ganz neuerdings hat BELGOWSKY auch an einem 9-tägigen Kalb einen „kleinen Magen" nach PAWLOW angelegt, der aus dem Fundusteil des Labmagens gebildet wurde. Es gelang, am 6. Tage nach der Operation etwa 10 ccm klaren, in geringer Anzahl bräunliche Flocken enthaltenden sauren Saft zu sammeln. Er enthielt freie HCl und gab dementsprechend die GÜNZBURGsche Reaktion. Zur Neutralisation von 100 ccm waren 30 ccm $^{n}/_{10}$ NaOH erforderlich, was einem Prozentgehalt von 0,11 entspricht. Später ließen sich nach Milchfütterung im Laufe eines Tages 50—100 ccm Sekret gewinnen. Die Säuremenge nahm im ersten Monat (das Tier lebte 3 Monate) erheblich zu.

Nachdem neuerdings SWIRSKY (618, 619) gezeigt hat, daß auch der Magen von Kaninchen, dessen Bau durchaus dem der Fleischfresser resp. des Labmagens der Wiederkäuer entspricht, völlig leer werden kann, wenn man nur den Tieren einige Tage lang einen gut schließenden Maulkorb anlegt (um die Koprophagie zu hindern), erscheint es wohl auch möglich, daß hier die Anlegung künstlicher Fisteln von Erfolg sein könnte.

Wenn im Magen erwachsener Säugetiere die saure Reaktion wohl ausnahmslos auf freie HCl zu beziehen sein dürfte, so darf doch nicht unbemerkt bleiben, daß nach GMELIN (256a) im Mageninhalt junger Hunde sich niemals HCl, wohl aber Milchsäure nachweisen läßt. Er legte einem 33 Tage alten (1500 g schweren) Hündchen eine Magenfistel an. Am 4. Tage nach der Operation konnte es zu einem Fütterungsversuch nach vorausgehendem Fasten und Ausspülen des Magens verwendet werden. Es erhielt etwas geschabtes, fettfreies, rohes Rindfleisch mit wenig schwach sauer reagierender Milch. Eine Sekretion, wie man sie bei einem erwachsenen Hund nach einer Latenz von 5—7 Minuten immer beobachten kann, tritt hier nicht ein. Der aufgesammelte Mageninhalt reagiert stark sauer. Die Säure ist jedoch lediglich Milchsäure. Diesen Angaben ist von COHNHEIM und SOETBEER (144) widersprochen worden, welche zeigen konnten, daß Hündchen schon im Alter von 18 Tagen HCl-haltigen Magensaft absondern. Die gegenteiligen Befunde GMELINS werden darauf zurückgeführt, daß die HCl durch die Eiweißkörper der Milch gebunden wurde und aus dem Milchzucker durch Gärung Milchsäure entstand.

In den meisten Fällen hat man sich bisher begnügt, die Magenflüssigkeit, nicht den wirklich reinen Magensaft, zu untersuchen. Die erstere wurde teils durch Auspressen, Durchseihen und Filtrieren des unveränderten, teils durch Auspumpen des mit Wasser vermischten Mageninhaltes gewonnen. Quantitative Bestimmungen sind unter diesen Umständen natürlich ausgeschlossen und man muß sich im wesentlichen auf die Feststellung der Reaktion bezw. des Verdauungsvermögens der betreffenden Flüssigkeiten beschränken. Es kommt aber noch eine andere Schwierigkeit hinzu, nämlich die keineswegs gleichförmige Beschaffenheit der Schleimhaut bezw. der Drüsen in verschiedenen Abschnitten des Säugetiermagens und zum Teil auch des Magens niederer Wirbeltiere. Verhältnismäßig leicht gelingt es, sich von der Verschiedenheit des Sekretes der Fundus- und Pylorusdrüsen in Fällen zu überzeugen, wo, wie beim Hunde und überhaupt den Raubtieren oder auch im Labmagen der Wiederkäuer, die wichtigste

Drüsenart (Fundusdrüsen) den weitaus größten Teil des Magens überdeckt, so daß der saure „Magensaft“ hier leicht als einheitliches Sekret gewonnen werden kann, sowie andererseits auch der alkalische, welchen die Pylorusdrüsen liefern. Aber selbst in solchen Fällen erscheint es fraglich, ob die Fundusdrüsen in allen Bezirken der sie enthaltenden Schleimhautfläche ein völlig gleich zusammengesetztes Sekret liefern. GRÜTZNER (277) bemerkt, „daß die Magen-(Fundus-)Schleimhaut des Hundes, der Katze, des Kaninchens usw. sehr verschieden gefärbt ist. Am rötlichsten ist stets die Regio praepylorica, weniger rötlich die große Kurvatur und am wenigsten die eigentliche Fundusschleimhaut. Man hat diese verschiedene Färbung vielfach mit dem größeren oder geringeren Gefäßreichtum in Verbindung bringen wollen, was aber ganz falsch ist. Die Regio praepylorica ist nämlich deshalb rot (oder manchmal, wie beim Schwein, geradezu bräunlich), weil sie sehr viele Belegzellen und verhältnismäßig wenig Hauptzellen enthält.“ Die Schleimhaut des Fundus dagegen ist weißlich, weil sie wenig Belegzellen und verhältnismäßig viel mehr Hauptzellen enthält. Auf diese Differenzen hat schon früher LANGLEY (390) aufmerksam gemacht. Er unterscheidet innerhalb der Fundusdrüsenregion, die beim Kaninchen etwa $^2/_3$ der ganzen Innenfläche bedeckt, drei durch die Beschaffenheit der Drüsenzellen charakterisierte Zonen: den eigentlichen Fundus, die große und die kleine Kurvatur. In dem ersteren enthalten die Drüsen relativ wenig Belegzellen und grob gekörnte Hauptzellen, während die Drüsen der großen Kurvatur Hauptzellen mit nur spärlichen Körnchen, dagegen aber mehr Belegzellen enthalten. Die kleine Kurvatur endlich führt nur Drüsen vom Charakter der Pylorusdrüsen mit sehr vereinzelten Belegzellen. Eine einzelne Belegzelle zeigt nach GRÜTZNER frisch einen ganz schwach gelblichen Schimmer. Die Hauptzellen, welche wegen ihres körnigen Inhaltes im durchfallenden Licht dunkel erscheinen, verleihen aber der ganzen Schleimhaut eine weißliche Farbe. Viele Belegzellen erzeugen eine deutliche Farbe ähnlich vielen roten Blutkörperchen. Unter der Voraussetzung, daß, wofür gute Gründe sprechen, die Belegzellen der Fundusdrüsen ausschließlich die Säure, die Hauptzellen dagegen das Pepsin produzieren, wäre anzunehmen, daß der Saft der Regio praepylorica im Durchschnitt viel saurer, aber ärmer an Pepsin wäre, als der von den Drüsen der großen Kurvatur herstammende oder gar der aus dem Fundus. (GRÜTZNER.) Durch neuere Untersuchungen von FRÖHLICH (241 c) wissen wir, daß auch beim Hunde die Fundusdrüsenschleimhaut in zwei Regionen zerfällt, von denen die eine cardiaseitige kurze, zu Gruppen vereinigte Drüsen enthält, die ärmer an Belegzellen sind als die echten Fundusdrüsen. Dementsprechend hatte ELLENBERGER schon früher gefunden, daß der Mageninhalt von Hunden in der Nähe der Cardia einen geringeren Säuregrad zeigt (218). *Jedenfalls ist es nicht zulässig, den von einem bestimmten Stück Magenschleimhaut zu bestimmten Zeiten gelieferten Saft dem an anderen Stellen der Schleimhaut abgesonderten ohne weiteres gleichzustellen.*

Ganz besonders schwierige Verhältnisse liegen in allen den Fällen vor, wo, wie beim Schwein und bei Einhufern (Pferd, Esel), ein *einhöhliger* Magen in mehr als zwei anatomisch und funktionell ungleichwertige Abschnitte geteilt erscheint.

Wie schon früher erörtert wurde, lassen sich an der Magenschleimhaut des Schweines vier Zonen unterscheiden, von denen die eine (die drüsenlose Pars oesophagea) aber so klein ist, daß man vom physiologischen Standpunkt aus nur drei Regionen, eine linksseitige (cardiaseitige) Cardiadrüsen-, eine mittlere Fundusdrüsen- und eine rechtsseitige (pylorusseitige) Pylorusdrüsenzone zu unterscheiden braucht. Die Cardiadrüsenregion bildet noch eine kleine Aussackung, das Diverticulum ventriculi. Ellenberger und Hofmeister haben bei ihren ersten Untersuchungen (1885) den Magen resp. den Mageninhalt des Schweines sogar nur in zwei Portionen zerlegt und sprechen demnach von einer Cardia- und einer Pylorusregion nach dem Schema des Fleischfresser- (resp. Kaninchenmagens). Bei späteren Untersuchungen wurde aber vielfach der Magen auch in die genannten drei Abteilungen geschieden und deren Inhalt gesondert untersucht. Es ergab sich, daß die ausgepreßte filtrierte Magenflüssigkeit der in verschiedenen Zeiten nach der Futteraufnahme getöteten Schweine anfangs (während des Fressens) durchaus alkalisch reagierte, dann aber bald sauer wurde (namentlich links), und zwar handelte es sich hier um Milchsäure; später war, und zwar zunächst rechts und nahe der Fundusgegend, im Inhalt HCl zu konstatieren, die dann bald (etwa in der 3. Verdauungsstunde) auch links nachweisbar wurde. Nun stieg der HCl-Gehalt in gleichem Maße wie der Milchsäuregehalt abnahm. Die Menge der Milchsäure war bei Ernährung mit Stärke und zuckerhaltigen Nahrungsmitteln am größten, während bei reiner Fleischfütterung fast nur HCl gefunden wurde. Dies weist schon darauf hin, daß die Milchsäure nicht als ein dem Sekret selbst zukommender Bestandteil aufzufassen ist, sondern offenbar durch Gärung erzeugt wird. Niemals erreichte der Säuregrad der ausgepreßten Magenflüssigkeit beträchtlichere Werte (0,1—0,28 Proz.); auch ist klar, daß die gefundenen Zahlen in diesem Falle durchaus keine Vorstellung von dem wirklichen Gehalt des Magensaftes an freier Säure geben können, denn einerseits handelt es sich in der Regel um ein Gemisch zweier verschiedener Säuren, dann kommt aber vor allem die enorme Verdünnung des „Magensaftes“ durch verschluckten Speichel in Betracht. Nach Bengen und Haane (50, 51) ist bei Haferfütterung das Gewicht des Mageninhaltes in der ersten Zeit nach der Mahlzeit etwas mehr als doppelt so groß als das Futtergewicht. „Das Schwein sezerniert also beim Kauen zweifellos mehr Speichel als die Menge des genossenen trockenen Hafers beträgt (beim Hund sogar die doppelte Gewichtsmenge).“ Später (ca um die 4. Verdauungsstunde) sinkt aber das Gewicht des Mageninhaltes etwa auf die Hälfte und bleibt auf dieser Höhe fast bis zur 10. Stunde stehen, um dann rasch zu sinken.

Nach H. Stambke (611) reagiert der Mageninhalt des ruhenden Schweines noch 1 Stunde nach Beendigung der Mahlzeit ($1^3/_4$ Stunde nach Beginn derselben) in der linken (Cardia-)Hälfte alkalisch. Dagegen reagierte von der 2. Verdauungsstunde ab der Mageninhalt durchwegs sauer. Nach Ellenberger und Hofmeister ist der Säuregrad sehr von der Beschaffenheit der Nahrung abhängig; bei Fütterung mit fein gehacktem Fleisch ist er bedeutend niedriger, als bei Fütterung mit Kartoffeln oder gar mit Hafer.

Es ließ sich daran denken, auch durch Untersuchung der Schleimhaut selbst über die Säurebildung Aufschluß zu erhalten,

und es liegen derartige Untersuchungen für das Schwein von den genannten Autoren vor, aus denen sich ergab, daß die Fundusdrüsenregion die säurereichste Zone ist. Bengen und Haane (l. c.) haben dies später bestätigen können. Von jeder Schleimhautzone wurden frisch gereinigte und 24 Stunden gewässerte Teile fein zerkleinert, mit der dreifachen Menge 0,75-proz. NaCl-Lösung übergossen und 24 Stunden bei Zimmertemperatur sich selbst überlassen. Nach dem Abfiltrieren wurde der Säuregehalt dieser Extrakte durch Titration mit $^1/_{10}$ n-Natronlauge festgestellt. Die auf HCl berechneten gefundenen Säuremengen ergaben folgende Zahlen:

Cardia	0,0047	Proz.
Fundus	0,0131	„
Pylorus	0,0073	„

Daß in den verschiedenen Schleimhautregionen verschieden große Mengen Säure vorhanden sind und daß vor allem im Fundus wirklich HCl sich vorfindet, haben die genannten Autoren auch noch in folgender Weise festzustellen versucht. Sie brachten annähernd gleiche Mengen der gewässerten und gehackten Schleimhautpartien in Reagenzröhrchen und setzten eine stark verdünnte Lösung von Tropäolin 00 hinzu. „Es zeigte sich, daß Stückchen der Fundusschleimhaut sich nach 1—2 Tagen rosa gefärbt hatten, während die Cardia- und und Pylorusportionen, ohne gerötet zu werden, etwas von dem gelben Farbstoff angenommen hatten."

Ohne diesen letzterwähnten Befunden besondere Bedeutung beizumessen, darf doch wohl mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden, daß auch beim Schwein nur die durch den Besitz von „Fundusdrüsen" ausgezeichnete Magenabteilung einen (durch HCl) sauren „Magensaft" als spezifisches Drüsensekret absondert, während die ganze linke (Cardia-) Hälfte funktionell eine völlig andere Bedeutung besitzt.

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir trotz des sehr verschiedenen Baues der Magenschleimhaut bei den Einhufern (Pferd). Das Pferd besitzt einen im Verhältnis zur Körpergröße kleinen Magen. Während die Carnivoren (und das Kaninchen, Hase) einen reinen Drüsenmagen besitzen, beim Schwein hingegen schon ein kleiner Teil des Magens in der Nähe der Einmündung der Speiseröhre mit einer drüsenfreien, kutanen Schleimhaut ausgekleidet ist, finden wir bei den Einhufern diese drüsenfreie Zone so groß, daß etwa ein Drittel des gesamten Magens von der ösophagusseitig gelegenen, drüsenfreien, kutanen Schleimhaut eingenommen wird, die von der Drüsenschleimhaut des übrigen Magens deutlich abgegrenzt und äußerlich durch eine leichte Einschnürung kenntlich ist. An der letzteren selbst kann man zwei durch ihre Farbe sich voneinander abgrenzende Zonen unterscheiden; eine graurote, die mittlere Gegend des Magens einnehmende Fundusdrüsenregion und die gelbliche Pylorusdrüsenregion. Die Sonderstellung der ösophagealen Portion wird dadurch noch mehr hervorgehoben. Mit Recht kann man diese Abteilung als Vormagen bezeichnen. Funktionell nimmt dieselbe insofern eine besondere Stellung ein, als in ihr vornehmlich der Ort der Kohlehydratverdauung zu erblicken ist. Hier läuft vor allem der Abbau der Stärke durch Speicheldiastase (Ptyalin) und Nahrungsfermente ab. Die Reaktion der Ingesta ist anfangs im

ganzen Magen, abgesehen von der der Fundusdrüsenschleimhaut direkt anliegenden Schicht, alkalisch. Bald tritt aber, und zwar zunächst rechts und später auch links (Cardiaabteilung), saure Reaktion auf. Hier bewirken Milchsäurebakterien bald eine lebhafte Gärung.

Die Gesamtacidität des gemischten Mageninhaltes bei Pferden, die im Anfang der Verdauung, wie schon erwähnt, gering ist, steigt nach Grimmer (264, 265) langsam an, um frühestens in der 4. Verdauungsstunde konstant zu werden. Die zu dieser Zeit auf HCl berechnete Acidität ist etwa 0,3 Proz. Der wirkliche HCl-Gehalt liegt aber viel niedriger, da die Acidität in den ersten Verdauungsstunden vorwiegend durch Milchsäure bedingt wird. Im übrigen wurde sehr oft eine Schichtung alkalischer oder neutraler, frisch abgeschluckter Nahrungsmassen auf ältere, die stark sauer reagierten, beobachtet. Tangl (619a) konnte im Mageninhalt des Pferdes in den nächsten Stunden nach der Nahrungsaufnahme keine freie HCl nachweisen. War der Mageninhalt sauer, so rührte die saure Reaktion von Milchsäure her. Bei trabenden Pferden fand er den Mageninhalt stets alkalisch. Demgegenüber fand Scheunert (564) den gemischten Mageninhalt immer sauer. Infolge der gewaltigen Speichelmengen und der im Pferdemagen sehr lebhaft ablaufenden Milchsäuregärung liegen die Verhältnisse für den Nachweis von Reaktionsunterschieden sehr ungünstig und werden in den späteren Stunden durch das Auftreten der HCl immer verwickelter. (Scheunert.) Stets wird durch die Tätigkeit der Milchsäurebakterien ca. 1 Stunde nach Beginn der Verdauung die Reaktion des Vormageninhaltes sauer. .... Der sofort zu Beginn der Nahrungsaufnahme abgesonderte (durch HCl) saure Magensaft (der Fundusdrüsenzone) wird aber zunächst durch den mit der Nahrung ankommenden stark alkalischen Speichel und durch die Eiweißkörper der Nahrung neutralisiert. Sehr bald nach Beendigung der Mahlzeit tritt in den der Fundusdrüsenschleimhaut anliegenden oberflächlichen Schichten des Mageninhaltes salzsaure Reaktion auf, die allmählich gegen die zentralen Schichten vorschreitet und schließlich im ganzen Mageninhalt herrscht. Die HCl-Konzentration nimmt im Mageninhalt allmählich immer mehr zu, beeinträchtigt schließlich die diastatischen Vorgänge und Milchsäuregärung und hebt beide erst stellenweise endlich im ganzen Magen auf." (Schattke, 554, Scheunert und Grimmer, 565.)

Für den zweiteiligen Magen der fleischfressenden Säuger und der hasenartigen Nager, sowie für den Labmagen der Wiederkäuer darf es als sichergestellt gelten, daß dieselben Drüsen, welche HCl produzieren, auch das in seiner Wirksamkeit an das Vorhandensein von Säure gebundene Ferment, das Pepsin, erzeugen, und man wird schon aus diesem Grunde den gleichgebauten Drüsen der Fundusregion des viergeteilten Schweinemagens dieselbe Bedeutung zuschreiben dürfen.

Lange bevor man die verschiedene Struktur der Schleimhaut des Schweinemagens histologisch erkannte, war der Pepsingehalt derselben bekannt, und es knüpft sich an denselben sogar der erste Versuch, dieses Ferment rein darzustellen (Wasmann), und auch in der Folge wurde die Schleimhaut des Schweinemagens (in toto) wegen ihres außerordentlichen Fermentreichtums mit Vorliebe benutzt, um künstliche Verdauungsflüssigkeiten (künstlichen Magensaft) zu bereiten (ist doch nach Petit (504) der Schweinemagen überhaupt am

reichsten an Pepsin), doch hatte man nicht weiter auf die räumliche Verteilung des Fermentes geachtet. Dies geschah erst durch ELLENBERGER und seine Mitarbeiter in den 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts sowie neuerdings durch BENGEN und GUNNAR HAANE unter ELLENBERGERS Leitung.

Um die Fermentverteilung sowie die Pepsinbildung in der Magenschleimhaut zu verfolgen, sind Methoden erforderlich, welche es gestatten, den Gehalt derselben an jenem Enzym an verschiedenen Stellen und unter verschiedenen physiologischen Bedingungen zu ermitteln. Von einer wirklich quantitativen Bestimmung des absoluten Gehaltes kann schon deshalb nicht die Rede sein, weil eine Reindarstellung des Pepsins aus Lösungen bisher nicht möglich ist. Aber auch die Unmöglichkeit, die gesamte Menge desselben aus der Schleimhaut zu extrahieren, würde ein Hindernis für eine absolute Bestimmung abgeben. Es bleibt nichts übrig, als Schätzung der relativen Mengen, die in der Schleimhaut vorrätig sind, wobei noch außerdem mit dem Umstande zu rechnen ist, daß das Pepsin nicht als solches, sondern in Form einer Vorstufe (Pepsinogen) in den Drüsen enthalten ist.

Bereits SCHIFF (573) beobachtete, daß, wenn man einen Magen mit angesäuertem Wasser behandelt, das Verdauungsvermögen der Flüssigkeit während einiger Wochen zunahm, was er dadurch erklärte, daß eine Substanz „Propepsin" langsam in Pepsin übergeführt wird. Später fanden GRÜTZNER und EPSTEIN, daß ein HCl-Extrakt der Magenschleimhaut Eiweiß viel wirksamer verdaute als ein Glyzerinextrakt — wobei die beiden Auszüge vor der Prüfung auf gleichen Säuregrad gebracht wurden. Allem Anschein nach wird daher das „Pepsinogen" selbst von sehr verdünnter HCl rasch in Pepsin übergeführt. Den schlagendsten Beweis für das Vorhandensein einer solchen Vorstufe des Fermentes hat dann LANGLEY (392) geliefert, indem er zeigte, daß Pepsin und Pepsinogen sich sehr verschieden verhalten, wenn sie bei einer Temperatur von 40° C mit einer Lösung von Na_2CO_3 (0,5 bis 1,0 Proz.) behandelt wurden, wobei das erstere sehr rasch, letzteres aber verhältnismäßig langsam zerstört wird. Wird ein wirksamer HCl-Extrakt der Magenschleimhaut neutralisiert und dann bei Körpertemperatur auf 0,5-proz. Soda gebracht, so wird das Pepsin schon noch 15 Sekunden zerstört; wieder angesäuert, hat derselbe sein proteolytisches Vermögen ganz eingebüßt. Wenn andererseits ein wässeriger Auszug der Schleimhaut von unmittelbar vorher geschlachteten Tieren, welche gehungert hatten, selbst längere Zeit mit Sodalösung derselben Konzentration behandelt wird, so findet man ihn nach Ansäuerung im Vollbesitz seiner proteolytischen Wirksamkeit. Hieraus folgt aber, daß in den Magendrüsen während des Hungerns eine andere Substanz als Pepsin enthalten sein muß (Propepsin, Pepsinogen, Zymogen des Pepsins), welche gegen Soda ungleich beständiger ist und durch gewisse Einflüsse in Pepsin übergeführt wird.

Pepsinogen ist nach LANGLEY in Wasser und in wasserhaltigem Glyzerin löslich, noch löslicher in Salzlösungen. Er zieht aus seinen Untersuchungen den Schluß, „daß die Magendrüsen während des Lebens kein Ferment enthalten, wohl aber ein Zymogen oder einen Stoff, aus dem Pepsin entstehen kann". Der Unterschied zwischen Pepsin und Pepsinogen gegen Reagentien ist nur ein quantitativer, kein qualitativer. Pepsinogen wird, wie Pepsin, von Alkalien und alkalischen Salzen vernichtet, die Zerstörung verläuft aber viel langsamer. Pepsinogen wird von verdünnten organischen Säuren sehr rasch in Pepsin umgewandelt (aktiviert). Bei 20° C kann das ganze oder fast das ganze in dem wässerigen Extrakt der Magenschleimhaut einer Katze enthaltene Pepsinogen von einer 0,1-proz. HCl-Lösung in 60 Sekunden in Pepsin übergeführt werden. Bei

Abwesenheit von Säuren ist das Pepsinogen ziemlich beständig; in neutralen oder alkalischen Lösungen erfolgt die Umwandlung nur sehr langsam und in einem Glyzerinextrakt kann es sich viele Jahre lang unverändert erhalten.

GLAESSNER (254, 255) extrahierte „Propepsin" aus der Fundusschleimhaut des Schweinemagens mittels sehr verdünnter Sodalösung unter Zusatz von Toluol. Es gelang ihm, die Extrakte ganz eiweißfrei zu machen, so daß die so gewonnenen Zymogenlösungen nicht mehr die gewöhnlichen Eiweißreaktionen gaben. Die nahen Beziehungen zum wirksamen Ferment prägen sich nicht nur in der kolloïdalen Natur, der Nichtkoagulierbarkeit, der Adsorptionsfähigkeit, der Zerstörbarkeit durch höhere Temperaturgrade und wenig eingreifende chemische Agentien aus, sondern auch in dem Umstande, daß die Ueberführung in wirksames Enzym bei Anwendung der geeigneten Mittel (verdünnter Mineralsäuren) mit einer Raschheit erfolgt, „welche nur bei einem sehr einfachen und glatt verlaufenden chemischen Prozeß verständlich ist". Im Anschluß an den Versuch, das Propepsin rein darzustellen, sei noch in Kürze der Bemühungen gedacht, das Pepsin selbst zu isolieren. Sie haben leider ebensowenig, wie die entsprechenden Versuche mit der Diastase, bisher zu einem völlig befriedigenden Resultate geführt, dürfen aber doch wohl auf ein allgemeineres Interesse rechnen, da sie dem erhofften Ziel sich wenigstens einigermaßen genähert haben. Nachdem schon WASMANN (640) versucht hatte, die wirksame Substanz aus der Schleimhaut des Schweinemagens zu isolieren, digerierte BRÜCKE Schleimhaut vom Schweinemagen mit verdünnter H_3PO_4 bei 38° C und neutralisierte dann mit Kalkwasser. Das entstehende Calciumphosphat reißt das Pepsin mit nieder und hält es so fest, daß es durch das nachfolgende Auswaschen der Verdauungsprodukte mit H_2O von dem Kalksalz nicht entfernt wird. Hierauf löst man den Niederschlag in verdünnter HCl und dialysiert, wobei die HCl im Dialysator wiederholt ersetzt werden muß. Nachdem alles Calciumphosphat und auch schließlich die HCl diffundiert ist, wird das Pepsin durch viel Alkohol gefällt und derselbe möglichst schnell durch Filtration von dem Niederschlag entfernt. Auch durch konzentrierte alkoholische Lösungen von Cholesterin läßt sich das Enzym fällen, weil dieses ja bei der Vermischung seiner weingeistigen Lösung mit Wasser ausfällt und dadurch ebenfalls sehr geeignet ist, das Pepsin mitzureißen. Löst man dann wieder in Alkohol, so bleibt das letztere ungelöst zurück. Die absolute Unfähigkeit des Pepsins zu diffundieren, gestattet es, auch aus Magensaft direkt eine fermentreiche Flüssigkeit zu gewinnen.

Die reinsten Präparate, welche bisher erhalten wurden, geben keine Eiweißreaktionen. Eine von SUNDBERG (616) nach der BRÜCKEschen Methode hergestellte Pepsinlösung wurde weder durch Gerbsäure noch durch Sublimat, noch auch durch Bleisalze getrübt, dagegen durch Alkohol gefällt und zerstört.

Nach der gleichen Methode wie SUNDBERG stellte auch SJÖQVIST (599, 600) eine anscheinend eiweiß- und salzfreie Pepsinlösung unter Benützung eines käuflichen „Pepsinpräparates" dar, das weder die HELLERsche Probe noch MILLONS Reaktion oder die Biuretreaktion gab. Die Menge der organischen nicht flüchtigen Substanz betrug in 100 ccm 0,067 g, die Asche 0,008 g. Trotz dieser geringen Substanzmenge verdaute die Lösung koaguliertes Albumin vortrefflich.

Nachdem bereits Frau SCHOUMOW-SIMANOWSKY durch einfaches Abkühlen von Magensaft auf 0° ein festes Produkt, welches sie als „körniges Pepsin" bezeichnete, erhalten hatte, glaubte auch FRIEDENTHAL (237) bei Untersuchung des reinen Magensaftes eines nach PAWLOW operierten Hundes sich überzeugt zu haben, daß das Pepsin in Form einer sehr komplizierten nukleoproteïdartigen Verbindung abgesondert wird, die durch bloßes Verdünnen des Magensaftes in der Kälte ausfällt und sämtliche für Nukleoproteïde charakteristische Spaltungsprodukte, wie Pentose, Xanthinbasen, H_3PO_4 und Eiweißkörper, aufwies. Doch konnte er die Nukleoproteïdgruppe abspalten, ohne das Ferment unwirksam zu machen. Auch

PEKELHARING (502, 503) war ursprünglich der Meinung, daß ein von ihm durch Dialysieren aus frischem Magensaft dargestellter nukleoproteïdartiger (P-haltiger), peptisch sehr wirksamer Körper das Ferment darstelle. Später erhielt derselbe Forscher jedoch ein P-freies Präparat sowohl aus dem Magen des Schweines wie dem des Hundes und glaubt, daß er nun wirklich das reine Enzym in Händen habe. Am einfachsten gestaltet sich die Darstellung bei reinem Hundemagensaft. Derselbe wurde bei etwa 0° C dialysiert, wobei ein Niederschlag entstand, der abzentrifugiert, mit einer kleinen Menge der Flüssigkeit auf ein Filter gebracht und mit destilliertem Wasser gewaschen, abgepreßt und getrocknet wurde. Diese Fällung bestand aus kleinen, durchsichtigen Kügelchen, welche den Globulithen aus Eiereiweiß sehr ähnlich sehen. Bei der Analyse ergab sich ein konstanter Cl-Gehalt von 0,49 Proz.; außerdem fand sich im Mittel

C = 52 Proz.
H = 7 „
N = 14,3 „
S = 1,65 „

Aehnliche Werte hatte auch Frau SCHOUMOW-SIMANOWSKY für das mittels Abkühlung aus dem Magensaft des Hundes gefällte und mit Alkohol gewaschene „Pepsin“ gefunden.

Die peptische Wirkung des Präparates war eine äußerst energische (noch 0,001 mg der Substanz vermochten in 6 ccm 0,2-proz. HCl eine zwar schwache, aber doch deutliche Wirkung auf Fibrin auszuüben). Auf Grund seiner Befunde steht PEKELHARING nicht an, das von ihm dargestellte „Pepsin“ als eine sehr komplizierte Eiweißsubstanz anzusehen, und sieht in Uebereinstimmung mit NENCKI und SIEBER (469) in dem Umstand, daß es möglich ist, Pepsinlösungen zu bereiten, welche Eiweiß kräftig verdauen und dennoch die Reaktionen von Eiweiß nicht zeigen, keinen Grund, die Eiweißnatur des Pepsins zu verneinen. Man wird sich kaum einer Täuschung hingeben, wenn man das letzte Wort in dieser Sache für noch längst nicht gesprochen hält. Auch PEKELHARINGS Pepsin dürfte kaum als chemisch „rein“ gelten können, wie es OPPENHEIMER (487) anzunehmen scheint (l. c. p. 257). Uebrigens hat SCHRUMPF (582) neuerdings wieder „ein nach den üblichen Begriffen“ eiweißfreies Pepsin dargestellt, welches sich als sehr wirksam erwies. Die Schleimhaut von frischen Schweinemägen wurde mit Kieselgur zerrieben und dann nach BUCHNERS Verfahren ausgepreßt, durch CHAMBERLAND-Filter filtriert und dialysiert. Das Dialysat wurde mit einer Lösung von Cholesterin in Alkoholäther gefällt und der Niederschlag mehrmals in Wasser suspendiert und wieder mit etwas Aether gelöst. So erhält man schließlich ein ganz klares Filtrat, welches keine Eiweißreaktionen gibt und deren Gehalt an organischer Substanz nur 0,0033 g = 0,033 Proz. beträgt. (Vgl. auch die Angaben von GIACOSA im Cbl. f. Biochem. u. Biophysik, Bd. 10, 1910, p. 997.)

Kommt es nun darauf an, den Gehalt an Pepsin in einer Lösung oder in der Magenschleimhaut selbst abzuschätzen, so kann dies natürlich nur so geschehen, daß man die eiweißverdauende Kraft von Lösungen vergleicht, deren Säuregehalt und deren Gehalt an Salzen und schon gebildeten Verdauungsprodukten möglichst gering ist. Denn nicht nur gegen Alkalien und alkalische Salze erweist sich das Pepsin höchst empfindlich, sondern auch durch die Gegenwart von neutralen Salzen der Alkalien und alkalischen Erden (NaCl, KCl, $MgSO_4$, Na_2SO_4 etc.) wird die Pepsinverdauung wesentlich beeinträchtigt, und zwar oft schon in ganz kleinen Dosen. Möglichst von Salz befreites Eiweiß löst sich in künstlichem Magensaft sehr leicht, oft schon nach Sekunden, nach Zusatz von 0,5—0,6 Proz. NaCl wächst die Auflösungszeit um das 3—50-fache. Ganz besonders schädlich erweisen sich,

wie Grützner (271) fand, Sulfate, von denen die allergeringsten Mengen die Verdauung fast vollständig verhindern. Schon Lösungen von $^1/_{2000}$, ja sogar $^1/_{10000}$ normal Salzgehalt (d. h. für trockenes Na_2SO_4 0,007 bezw. 0,0014 Proz.) stören die Verdauung in auffälliger Weise. Aehnliches beobachtete auch F. Klug (354) für $(NH_4)_2SO_4$ Es muß daher wohl eine spezifisch schädigende Wirkung der Sulfate auf die Pepsinwirkungen angenommen werden. Nicht ohne Interesse ist die Tatsache, daß sich nach Maly im Magensafte keine Sulfate finden und daß, wie Stadelmann (610) feststellen konnte, Sulfate in ähnlicher Weise schädigend auch auf die Trypsinverdauung einwirken, indem sie in einer Lösung von 0,005—0,01 Proz. noch deutlich hemmten. In bezug auf die Pepsinwirkung findet Stadelmann (l. p. p. 219) beim phosphorsauren Natron, Na_2SO_4 und $MgSO_4$ eine deutliche Verzögerung noch in einer Konzentration von 0,004 Proz., während von NaCl eine solche mit Sicherheit nur noch in 0,01-proz. Lösung beobachtet werden kann.

Wenn Lösungen von steigendem Pepsingehalt in gleichem Volumen auf gleiche Mengen von Eiweißkörpern (Fibrin) einwirken, so steigt im allgemeinen mit dem Gehalt an Ferment die Lösungsgeschwindigkeit anfangs schneller, später langsamer, bis sie schließlich von einer gewissen Grenze bei fernerer Steigerung nicht mehr in die Höhe geht. Der erste, der den Einfluß der Menge des Pepsins auf die Magenverdauung einer Untersuchung unterzog, war Brücke; er stellte seine Untersuchungen mit Magensaft an, dessen Pepsingehalt ihm unbekannt war; er diluierte gleiche Mengen desselben in verschiedenen Mengenverhältnissen mit 0,1 Proz. HCl enthaltendem Wasser, wodurch er Magensaft von verschiedenem Pepsingehalt erhielt. Es wurden dann Fibrinflocken hinzugesetzt und beobachtet, in welcher Zeit sich diese in den einzelnen Flüssigkeiten lösten.

Auch nach Maly (Hermanns Handb., Bd. 5, 2, p. 83) schreitet die Verdauung um so rascher vor, je mehr Pepsin in der Verdauungsflüssigkeit enthalten ist. Später haben auch Ellenberger und Hofmeister (209, IX, p. 185) den Einfluß des Pepsingehaltes auf die Verdauung untersucht. Sie gaben verschiedene Mengen eines Extraktes der Magenschleimhaut zu je 20 g 0,2—0,4 Proz. HCl und fanden, daß die Verdauung nur bis zu einer gewissen Grenze mit der Zunahme des Pepsingehaltes stieg, sowie daß eine überflüssige Menge des Fermentes der Verdauung nicht zum Vorteil gereicht, sie vielmehr wesentlich beeinträchtigt. Hiermit stimmen auch die Resultate der Untersuchungen von F. Klug (354) überein.

Sehr genaue Untersuchungen über die Pepsinverdauung in Fällen, wo die Fermentmenge wechselt, die HCl- und Eiweißmenge aber konstant blieb, verdanken wir auch Sjöqvist (600). Er bediente sich einer nach Sundbergs Methode hergestellten, anscheinend eiweißfreien Pepsinlösung und gelangte zur Aufstellung einer Regel, welche schon Brücke annähernd gültig gefunden hatte, indem er zeigte, daß eine Fibrinflocke zu ihrer Lösung in einer Pepsin-HCl-Mischung innerhalb gewisser Grenzen annähernd doppelt so viel Zeit braucht, als wenn die Pepsinmenge doppelt so groß war. Nach einer völlig verschiedenen Methode, wobei aus der Verdauungsflüssigkeit nach 16-stündiger Digestion die Eiweißkörper mittels Fe_2Cl_6 ausgefällt wurden, worauf polaristrobometrisch die zurückbleibende linksdrehende Sub-

stanz (als „Pepton") bestimmt wurde, war E. SCHÜTZ (587) zu dem seither fast durchwegs bestätigten Satze gelangt, daß die bei der Pepsinverdauung gebildete Peptonmenge (wenn der HCl-Gehalt 2—3 Prom. und die zu digerierende Eiweißmenge 1 g in 100 ccm Wasser gelöstes Albumin war), d. h. also die Verdauungsgeschwindigkeit (die verdauende Kraft) der Quadratwurzel der Pepsinmengen proportional ist.

In der Folge haben HUPPERT und SCHÜTZ (588) dieses Gesetz, welches auch für Trypsin und Pankreasdiastase geltend gefunden wurde, noch näher dahin formuliert, daß die Reaktionsgeschwindigkeit direkt proportional ist der angewendeten Eiweißmenge und ferner proportional der Quadratwurzel aus der Zeit, der Pepsinmenge und der Säurekonzentration, falls diese 0,2 Proz. nicht übersteigt. Die Formel lautet demgemäß

$$S = KA\sqrt{tps}$$

(S ist die Menge der gebildeten sekundären Albumosen, K die Geschwindigkeitskonstante, die von der Temperatur, der Art des Pepsins etc. abhängig ist, t die Zeit, p die Fermentmenge, s die Säurekonzentration.)

Nachdem erst einmal festgestellt war, daß die Quantität des vorhandenen Fermentes für den zeitlichen Ablauf der Eiweißverdauung von maßgebendem Einfluß ist, hat man eine ganze Menge von Methoden entwickelt, welche in mehr oder weniger einfacher Weise gestatten, die relativen Pepsinmengen quantitativ abzuschätzen. Ich brauche auf dieselben hier um so weniger einzugehen, als sie in einer vortrefflichen kritischen Besprechung von KORN (363a) zusammenfassend behandelt sind (vgl. auch GRÜTZNER, 277).

An der Hand solcher Methoden haben nun zunächst GRÜTZNER und EBSTEIN (278) die Verteilung des Pepsins in der Magenschleimhaut des Hundes untersucht und die konstante Anwesenheit von Pepsin in der Pylorusschleimhaut nachgewiesen. Es fand diese Meinung dann weitere Stützen in dem Befunde LANGENDORFFS, daß die Portio pylorica von Rinderembryonen zu einer Zeit pepsinhaltig ist, wo der Magen nur alkalische pepsinfreie Flüssigkeit enthält, ganz besonders aber in der von KLEMENSIEWICZ und HEIDENHAIN sichergestellten Tatsache, daß ein aus dem Pylorus künstlich gebildeter „Pylorusmagen" monatelang pepsinhaltiges Sekret liefert.

Es war schon oben die Rede von gewissen Differenzen im Bau der Drüsen des Fundusteiles im Magen des Kaninchens an der großen und kleinen Kurvatur, sowie im eigentlichen Fundus, und es wurde die Möglichkeit angedeutet, daß auch das Sekret jener drei Bezirke entsprechende Verschiedenheiten in bezug auf den Säuregrad und Fermentgehalt aufweist. LANGLEY und SEWALL (391) konnten nun in der Tat feststellen, daß die größte Menge von Pepsin in der Schleimhaut des Fundus enthalten ist, viel ärmer erwies sich die große und kleine Kurvatur, die beide ziemlich gleichviel Enzym lieferten. Da nun die große Kurvatur mit den vielen Belegzellen nur wenig mehr Pepsin als die Pylorusregion enthält, der die Belegzellen fehlen, so liegt der Schluß sehr nahe, daß diese nicht als Pepsinbildner zu betrachten sind. Dagegen war mehr Pepsin im Fundus mit den grob gekörnten Hauptzellen als in der kleinen Kurvatur mit

den spärlichen Körnchen, so daß der Fermentgehalt wohl mit der Körnchenmenge in Beziehung stehen dürfte (vgl. später).

In der Folge gelang es dann auch, die quantitativen Verhältnisse der Pepsinbildung und Absonderung in den verschiedenen physiologischen Zuständen des Magens beim Hunde sowie beim Kaninchen festzustellen. Die eingehendsten Untersuchungen hierüber verdanken wir Grützner und Heidenhain.

„Die sorgfältig abgespülte Magenschleimhaut wurde nach Entfernung der Muscularis auf Filtrierpapier gespannt und nach Abschaben des Schleimes bei 37° C getrocknet. Beim darauffolgenden Abbröckeln bleibt die Muscularis mucosae größtenteils auf dem Papier kleben, während die drüsige Substanz sich möglichst rein in großen und kleinen Fetzen ablöst. Diese werden im Exsiccator trocken aufbewahrt. Zur Extraktion des Pepsins resp. Pepsinogens wurde Glyzerin (8 ccm auf 0,1 g Substanz) oder HCl von 0,1 Proz. verwendet; die Extraktionszeit für ersteres betrug 8 Tage, für letzteres 20 Stunden (in Brutwärme). Von den Extrakten wurde immer 0,1 ccm auf 15 ccm HCl von 0,1 Proz. und gefärbtes gequollenes Fibrin verwendet.

Hat ein Tier (Hund) längere Zeit gehungert und ist sein Magen seit mehreren Stunden vollkommen frei von Speise, so ist der Pepsingehalt des Fundus stets ein maximaler, und auch den Pylorus findet man, wenn der Hungerzustand lange genug gedauert hat, ziemlich pepsinreich. Eine merkliche Abnahme tritt an der Fundusschleimhaut schon in der 1. Verdauungsstunde nach Aufnahme einer reichlichen Mahlzeit hervor, bis schließlich in der 6. bis 9. Verdauungsstunde der Pepsingehalt hier sein Minimum erreicht. Gleichzeitig erreicht der Pepsingehalt des Pylorus sein Maximum.

Es ergibt sich somit, daß das Maximum des Pepsingehaltes im Fundus niemals mit dem Maximum im Pylorus zusammenfällt, daß aber, wenn der Fundus das Minimum, der Pylorus stets das Maximum von Pepsin besitzt, und dieser seine Phasen in anderer Art und zu anderen Zeiten durchmacht (Grützner, vgl. auch dessen graphische Darstellung, 296, p. 145). Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß dies mit dem allmählichen Vorrücken des zu verdauenden Inhaltes zusammenhängt. Aus mannigfachen Beobachtungen ist bekannt, daß etwa die 6. Stunde nach der Nahrungsaufnahme, wo der Pylorus anfängt, Pepsin abzugeben, die Nahrungsmittel in größeren Mengen den Magen verlassen. Hat sich der Fundus während des Fastens mit Pepsin (Pepsinogen) geladen, so gibt er bei Einführung von Nahrungsmitteln sehr rasch einen bedeutenden Vorrat davon ab. Die Kurve sinkt, die Konvexität zur Abszisse gewendet, ziemlich rasch und erreicht ihren niedrigsten Punkt um die 9. Verdauungsstunde, wo der Pylorus maximal geladen ist. Die darauffolgende Vermehrung des Pepsinvorrates dauert bis zur 30. Verdauungsstunde, worauf das Maximum 15—20 Stunden anhält. Dauert das Fasten aber noch länger (60—70 Stunden), dann sinkt wiederum der Pepsingehalt des Fundus und es tritt eine spontane, pathologische Sekretion ein. Etwas anders liegen die Verhältnisse beim Kaninchen. Da diese Tiere normalerweise immer einen vollen Magen haben, auch dann noch, wenn sie vor Hunger sterben (Koprophagie), zeigen sich an ihnen diese Phasen der Sekretion weniger deutlich ausgesprochen. Aller Wahrscheinlichkeit nach findet entsprechend der kontinuierlichen Nahrungsaufnahme

auch eine kontinuierliche Pepsinbildung (wenigstens im Fundus) statt, und da stets Nahrungsmittel in Menge den Magen erfüllen, so findet das neugebildete Pepsin gewiß bald Verwendung: es wird bald ausgeschieden. Entzieht man daher diesen Tieren längere Zeit ihre Nahrung und wird von dem sich fortwährend bildenden Pepsin nichts oder nur wenig ausgeschieden, so häuft es sich an; Hunger ladet somit den Magen der Kaninchen sehr stark mit Pepsin.

Bei Prüfung des Pepsingehaltes in den verschiedenen Schleimhautpartien des Schweinemagens verwendeten BENGEN und GUNNAR HAANE Glyzerinextrakte, von welchen je 2,5 ccm mit 25 ccm einer 0,25-proz. HCl auf 2 g koaguliertes und in kleine Würfel geschnittenes Eiereiweiß bei 40° 4 Stunden wirkten. Darauf wurde der Eiweißrückstand auf gewogenen Filtern gesammelt und sein Trockengewicht bestimmt, nachdem schon früher das Trockengewicht von je 2 g Eiweiß ermittelt worden war. Um bei der Herstellung der Extrakte etwa imbibierte Fermente nach Möglichkeit zu entfernen, wurden die entleerten und gereinigten Mägen 24 Stunden lang in gut fließendem Wasser ausgewaschen. Die Schleimhaut jeder der drei Regionen (Cardia-, Fundus- und Pylorusdrüsenregion) wurde dann sorgfältig abpräpariert, fein zerhackt und schließlich mit der doppelten Gewichtsmenge Glyzerin während mehrerer Wochen extrahiert.

Als erstes Ergebnis ist zunächst das Fehlen des peptischen Enzyms in der Cardiadrüsenregion hervorzuheben, woraus folgt, daß die hier vorhandenen Drüsen weder Pepsin bilden noch auch etwa vom Fundus her hereingelangtes festzuhalten vermögen. Das Auswässern genügt, um etwa mechanisch anhaftendes Pepsin zu beseitigen. Als zweite wichtige Tatsache ist der große Reichtum der Fundusdrüsenregion an wirksamem Enzym zu nennen. Auch die Pylorusdrüsenschleimhaut enthält Pepsin (Pepsinogen), aber in viel geringerer Menge. Die peptische Kraft der Fundusextrakte übersteigt die der Pylorusextrakte um das Doppelte bis Fünffache. GLAESSNER (254) fand den Pepsingehalt der Fundusschleimhaut etwa 20mal größer als den der Pylorusmucosa. Es ist von Interesse, den Fermentgehalt speziell der Fundusdrüsenzone mit dem des Sekretes während einer Verdauungsperiode zu verfolgen. Solche Untersuchungen sind für den Hund schon von GRÜTZNER (274) und R. HEIDENHAIN (296) angestellt worden. Es ergab sich, daß der Pepsingehalt des Sekretes (gemischter Magensaft) keineswegs dem Wechsel des Pepsingehaltes der Schleimhaut entspricht. „Denn um die Zeit, wo der Fermentgehalt des Fundussekretes seinen größten Wert erreicht (4.—5. Verdauungsstunde), ist der Gehalt der Fundusschleimhaut an Pepsin (freiem und Pepsinogen) bereits merklich gesunken gegenüber dem Pepsingehalt während des Hungerzustandes. In den nächsten Stunden (6.—9.) wird der Gehalt des Sekretes zwar wieder etwas geringer, aber er bleibt doch höher als in den ersten Stunden, obschon der Pepsingehalt der Schleimhaut um jene Zeit seinem Maximum sich nähert (vgl. oben). Es kann also unter gewissen Umständen trotz geringeren Pepsingehaltes der Schleimhaut ein fermentreicheres Absonderungsprodukt entstehen, als unter anderen Umständen bei größerem Pepsingehalt." (HEIDENHAIN.)

Beim Schwein fanden Bengen und Haane in den ersten 3 Verdauungsstunden einen annähernd gleichen Pepsingehalt in der Schleimhaut. In der 4. Stunde erfolgte ein nicht unerheblicher Abfall, der aber in den folgenden Stunden wieder ausgeglichen wird. Nach einem nochmaligen Abfall in der 9. Stunde erhebt sich dann der Pepsingehalt zu seiner ursprünglichen Höhe. Dagegen zeigt die Fundusflüssigkeit des Mageninhaltes in der 1.—3. Verdauungsstunde den geringsten Gehalt an peptischem Enzym. Von der 3. Stunde an tritt ein Steigen des Enzymgehaltes im Inhalt bis zum Ende der Verdauung ein, allerdings mit gewissen Schwankungen, und in der 5.—7. Stunde ist er konstant, steigt von der 7. bis zur 9. Stunde nochmals stark an und behält dann unter geringer Steigung seine Höhe bei. Man sieht hieraus, daß sich Inhalt (Sekret) und Schleimhaut in bezug auf ihren Gehalt an peptischem Enzym gerade umgekehrt verhalten. (Bengen und Haane.) Im allgemeinen ist dies ja leicht verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die betreffenden Tiere (Schweine) 36 Stunden gehungert hatten, während welcher Zeit sie nur Wasser und dünne Fleischbrühe und dann erst als Versuchsfutter trockenen Hafer (ohne Wasser) erhielten.

Als eines der auffallendsten Ergebnisse der Untersuchungen Ellenbergers und seiner Schüler muß das Vorhandensein eines amylolytischen (diastatischen) Fermentes in der Schleimhaut des Schweinemagens, und zwar sämtlicher drei Regionen desselben, erwähnt werden, um so mehr als sich die größte Menge davon nicht, wie man wohl erwarten könnte, in der Region der Cardiadrüsen, sondern gerade in der Fundusdrüsenschleimhaut fand.

Es erscheint ja durchaus verständlich und in keiner Weise überraschend, daß sich namentlich in dem keine Säure produzierenden Cardiaabschnitt des Schweinemagens Amylase im Inhalte nachweisen läßt, denn es ist bekannt, daß gerade der Speichel des Schweines reicher an „Ptyalin“ ist als der anderer Haustiere und, wie schon erwähnt, in größter Menge mit den abgeschluckten Nahrungsmitteln in den Magen gelangt; auch wird das Ferment von hier aus in den Fundus-Pylorusteil gelangen müssen und wenigstens eine Zeitlang sich wirksam erhalten können. In der Tat weiß man, daß nicht nur im Magen der Pflanzenfresser, sondern auch der omnivoren Säugetiere der geschluckte Speichel noch eine sehr wichtige Rolle spielt. Dagegen müßte es als eine Tatsache von größtem Interesse gelten, wenn noch außerdem spezifische Drüsen des Magens selbst sich an der Erzeugung eines amylolytischen Enzyms beteiligten.

Die große Ausdehnung, welche gerade beim Schwein die Cardiadrüsenzone besitzt, läßt ohne weiteres vermuten, daß ihr eine wichtige Funktion zufällt, und da die auch histologisch gut charakterisierten Drüsen weder Pepsin noch Säure erzeugen, so liegt es nahe, sie in erster Linie für die Bildung eines amylolytischen Enzyms verantwortlich zu machen.

Ellenberger und Hofmeister sprachen sich über diesen Punkt anfangs noch etwas zweifelhaft aus. Sie schreiben (209, Bd. 12, p. 141): „Wir betonen, daß in der sogenannten Cardiahöhle und dem kleinen Blindsack (Diverticulum) ganz besondere Drüsen vorhanden sind, welche morphologisch weder mit den Fundus- noch mit den Pylorusdrüsen übereinstimmen. Die funktionelle Be-

deutung dieser Drüsen vermochten wir nicht zweifellos darzutun. Auf Grund der mit Extrakten derselben angestellten Untersuchungen glauben wir aber bestimmt behaupten zu können, daß dieselben an der Säureproduktion sicherlich gar nicht, an der Pepsinbildung höchstwahrscheinlich nicht oder nur ganz unbedeutend beteiligt sind. Welche Funktion die Cardiadrüsen nun tatsächlich haben, bleibt zunächst noch unaufgeklärt. Uns scheint es nicht unwahrscheinlich, daß sie neben Schleim und anderen Körpern noch ein diastatisches Ferment produzieren."

Zuletzt (1905) haben Bengen und Haane (50, 51) die Frage einer experimentellen Untersuchung unterzogen, indem sie Schleimhaut aus allen drei Regionen des Schweinemagens mit Glyzerin extrahierten und gleiche Mengen der Auszüge auf bekannte Mengen Stärkekleister bei 40° einwirken ließen, worauf der gebildete Zucker mit Fehlingscher Lösung bestimmt wurde. In allen Fällen war das amylolytische Enzym in der Fundusdrüsenregion reichlicher vorhanden als in der Cardiadrüsengegend oder gar im Pylorus. Oft hatten Extrakte aus diesen Gebieten nicht halb so viel Zucker gebildet wie die entsprechenden Fundusextrakte. Der Diastasegehalt der letzteren (bemessen nach den gebildeten Zuckermengen) zeigte von der 1. bis zur 12. Stunde nach dem Fressen kaum erhebliche Aenderungen, während dagegen die Enzymmenge der Cardia und der Pyloruszone so große Unregelmäßigkeit aufwies, daß es auch schon aus diesem Grunde nicht als bewiesen gelten darf, ob die Cardiadrüsen wirklich eine Amylase produzieren. Wenn dies aber, wie die genannten Forscher glauben, für die Fundusdrüsen Geltung hat, so läge hier die sehr auffallende Tatsache vor, daß ein Enzym an einer Stelle des Magens produziert wird, wo es gleich bei seinem Entstehen durch die dort unzweifelhaft vorhandene HCl unwirksam gemacht wird. Man darf diese Befunde vielleicht in eine Parallele setzen mit der Angabe Friedenthals (238), daß auch im ganz reinen, speichelfreien Magensaft des Hundes, dessen Cardiadrüsenzone nur minimal entwickelt ist, eine Amylase vorkommt, welche Stärke selbst noch bei maximalem HCl-Gehalt des Saftes (von 0,5 Proz.), allerdings nur bis zu Erythrodextrin, abzubauen vermag (vgl. später). Nach Bengen und Haane liefern die Cardiadrüsen des Schweines ein schleimfreies, dünnflüssiges Sekret, dessen Bedeutung gerade hier noch zu erforschen bleibt, wo die betreffende Zone eine so auffallende Entwicklung erreicht. Dies kann nicht allein den Sinn haben, den Magensack zu vergrößern, ohne daß die Säure produzierende und damit die Amylolyse beeinträchtigende Fundusdrüsenzone zunimmt. Dieser Zweck würde, wie Bengen und Haane bemerken, einfacher durch eine große Pars oesophagea (wie beim Pferd) oder einen Vormagen erreicht — sondern steht ohne Zweifel in Beziehung zu der Ernährungsart und der naturgemäßen Nahrung des Schweines. Edelmann (177) hat hierzu einige sehr beachtenswerte Bemerkungen in seiner schon zitierten Arbeit gemacht.

Während beim Pferd Extrakte der hier viel weniger entwickelten Cardiadrüsenzone nur „Spuren" amylolytischer Wirkung zeigten, erwies sich die Wirkung des in derselben Region des Hamstermagens nachweisbaren diastatischen Fermentes als kräftiger. Scheunert (563), welcher neuerdings wieder solche Unter-

suchungen am Hamster vornahm, fand Extrakte der Fundus- und Pylorusdrüsenregion des Drüsenmagens amylolytisch ganz wirkungslos. Dagegen konnte auch er das Vorhandensein eines diastatischen Enzyms in der Cardiadrüsenschleimhaut feststellen, obschon die Wirkung desselben nicht besonders kräftig war. Er hält daher auch die Tätigkeit der Cardiadrüsen in dieser Beziehung für nicht belangreich. Filtrate aus dem Inhalt des Vormagens einerseits, des Drüsenmagens andererseits ergaben ausnahmslos, daß nur die ersteren Amylolyse zu bewirken vermochten, niemals die letzteren. „Für die Stärkeverdauung spielt also der Drüsenmagen sicher keine Rolle, hingegen ist der Vormagen für sie von der größten Bedeutung, in ihm laufen bis in die spätesten Stunden diastatische Vorgänge ab"; doch sind diese nicht an ein Sekret des ja drüsenfreien Vormagens geknüpft, sondern auf den verschluckten Speichel zu beziehen. Edelmann fand auch Extrakte der Cardiadrüsenzone des Rattenmagens diastatisch sehr wirksam, und zwar in sehr viel höherem Grade als beim Schwein. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß von Ellenbergers Schule auch das Vorhandensein eines amylolytischen Enzyms in der Pylorusschleimhaut der Pflanzenfresser und des Schweines angenommen wurde, wenn demselben auch keine hervorragende Bedeutung beigemessen wird.

Ich muß gestehen, daß mir alle die mitgeteilten Erfahrungen über das Vorkommen einer autochthon gebildeten Amylase im Magen und speziell in der Cardiadrüsenzone der Schleimhaut noch keineswegs hinreichend sicher begründet erscheinen, und diese Bedenken werden auch nicht entkräftet durch die Betrachtungen, welche Edelmann über die Beziehungen der Nahrung zur Ausdehnung der Cardiadrüsenzone verschiedener Säugetiere anstellt. Er macht darauf aufmerksam, daß sich Tiere, welche eine entwickelte Cardiadrüsenregion aufweisen, „im großen und ganzen von Körnern nähren, zu denen selbstverständlich gelegentlich auch andere vegetabilische oder selbst animalische Stoffe hinzukommen. Der Hamster ist ein hervorragender Körnerfresser, er lebt fast ausschließlich von solchen, und auch die Arten der Gattung *Mus* sind ursprünglich und zum größten Teil Körnerfresser. Die übrigen Rodentia leben vorwiegend von weichen, saftreichen Pflanzenteilen (*Lepus*, *Cavia*)." Aber einerseits ist die Ausdehnung der Cardiadrüsenzone auch beim Hamster und den Muriden relativ sehr gering (vgl. Fig. 402), und auf der anderen Seite fehlt sie den Sciuriden (Eichhörnchen) als typischen Samen-(Nuß-)fressern ganz. Es erscheint mir auch etwas gezwungen, die extreme Entwicklung der Cardiadrüsenzone bei den Schweinen darauf zu beziehen, daß Baumfrüchte und Wurzeln aller Art (im Naturzustande) ihre Nahrung bilden. Auf alle Fälle sind erneute Untersuchungen von vergleichend-anatomischen und physiologischen Gesichtspunkten aus dringend erforderlich, um die Bedeutung der fraglichen Zone der Magenschleimhaut gewisser Säugetiere endgültig festzustellen.

Durch die mächtige Entwicklung der ösophagealen, drüsenfreien Abteilung erinnert der Magen der mäuseartigen Säuger an die bei den Einhufern gegebenen Verhältnisse, und es ist von Interesse, die Fermentverteilung im Inhalt resp. in der Schleimhaut in beiden Fällen zu vergleichen. Leider liegen über das Pferd nur wenig Angaben vor. Es ist selbstverständlich, daß der Fermentgehalt des Preßsaftes aus dem Mageninhalt nichts über die Absonderung von Enzymen seitens der einzelnen Partien der Schleimhaut auszusagen vermag. Wenn daher Schattke (554) in allen Abteilungen des Pferdemagens proteolytisch wirksames Ferment fand, so beweist dies nicht, daß dasselbe auch überall gebildet wird, sondern man wird sicherlich annehmen dürfen, daß dies nur in der Region der Fundus- und Pylorusdrüsen der Fall ist, die zugleich der Ort der Säurebildung ist. In bezug auf die Verbreitung von Amylase ließ sich stets zeigen, daß

sie sich am reichlichsten im Inhalt der Vormagenabteilung findet (aus dem abgeschluckten Speichel stammend), in der Fundusdrüsenregion war die Diastasewirkung geringer und am geringsten im Antrum pylori. Es verdient bemerkt zu werden, daß durch das Tränken keine erhebliche Verminderung dieser Wirkung bedingt wurde, so daß offenbar durch das Trinkwasser ein Hinausspülen oder Auswaschen der Verdauungssäfte nicht stattfindet.

Am Rattenmagen hat GRÜTZNER (277) Versuche über den Fermentgehalt seines Inhaltes zu verschiedenen Zeiten der Verdauung angestellt und sowohl das peptische wie das diastatische Ferment berücksichtigt. Schon HOHMEYER (321) hatte gefunden, daß, wenn man den Mageninhalt einer Ratte in eine linke und in eine etwa ebenso große rechte Portion teilt, in der ersteren sich selbst mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme noch kein oder nur spurweise Pepsin nachweisen läßt, während es in der rechten sofort reichlich anzutreffen ist und mit der Zeit zunimmt. Anders verhält es sich mit dem diastatischen Ferment, an welchem der Speichel der Ratten ziemlich reich ist. Dieses trifft man in reichlicher Menge im linken (ösophagealen) Teil; im rechten (pylorischen) dagegen findet sich außerordentlich viel weniger davon bezw. am Ende der Verdauung gar keines mehr. GRÜTZNER teilte den Mageninhalt in drei nahezu gleiche Teile, „einen mittleren, unter der Speiseröhre gelegenen, sowie einen linken und rechten. Dabei ergab sich, daß kurze Zeit nach Einführung der Nahrung zwar überall Amylase, Pepsin aber nur rechts anzutreffen war. Das diastatische Ferment war stets links am reichlichsten und längsten vorhanden und verschwand sozusagen von links nach rechts. Das peptische Ferment wanderte dagegen in umgekehrter Richtung. Anfänglich fehlte es links und war rechts reichlich vorhanden, allmählich aber drang es von rechts nach links vor und erfüllte schließlich, wenn der ganze Mageninhalt sauer geworden war, den Magen, rechts gewöhnlich mehr als links.“ Aehnliche Verhältnisse der Fermentverteilung im Mageninhalt lassen sich nach GRÜTZNER übrigens auch beim Kaninchen feststellen.

b) Säure- und Pepsinbildung in ihrer Beziehung zum Bau der Drüsen.

Durch die Untersuchungen von EBSTEIN und GRÜTZNER (173, 174) ist bei Säugetieren die konstante Anwesenheit von Pepsin (Pepsinogen) in der Pylorusschleimhaut nachgewiesen worden, und zwar bereits am lebenden Tier. Nach Eröffnung der Bauchhöhle entfernten sie bei Hunden an kleinen Stellen die Muskelhaut des Magens und entnahmen durch flache Schnitte der Außenhälfte der Pylorusschleimhaut kleine Stückchen, welche nach Ausweis des Mikroskopes die Körper der Drüsen enthielten. Mit verdünnter Salzsäure extrahiert, lieferten diese Fragmente eine kräftig verdauende Flüssigkeit, selbst dann, wenn der Mageninhalt oder die oberste Schicht der inneren Schleimhautfläche gar nicht oder fast nicht verdauend wirkte.

Entscheidend waren dann vor allem die Beobachtungen von KLEMENSIEWICZ und HEIDENHAIN an dem Sekrete des isolierten Pylorusteiles des Hundemagens (Methode vgl. HERMANNS Handb., Bd. 5, 1, p. 110), welcher monatelang ein stark pepsinhaltiges, alkalisches Sekret lieferte, welches, wie schon KLEMENSIEWICZ (350) angibt, nach dem Ansäuern sogar besser verdaut als das Fundussekret.

Berücksichtigt man diese Erfahrungen und ferner den Umstand, daß die Fundusdrüsen bei den Säugetieren zwei morphologisch verschiedene Zellenarten (Haupt- und Belegzellen) erkennen lassen, von denen die ersteren im allgemeinen den Elementen der Pylorusdrüsen gleichen, so liegt die Vermutung nahe, daß dieser morphologischen Verschiedenheit auch eine solche der Funktion entspricht, in dem Sinne, daß die Absonderung der beiden Hauptbestandteile des Magensaftes von verschiedenen Zellen besorgt wird, und daß die Hauptzellen das Pepsin, die Belegzellen die Säure produzieren. Die Gründe, welche Heidenhain, der Hauptvertreter dieser Lehre, geltend macht, sind im wesentlichen folgende: „Werden unter dem Mikroskop frisch isolierte Fundusdrüsen in einem Tröpfchen verdünnter HCl auf dem heizbaren Objekttisch erwärmt, so sieht man die Hauptzellen schnell zerfallen. Die Belegzellen quellen indes nur auf und werden durchsichtiger. Wenn alle Wahrscheinlichkeit dafür spricht, daß bei der Selbstverdauung der Schleimhaut zuerst diejenigen Zellen zerstört werden, welche Ferment enthalten, so wird der Schluß, daß die Hauptzellen Pepsin bilden, nicht zu umgehen sein.“ Völlig sicher bewiesen wird dies durch die Beobachtung ganz konstanter Veränderungen der Hauptzellen, welche mit dem steigenden und sinkenden Gehalt der Schleimhaut an Pepsin in den verschiedenen physiologischen Zuständen parallel gehen.

R. Heidenhain (296) verglich das Aussehen der Fundusdrüsen bei Hunden, welche mehrere Tage (3—5) gefastet hatten, mit Präparaten von Tieren, die eine einmalige Mahlzeit aus gemischter Kost oder Fleisch erhalten hatten, und deren Mägen zu verschiedenen Zeiten während der Verdauung untersucht wurden. Er fand, daß das Volumen der Hauptzellen innerhalb der ersten Verdauungsstunden zunimmt (Höhepunkt nach 4 Stunden) und sich etwa von der 7. Stunde wieder vermindert. Die Belegzellen sollen ebenfalls an Volumen zunehmen, in den späteren Stunden aber vergrößert bleiben. Dementsprechend unterscheidet er folgende Stadien: im Hungerzustande Hauptzellen groß, Belegzellen klein; 1.—6. Verdauungsstunde (erstes Stadium) Hauptzellen noch größer als im Hunger, Belegzellen vergrößert; 6.—9. Stunde (zweites Stadium) Hauptzellen mehr und mehr verkleinert, Belegzellen groß oder noch größer; 15.—20. Stunde (drittes Stadium) Hauptzellen wieder größer, Belegzellen verkleinert. Untersuchungen von Grützner über den wechselnden Pepsingehalt der Fundusschleimhaut schienen zu ergeben, daß „Pepsinreichtum mit größtem Volumen der Haupt- und kleinstem der Belegzellen, Pepsinarmut dagegen mit kleinstem Volumen der Haupt- und größtem der Belegzellen zusammenfällt“.

Noll und Sokoloff (478) sind neuerdings in bezug auf die Volumänderungen der Hauptzellen zu etwas anderen Ergebnissen gelangt. Sie fanden dieselben am größten, wenn die Tiere (Hunde) nicht allzulange gehungert hatten (48 Stunden). Eine auffällige Abnahme der Größe ließ sich erst in späteren Stunden einer Verdauungsperiode (Heidenhains zweites Stadium) konstatieren (Fig. 424).

Nicht minder wichtig als diese Volumänderungen sind die Veränderungen, welche sich mikroskopisch an den geformten Inhaltsbestandteilen der Drüsenzellen, namentlich am frisch untersuchten Objekt, feststellen lassen. Die Untersuchungen von Langley und Sewall (391) waren hier grundlegend, um so mehr als sie sich nicht nur auf Säugetiere, sondern auf Repräsentanten aller Wirbeltierklassen erstreckten. Bei Anwendung hinreichend starker Vergrößerung erkennt man immer, daß die Hauptzellen der Magendrüsen von Säugern ganz erfüllt sind von tröpfchen-

artigen Einlagerungen (Granula), ähnlich wie es auch bei den Zellen der Speicheldrüsen der Fall ist. Die Belegzellen erscheinen stets viel feiner granuliert (Fig. 425). Während sich die Granula der letzteren in nach ALTMANNscher Methode fixierten Präparaten prachtvoll erhalten, ist dies bei den ersteren nicht so der Fall, die

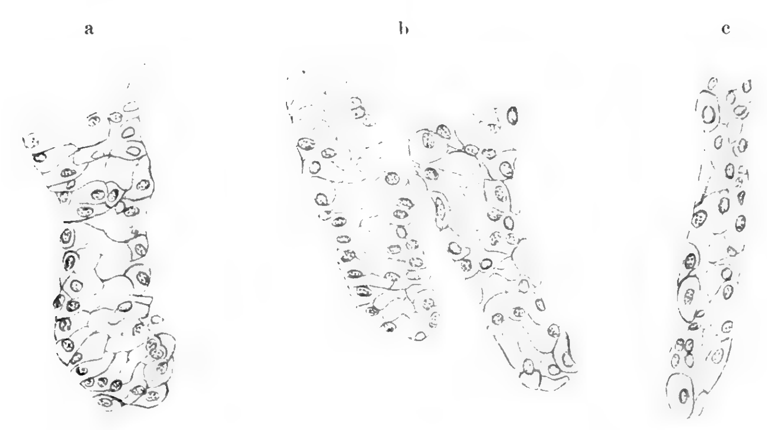


Fig. 424. Fundusdrüsen des Hundes in Ruhe und in Tätigkeit: a nach $1^1/_2$-tägigem Fasten, b zu Beginn der 5. Verdauungsstunde, c in der 10. Verdauungsstunde. (Nach NOLL und SOKOLOFF.)

Körnchen der Hauptzellen sind äußerst vergänglich. Ohne allen Zweifel stellen dieselben den Bestandteil dar, welcher in der Ruhe in der Zelle angehäuft wird; nach der geläufigen Anschauung würden sie also die Vorstufe des oder der von den

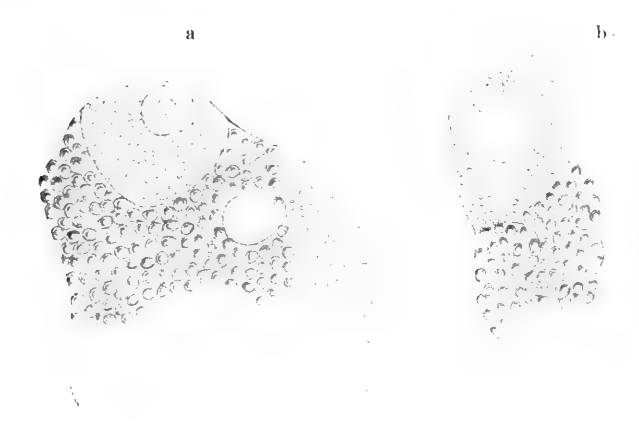


Fig. 425. Haupt- und Belegzellen aus den Fundusdrüsen des Hundes. a Im ruhenden Zustande, erstere mit großen, letztere mit kleinen Granulis. b Während der Sekretion (10. Verdauungsstunde); die Granula der Hauptzellen verkleinert. Der Inhalt der Belegzellen trüb, verwaschen. (Nach NOLL und SOKOLOFF.)

Hauptzellen zu liefernden Fermente enthalten. Am frischen Objekte konnten LANGLEY und SEWALL (390 u. 391) bei Nagetieren (Ratte, Kaninchen) sowie bei Hund und Katze eine Verminderung der Granula während der Verdauung konstatieren, wobei sich dieselben schließlich nur noch am freien Rande der Zellen angehäuft finden.

Diese letztere Erscheinung konnten Noll und Sokoloff bei ihren Versuchen am Hunde nicht feststellen. Sie sahen stets nur eine Verkleinerung der Granula, ohne daß je eine von ihnen ganz freie Zone auftrat. Viel auffälliger sind die Veränderungen der Belegzellen, welche im tätigen Zustande matt, wie verwaschen, und ohne deutliche Zeichnung ihres körnigen Inhaltes erscheinen. Die Granula sind aber nichtsdestoweniger vorhanden, ja sogar erheblich größer als im Ruhezustand. „Diese Veränderung kann so weit gehen, daß in vorgeschrittenen Stadien, wenn die Granula der Hauptzellen schon viel an Volumen abgenommen haben, die letzteren kaum mehr größer sind als die der Belegzellen.“

Auf Grund dieser Befunde an frisch untersuchten Fundusdrüsen, sowie durch Vergleich mit Altmann-Präparaten lassen sich nun wichtige Unterschiede zwischen Haupt- und Belegzellen feststellen, die dieselben auf alle Fälle als funktionell verschieden charakterisieren. Bei den ersteren macht sich vor allem die Aehnlichkeit der mikroskopisch nachweisbaren sekretorischen Veränderungen mit jenen der Speicheldrüsenzellen bemerkbar. „Hier wie dort kann man im Verlauf der Sekretion eine Abnahme der Granula an Größe wie an Zahl mit Sicherheit nachweisen; beide Male nimmt dementsprechend das Volumen der ganzen Zelle ab. Ein Unterschied bei den verglichenen Zellarten besteht nur darin, daß beim Magen der Verlust der Hauptzellen an Granulis nicht so weitgehend ist, wie dort. Dies drückt sich vor allem darin aus, daß völlig sekretleere Hauptzellen normalerweise nicht auftreten.“ (Noll) Offenbar wird das in Gestalt der Granula angehäufte Sekretmaterial nur ganz allmählich verbraucht. Wie es scheint, werden die Granula nicht als solche aus der Zelle ausgestoßen (freie Granula sind nicht zu finden), sondern vermutlich gleichzeitig mit einem durch die Zelle gehenden Flüssigkeitsstrom allmählich gelöst.

Demgegenüber bleiben die Granula der Belegzellen beim Sekretionsakte erhalten, ja sie werden sogar größer. Nicht minder spricht ja für die Besonderheit dieser Zellen auch das Vorhandensein besonderer Abfuhrwege in Gestalt der bereits oben beschriebenen Sekretkapillaren, die Noll und Sokoloff auch an Altmann-Präparaten immer deutlich nachweisen konnten, und zwar am auffallendsten im Stadium der Tätigkeit der Drüsen. Wenn es richtig ist, daß die Hauptzellen der Fundusdrüsen der Säuger Pepsin bilden, woran kaum zu zweifeln sein dürfte, so würde demnach den Belegzellen im Sinne von Heidenhain die Aufgabe zufallen, die freie Säure zu bereiten und auszuscheiden. Leider sind bisher alle Bemühungen, auf mikrochemischem Wege eine saure Reaktion dieser Zellen festzustellen, fehlgeschlagen.

Am meisten Beachtung dürfen wohl die Versuche von Miss Greenwood (263) beanspruchen, der es gelang, die Belegzellen mit $AgNO_3$ zu färben, während die Hauptzellen farblos bleiben. Indessen kann auch dieser Befund noch nicht als sicher beweisend gelten und bedarf jedenfalls weiterer Prüfung (vgl. auch Sehrwald, 590). Aber selbst wenn ein mikrochemischer Nachweis der HCl in loco nicht gelingen sollte, so schließt dies die Auffassung, daß die Belegzellen bei den Säugetieren die Säurebildner sind, keineswegs aus, da ja, wie schon R. Heidenhain bemerkte, jede Spur fertiger Säure sofort ausgestoßen werden könnte. (Bezüglich der Geschichte der ganzen Frage verweise ich auf die Zusammenfassung, welche Oppel in seinem Lehrbuch, I, p. 254 ff. gegeben hat.)

Rollett (535 a) hat seinerzeit die merkwürdige Angabe gemacht, daß den Fundusdrüsen winterschlafender Fledermäuse die Belegzellen ganz fehlen (vgl. auch Friedinger, 240), während sie im Sommer wie bei anderen Säugetieren entwickelt sind. Es wäre wohl von Interesse, diese Behauptung wieder einmal eingehend zu prüfen, da sich dabei vielleicht wertvolle Gesichtspunkte für die Bedeutung der beiderlei Zellen gewinnen lassen. Langley (390) fand auch im Sommer auffallende Differenzen zwischen den Drüsen des Fundus und denen der großen

Kurvatur. Die ersteren sind kurz und enthalten fast nur Hauptzellen; nur im mittleren Teil der Drüsen kommen 1—2 Belegzellen vor. Die Drüsen der großen Kurvatur dagegen sind viel länger. Ihr Hals und die mittlere Partie besteht meist ganz aus Belegzellen, während ein kurzer Abschnitt am Ende der Schläuche umgekehrt nur Hauptzellen enthält. Es wäre möglich, daß die Befunde ROLLETTS mit diesen Strukturverschiedenheiten zusammenhängen.

Daß nun die Hauptzellen der Fundusdrüsen bei den Säugetieren wirklich Pepsinbildner, und man darf wohl sagen, die Pepsinbildner sind, dafür scheint mir nicht nur der Umstand beweisend zu sein, daß sie nach Aussage der mikroskopischen Untersuchung einen spezifischen, in Form von Granulis in denselben gespeicherten Sekretstoff erzeugen und ausscheiden, der wohl kaum etwas anderes sein kann als Pepsinogen, sondern vor allem die Tatsache, daß der Gehalt an Granulis dem Pepsingehalt der Schleimhaut im allgemeinen parallel geht, wie dies aus den Untersuchungen HEIDENHAINS, GRÜTZNERS und LANGLEYS überzeugend hervorgeht.

Von besonderem Interesse sind in dieser Beziehung Untersuchungen des letztgenannten Beobachters über den Drüsenbau und den Fermentgehalt der Schleimhaut des Kaninchenmagens. Es lassen sich hier, wie schon früher erwähnt wurde (p. 1253), drei durch die Beschaffenheit der Zellen charakterisierte Zonen unterscheiden: der eigentliche Fundus, die große und die kleine Kurvatur. Im ersteren enthalten die Drüsen relativ wenig Belegzellen und grob gekörnte Hauptzellen, während die Drüsen der großen Kurvatur Hauptzellen mit nur spärlichen Granulis, aber mehr Belegzellen führen; die kleine Kurvatur endlich zeigt nur Drüsen vom Charakter der Pyloruszellen.

Bei Untersuchung des Pepsingehaltes ergibt sich nun, daß die größte Menge von Ferment in der Schleimhaut des Fundus enthalten ist, viel ärmer erwies sich die große und kleine Kurvatur, die beide ziemlich gleichviel Pepsin lieferten. Da nun die große Kurvatur mit den vielen Belegzellen nur wenig mehr Ferment als die Pylorusregion enthält, der die Belegzellen fehlen, so folgt, daß diese nicht als Pepsinbildner zu betrachten sind. Dagegen war viel mehr Pepsin im Fundus mit den grob gekörnten Hauptzellen als in der kleinen Kurvatur mit den spärlichen Körnchen. Daher ist das Ferment mit der Körnchenmenge in Beziehung zu bringen.

Weniger Gewicht möchte ich dagegen auf den von den beiden erstgenannten Forschern betonten Umstand legen, daß die Zellen der der Belegzellen entbehrenden Pylorusdrüsen in ihrem mikroskopischen Verhalten den Hauptzellen ähnlicher sind als den Belegzellen. Von einer Identität kann ja gewiß nicht die Rede sein. Nach HEIDENHAINS Darstellung erscheinen die Zellen der Pylorusdrüsen im Hungerzustande (an Alkoholpräparaten) im allgemeinen hell, klar, durchsichtig, das Plasma nur wenig färbbar. Während der Verdauung sollen sie unter Trübung schrumpfen, ein Verhalten, welches ja auch typische Schleimzellen in wechselnden Zuständen der Ruhe und Tätigkeit darbieten. Nach TRAUTMANN (629a) erscheinen die mehr oder weniger kubischen Drüsenzellen „wie mit einem feinmaschigen Fadennetz durchzogen, in dessen Maschen feine Körnchen liegen". Es kommt dazu, daß die Pylorusdrüsenzellen bei allen niederen Wirbeltieren, wie die „Halszellen" der Fundusdrüsen durchaus den Charakter von Schleimzellen darbieten. Aeltere Autoren (vgl. OPPEL,

l. c. I, p. 265 ff.) haben denn auch meist die Pylorusdrüsen als Schleimdrüsen aufgefaßt. Dies änderte sich erst, als einwandfrei der Gehalt des Pylorussekretes an Pepsin (Pepsinogen) festgestellt wurde. Es gelang Ebstein und Grützner, nachzuweisen, daß die einem lebenden Hunde durch Operation entnommene Schicht des Pylorus, die nie mit dem Magensaft (Fundussaft) in Berührung gekommen ist, immer Pepsin enthält, ja sogar auch dann, wenn der Magensaft selbst und der der Pylorusschleimhaut auflagernde Schleim ganz oder nahezu pepsinfrei war. Sie fanden auch, daß Darmschleimhaut sich nicht mit Pepsin infiltrieren läßt; es erwies sich ferner die tiefe, die Drüsen enthaltende Schicht der Pylorusschleimhaut als pepsinreicher als die obere, das Epithel und die Drüseneingänge umfassende Schicht. [Ellenberger und Hofmeister (192, 209) hatten allerdings in den tieferen Schichten der nur mit Pylorusdrüsen ausgestatteten Teile der Magenschleimhaut nur verschwindend kleine Pepsinmengen gefunden und gaben an, daß im Verhältnis zu den Fundusdrüsen der Pepsingehalt der Pylorusdrüsen als ein nur sehr geringer zu bezeichnen sei. Neuere aus derselben Schule hervorgegangene Arbeiten ergaben jedoch, daß sich Pepsin bei allen Haussäugetieren stets in der Pylorusdrüsenregion vorfindet.] Langendorff fand auch die Portio pylorica von Rindsembryonen pepsinhaltig zu einer Zeit, wo der Magen eine alkalische pepsinfreie Flüssigkeit enthielt, und endlich wohl der allerschwerwiegendste Beweis: der isolierte Pylorusteil des Magens lieferte beim Hunde lange Zeit (5 Monate) pepsinhaltiges alkalisches Sekret. Es kann nicht verwundern, daß unter dem Gewichte dieser Tatsachen die große Mehrzahl der Autoren sich den Anschauungen Heidenhains und Grützners angeschlossen hat. Dennoch scheint mir ein wichtiges Glied in der Kette der Beweise zu fehlen: eine erneute genaue mikroskopische Untersuchung der Pylorusdrüsen in verschiedenen Stadien der Verdauung.

2. Der Magensaft der Vögel, Reptilien und Amphibien.

Es bleibt nun noch übrig, die vorstehenden Angaben, die sich ja nur auf die Säugetiere beziehen, durch Mitteilung der noch recht spärlichen Erfahrungen zu ergänzen, welche zurzeit über den Magensaft der Vögel, Reptilien und Amphibien vorliegen. Spallanzani beschreibt den Magensaft bei einigen der von ihm untersuchten Vögel und führt beispielsweise an, daß er bei hungernden Truthühnern und Gänsen im (Muskel-)Magen beträchtliche Mengen einer Flüssigkeit gefunden habe, die „so rein und helle wie Wasser“ aussah, „doch zieht sich die Farbe insgemein etwas ins Gelbliche; der Saft hat völlig des Wassers Flüssigkeit, aber nicht desselben Unschmackhaftigkeit, denn er schmeckt ein wenig bitter und salzigt“. Mittels Schwämmchen, welche, in Röhren eingeschlossen, Käuzchen im nüchternen Zustande beigebracht wurden, verschaffte sich Spallanzani reichliche Mengen von „Magensaft“. Derselbe „schien so flüssig wie Wasser, seine Farbe war rot, ein wenig gelb wie Eidotter. Es war jedoch diese Farbe (wohl durch Galle bedingt ? B.) dem Magensaft nicht eigen, sondern sie wurde durch sehr kleine gelbliche Körperchen, die man durch ein Mikroskop gut unterscheiden konnte, verursacht. Diese Körperchen fielen im Glase zu Boden, machten in einigen Stunden einen gelben Bodensatz und ließen die Flüssigkeit über sich helle

stehen.“ Einen ebenso gelben Saft fand SPALLANZANI bei Eröffnung des Magens bei einem Käuzchen, welches sehr lange gefastet hatte. Der Geschmack war immer „ein wenig bitter und salzig“. Den nach gleicher Methode gewonnenen „Magensaft“ von Falken fand SPALLANZANI „aschgrau und ein wenig flüssig“; war aber der Vogel nüchtern, so war der Saft „ziemlich hell und fast gänzlich ohne fremde Teilchen; er hatte eine Farbe, die in das Blaßgelbe und Weiße fiel, war sehr flüssig und ein wenig gesalzen und bitter“. In der Folge hat es sich als unzweifelhafte Tatsache herausgestellt, daß der chemisch wirkende Verdauungssaft, der, wie bei den Säugetieren, HCl und Pepsin enthält, ausschließlich von den Drüsen des „Drüsenmagens“, den KLUG sehr mit Unrecht als „Vormagen“ bezeichnet hat, abgesondert wird. Nach TIEDEMANNS und GMELINS Versuchen aus dem Jahre 1831 hat sich erst wieder WILCZEWSKY (653) und auch nur gelegentlich einer histologischen Arbeit mit Verdauungsversuchen an Vögeln beschäftigt. Er bereitete aus der Schleimhaut des Drüsen- und Muskelmagens von Tauben ein Extrakt mit 0,2-proz. HCl und versuchte mit diesem künstlichen Magensaft, koaguliertes Eiereiweiß zu verdauen. Je 10 g des filtrierten Extraktes wurden mit 20 ccm 0,1-proz. HCl gemischt und 1 g Albumin damit übergossen. Bei etwa 30° war nach 4—5 Stunden so gut wie nichts gelöst. Dagegen konnte KLUG (355, 356) bei ähnlichen Versuchen am Gänsemagen immer deutliche Verdauung beobachten.

Neuerdings hat PAIRA-MALL (488) unter GRÜTZNERS Leitung den Pepsingehalt der Magenschleimhaut bei Tauben, Hühnern und Krähen untersucht. Die Schleimhaut des Drüsenmagens, wie auch die Hornschicht des Muskelmagens wurden bei 40° C getrocknet, dann mit der Schere fein zerkleinert und gleiche Gewichtsteile mit HCl von 1 Prom. ausgezogen. Nach GRÜTZNERS kolorimetrischer Methode wurde hierauf der Pepsingehalt bestimmt. Es ergab sich in allen Fällen, „daß die Magenschleimhaut einer hungernden Taube das meiste Pepsin (bezw. Propepsin) enthält. Während der Verdauung wird dasselbe ausgestoßen und gelangt in den Magensaft. Hierdurch verarmt die Schleimhaut mehr und mehr an Pepsin und ist nach etwa 6—8 Stunden der Verdauung daran am ärmsten. Dann beginnt wieder, wenn die Verdauung beendet ist, ganz allmählich eine Neubildung. Die Schleimhaut des Muskelmagens bildet kein Pepsin. Etwaige Spuren stammen aus dem Drüsenmagen.“ (PAIRA-MALL.) Es ist bemerkenswert, daß der Unterschied zwischen dem Pepsinreichtum des Hungertieres und der Pepsinarmut während der Verdauung bei den Tauben viel größer ist als etwa beim Hunde. Auch bei Hühnern und Krähen gab die Schleimhaut des hungernden Magens viel mehr Pepsin an die zur Extraktion verwendete HCl ab als die des in der Verdauungsarbeit begriffenen. Mit diesen Ergebnissen stimmen die Resultate späterer Untersuchungen von BRAITMAIER (84) vollkommen überein. Er verwendete Glyzerinextrakte der getrockneten und fein zerschnittenen Schleimhaut von „Hunger- und Freßtauben“, welche letztere nach 48-stündiger Nahrungsentziehung so viel Gerste erhielten, als sie fressen mochten. Schon äußerlich erwies sich die Schleimhaut des Drüsenmagens in beiden Fällen auffallend verschieden. Die der Hungertiere zeigte „eine weißliche Farbe bei mattem undurchsichtigen Aussehen“, während sie bei den Freßtieren ein „rötlich-durchscheinendes Aussehen“ darbot. Immer fand sich nicht nur die Hornschicht des

Muskelmagens (durch Gallenfarbstoff) dunkelgrün gefärbt, sondern die grüne Färbung erstreckte sich bei Hungertieren auch auf den schleimigen Belag des Drüsenmagens, und selbst die gelbrötliche Schleimhaut des Oesophagus war mit zahlreichen hellgrünen Fetzen (ohne jegliches Futter) belegt. Schon Teichmann (624) hatte beobachtet, daß die stark saure Flüssigkeit im Drüsenmagen hungernder Tauben durch Galle grün gefärbt erscheint. Die erwähnte sichtbare Verschiedenheit der Magenschleimhaut geht Hand in Hand mit den oben bemerkten Unterschieden im Fermentgehalt. Indem Braitmaier Tauben in verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme (2, 4 und 15 Stunden) untersuchte, ließ sich die Pepsin-„Ladung" und -Absonderung übersichtlich feststellen. Es ergab sich, daß die Aenderungen des Gehaltes der Magenschleimhaut an peptischem Ferment (bezw. dessen Vorstufe) bei den Tauben sich in ganz ähnlicher Weise vollziehen, wie es von Grützner seinerzeit für die Magenschleimhaut

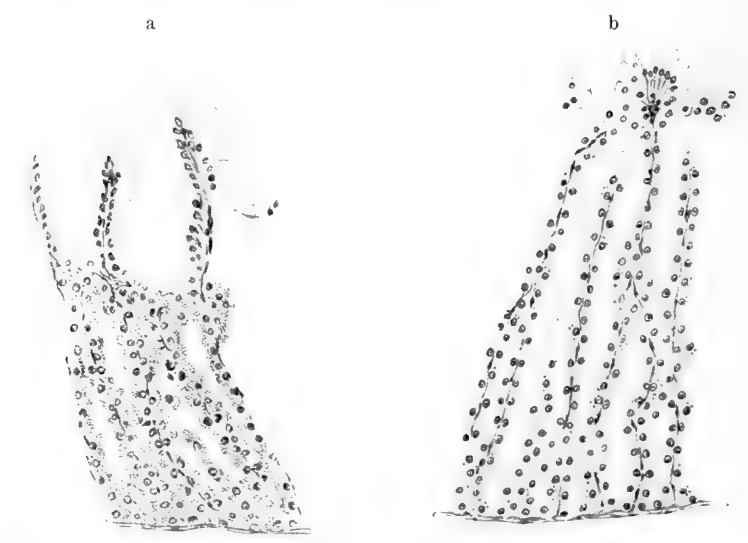


Fig. 426. Magendrüsen (Drüsenmagen) der Taube: a im Hungerzustande, b in der 6. Verdauungsstunde (pepsinarm). (Nach Braitmaier.)

des Hundes festgestellt wurde. Nur stellt sich bei den Tauben die kleinste Menge Pepsin vielleicht etwas früher ein als beim Hund, und die Ladung dauert länger, denn bei reichlicher Fütterung ist nach 24 Stunden der Kropf noch lange nicht leer. Mit dem wechselnden Pepsingehalt gehen auch hier charakteristische Aenderungen im Aussehen der Drüsenzellen Hand in Hand, ja sie scheinen sogar viel ausgeprägter zu sein als bei Säugetieren. Bei Hungertieren fand Braitmaier die Zellen dicht erfüllt mit kleinen Granulis, während bei lebhafter Verdauung (etwa um die 6. Verdauungsstunde) kaum Körnchen in den mehr homogen aussehenden Zellen zu finden sind. Ersterenfalls erwies sich die Schleimhaut außerordentlich reich an Pepsin, letzterenfalls lieferte sie dagegen nur sehr wenig Ferment (Fig. 426).

So wenig wie bei Säugetieren ist auch bei Vögeln der Hungerzustand als ein Zustand der Ruhe für den Magen resp. die Magen-

drüsen aufzufassen. „In ihm findet der Vorgang der ‚Ladung' statt. Die Vorstufe des Pepsins sammelt sich in den Zellen und harrt ihrer Ausstoßung. Wird durch einen Reiz, gewöhnlich eben durch das Einführen von Nahrungsstoffen, das Signal gegeben, so beginnt beim Freßtier die Entladung, die Absonderung des Pepsins. ... Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es die freie Säure des Magensaftes, welche die Umwandlung des Propepsins im Magen bedingt, so wie sie es auch außerhalb desselben vermag." (Braitmaier.)

Nach Gertrud Southall (606) soll in der Magenschleimhaut bezw. dem Mageninhalt der Taube auch eine Amylase vorhanden sein, indessen ist diese Angabe wohl noch als sehr zweifelhaft zu bezeichnen.

Bei der relativen Kleinheit des Drüsenmagens und den oft enormen Futtermengen, welche aufgenommen werden, erhebt sich naturgemäß die Frage, an welcher Stelle des Verdauungstraktes sich überhaupt die chemische Magenverdauung abspielt. Daß nicht der Drüsenmagen selbst der Hauptort derselben sein kann, folgt schon daraus, daß man in der Regel nur wenig Nahrungsbestandteile in demselben findet. Klug (352) ist der Meinung, daß die Magenverdauung bei der Gans hauptsächlich „im Schlunde" (Oesophagus) vor sich geht, und führt an, daß er sich von dem Uebertritt des Magensaftes in den Schlund und Kropf bei nüchternen, mit Pilocarpin vergifteten Tieren direkt überzeugt habe. Es scheint Klug entgangen zu sein, daß schon früher Teichmann (624) bei der Taube das Vorhandensein von peptischem Enzym in der Schleimhaut des Kropfes festgestellt und zugleich nachgewiesen hat, daß dasselbe hier nicht autochthon entstanden, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach mit Sekret des Drüsenmagens heraufgelangt ist. Brechbewegungen, welche bei Tauben so leicht entstehen, könnten hierzu vielleicht Veranlassung gegeben haben. Teichmann, welcher, wie schon früher erwähnt wurde, in einem beschränkten Bezirk der Kropfschleimhaut das Vorkommen von Drüsen nachgewiesen hatte, suchte auf verschiedene Weise darüber Sicherheit zu gewinnen, ob nicht etwa diese Drüsen als Pepsinbildner anzusehen seien. „Einer Taube, deren Kropf durch Hungern entleert war, wurde die Speiseröhre möglichst tief unterhalb des Kropfes unterbunden, wobei ein Teil der Drüsenleisten über, der andere unter der Ligatur blieb. So sollte ein Abschluß des Kropfes gegen den Drüsenmagen erzielt werden. Die Tiere vertragen die Operation so gut, daß sie gleich nachher wieder Nahrung aufnehmen. Die erste so operierte Taube bekam nur Wasser. Nach 24 Stunden fanden sich im Kropf 10 ccm trübgelblicher Flüssigkeit; 1 ccm derselben mit 5 ccm 0,2-proz. HCl versetzt, verdaute sehr rasch." Ebenfalls wirksam zeigten sich salzsaure Extrakte der drüsenhaltigen Schleimhaut. Einer anderen Taube mit leerem Kropf wurde ein an einem Faden befestigtes Schwammstückchen in den Drüsenmagen gebracht, der Oesophagus unterbunden und auch in den Kropf mehrere Schwammstückchen eingeführt. Nach 24 Stunden fand sich im Drüsenmagen und dem Speiseröhrenabschnitt unter der Ligatur Flüssigkeit, welche durch Gallenbeimischung eine grünliche Farbe hatte und stark sauer reagierte. Die Schwammstücke aus dem Kropf enthielten eine alkalische Flüssigkeit, welche, angesäuert, deutliche, wiewohl schwach verdauende Wirkungen erkennen ließ. In der Regel reagiert die Kropfschleimhaut resp. der Inhalt sauer, und zwar aus gleichem Grunde, wie auch die kutanen (ösophagealen) Magenabteilungen (Vormagen) verschiedener Säugetiere, nämlich infolge der Entwicklung von Milchsäure durch dort ablaufende Gärungsprozesse. Daß das im Kropf gefundene Pepsin höchst wahrscheinlich — denn sicher beweisend sind auch die erwähnten Versuche Teichmanns keineswegs — aus dem Drüsenmagen stammt, dafür ließe sich auch geltend machen, daß nach Pilocarpinvergiftung sich im Kropfe auch freie HCl nachweisen läßt, die sicher aus dem Magen stammt. (Teichmann.) Endlich wären die bereits erwähnten

Befunde Braitmaiers anzuführen, aus denen hervorzugehen scheint, daß bei hungernden Tauben Galle bis in den Oesophagus gelangt. Demungeachtet kann ich mich der Meinung Scheunerts, „daß die Verdauungssekrete des Drüsenmagens unter normalen Verhältnissen immer in den Kropf und die unteren Abschnitte des Oesophagus gelangen", und daß demnach „schon im Kropf ein Abbau der Eiweißkörper durch Pepsin vor sich geht", nicht anschließen und halte daher, wenigstens für Körnerfresser, auch die Ansicht Klugs für unzutreffend, hauptsächlich aus dem Grunde, weil, selbst wenn das Sekret des Drüsenmagens normalerweise bis in den Kropf gelangen sollte (was doch durchaus nicht bewiesen ist), jede Möglichkeit einer chemischen Einwirkung auf die zwar gequollenen, aber sonst noch ganz intakten Samenkörner fehlt. Dies gilt auch bezüglich des mehrfach im Taubenkropf beobachteten Vorkommens eines diastatischen Fermentes (Amylase). Wie Langendorff angibt, läßt sich aus dem Kropf der Taube durch eingebrachte Schwämmchen sowie durch Glyzerinextraktion der Schleimhaut eine kräftig diastatisch wirkende Flüssigkeit gewinnen. Doch scheint die Bedeutung dieses Enzyms keine sehr große zu sein. Wenigstens gelang es Langendorff niemals, in der Flüssigkeit, die mit Erbsen stunden-, ja tagelang im Kropfe verweilt hatte, eine Spur von Zucker zu entdecken; auch ergab sich, daß durch Schwämmchen gewonnene und auf gekochte Stärke gut wirkende Kropfflüssigkeit, außerhalb des Körpers mit rohen Erbsen stundenlang bei 40° C digeriert, niemals auch die geringste Menge Zucker bildete. Die vorhergehende Zermalmung durch den Muskelmagen scheint daher notwendige Bedingung für das Wirksamwerden der diastatischen Fermente zu sein. Auch E. Fischer und Niebel fanden neuerdings wässerige Extrakte des Hühnerkropfes diastatisch wirksam.

Schon Spallanzani betrachtete den Kropf in diesem Sinne nicht als ein Verdauungsorgan wie den Magen, sondern lediglich als eine Vorbereitungsstätte. Er erhielt aus dem Kropf vom Truthahn eine Flüssigkeit „fast durchsichtig, klebricht und mehr süßlich als ganz unschmackhaft" (l. c. p. 44). Um größere Mengen dieses Saftes zu gewinnen, führte er reine, trockene Schwämmchen in den Kropf ein und drückte sie nachher wieder aus. „Ich steckte in den leeren Kropf einer Taube einen trockenen, aber zuvor durch Waschen von aller Unreinigkeit gänzlich gesäuberten kleinen Schwamm und ließ ihn 12 Stunden in demselben: da ich sodann die Taube schlachtete und ihn wieder herausnahm, war er ganz mit Feuchtigkeit durchzogen, und wie ich dieselbe in ein Glas gedrückt hatte, war mir mehr als eine Unze davon zuteil worden. Nun wandte ich größere Schwämme zu dieser Absicht bei unseren Hühnern und Truthühnern an, deren ihre Kröpfe mir eine weit größere Menge ähnlicher, aus dem Schlund dahin gekommener Feuchtigkeiten gewährten. Ein Truthahn gab mir binnen 10 Stunden 7 Unzen dieser Feuchtigkeiten." (Spallanzani, l. c. p. 47.) „Man kann also gar nicht zweifeln", fährt Spallanzani fort, „daß gedachte Feuchtigkeit dazu bestimmt ist, das Futter, welches eine gewisse Zeit in dem Kropfe oder in der erweiterten Röhre liegen bleibt, zu erweichen, damit es dadurch geschickt wird, desto leichter zerrieben oder zermalmet zu werden und zugleich die Eigenschaften zur leichteren Verdauung erhält". Bei Raubvögeln wie überhaupt Fleischfressern könnte es aber ganz wohl anders sein, obschon ich es auch hier für wahrscheinlich halte, daß der Magensaft nach Maßgabe des Bedarfes in den sogenannten Muskelmagen, der ja nur einen modifizierten Pylorusabschnitt darstellt, fließt und hier seine verdauende Wirkung entfaltet. Hiermit stimmen auch die zahlreichen Beobachtungen Spallanzanis sowie andererseits die leicht zu bestätigende Erfahrung überein, daß Nahrungsbestandteile außer im Kropfe fast nur noch im Muskelmagen, hier aber zerkleinert und in voller Verdauung begriffen, gefunden werden.

Es wäre von Interesse, zu untersuchen, ob nicht in solchen Fällen, wo der Drüsenmagen, umgekehrt wie bei den Hühnervögeln

und Tauben, stärker als der Muskelmagen (Störche, Papageien, Strauße) und manchmal (Sturmvögel) sogar riesig entwickelt (vgl. Fig. 390a) ist, die chemische Verdauung, wie es auch sonst für die Wirbeltiere die Regel ist, innerhalb der Drüsenzone selbst erfolgt.

Es darf hier auch eine Beobachtung von Brandes (85) nicht unerwähnt bleiben, dem es bei einer jungen, 7 Monate lang mit Fleisch gefütterten Taube schien, „als ob dieses überhaupt nicht bis in den Muskelmagen gelangt, sondern schon im Drüsenmagen völlig aufgelöst und von dort aus als Speisebrei in den Dünndarm hineingepreßt würde“. Schepelmann (556) scheint es sogar für völlig ausgemacht zu halten, daß „die Verdauung weicher, leicht löslicher Nahrung hauptsächlich im Drüsenmagen vor sich geht, die Verdauung fester, schwer löslicher Nahrung dagegen hauptsächlich im Muskelmagen“. Er meint, daß bei vielen Fleischfressern der Drüsenmagen „eine Art Kropf zur Aufnahme der voluminösen Nahrung bildet“, führt aber andererseits an, daß bei genudelten Gänsen der Oesophagus, nicht aber der Drüsenmagen als Reservoir der überreichlich zugeführten Nahrung dient.

Für die Klasse der **Reptilien** liegen merkwürdigerweise, soviel ich wenigstens in Erfahrung bringen konnte, aus neuerer Zeit gar keine Angaben über den Magensaft und dessen Wirkungen vor. Es wäre nur die kurze, aber sehr auffallende Bemerkung Edingers (179) zu verzeichnen, daß Magenextrakte der Ringelnatter zwar sauer reagieren, aber keine freie Mineralsäure enthalten. Ferner hat Langley (389) im Anschluß an mikroskopische Untersuchungen einige Angaben über den Pepsingehalt verschiedener Partien der Magenschleimhaut desselben Tieres gemacht. Er teilte bei einer Ringelnatter, die 24 Stunden vorher einen Frosch verschlungen hatte, die drüsenhaltige Schleimhaut in 4 Teile, die über Schwefelsäure getrocknet und dann mit verdünnter HCl extrahiert wurden. Es ergab sich in der Richtung von vorn nach hinten eine stetige Abnahme an Pepsin. Dementsprechend machten sich Verdauungserscheinungen am Körper des im Magen befindlichen Frosches nur rückwärts bemerkbar. Hier traten auch die ersten mikroskopisch erkennbaren Veränderungen an den Zellen der Fundusdrüsen hervor und schreiten von da gegen die weiter nach vorn liegenden Regionen fort. Sie bestanden in einer Verminderung der Zahl der Granula, so daß die hinteren Fundusdrüsen im frischen Zustande fast körnchenfrei erscheinen, wie die Pylorusdrüsen. Doch lassen sich beide Drüsenarten demungeachtet wohl unterscheiden, indem die ersteren ein mehr gelbliches, fettähnliches Aussehen zeigen. Die größte Veränderung fand Langley 60 Stunden nach der Fütterung. Dann zeigten die Drüsen im letzten Drittel der Fundusregion nur spärliche Körnchen, im mittleren Drittel enthielten die Zellen deutlich weniger Körnchen als normal, während sie in der vorderen Region dicht mit Körnchen erfüllt waren. Es kann hiernach wohl kaum bezweifelt werden, daß auch hier die Granula der Fundusdrüsenzellen das Material für die Pepsinbildung darstellen und in dem Maße aufgelöst werden, als Ferment abgesondert wird. Als besonders beachtenswert möchte ich noch anführen, daß nach Langley die Zellen der Pylorusdrüsen hell und nicht gekörnt sind (frisch untersucht). Er fand in der Pylorusschleimhaut dementsprechend immer nur außerordentlich wenig Pepsin.

Ganz eigenartigen Verhältnissen in Hinsicht auf die Pepsin- und Säurebildung begegnen wir unter den **Amphibien** bei den Fröschen, indem sich hier außer den eigentlichen Magendrüsen (Fundusdrüsen), deren Bau in allen wesentlichen Punkten mit dem bei anderen Amphibien und überhaupt niederen Wirbeltieren beobachteten übereinstimmt, auch die Oesophagusdrüsen wesentlich daran beteiligen. Die ersteren Angaben hierüber stammen von Swiecicki (617).

Er konnte unter allen Umständen die bei weitem größte Menge von Pepsin aus dem Oesophagus extrahieren. Die Menge schwankte nach dem Verdauungszustande. Während der Verdauung schienen die Drüsenzellen meist groß zu sein und enthielten viel Pepsin, im Hunger dagegen waren sie klein und pepsinarm. Im Magen war die extrahierte Fermentmenge viel geringer, unter Umständen verschwindend gegenüber der aus dem Schlund gewonnenen. Die geringsten Mengen waren stets in der Regio pylorica anzutreffen. Die Pepsinmenge steigt in allen drei Abschnitten (Schlund, Fundus und Pylorus) in den ersten 6—10 Verdauungsstunden, sinkt dann bis gegen die 20. Stunde, wo sie ihr Minimum erreicht und dann wieder ansteigt. Swiecicki glaubte, daß außer beim Frosch auch bei *Pelobates*, *Hyla*, *Bufo* und Tritonen die Pepsinmenge im Oesophagus stets größer sei als im Magen. Er schließt hieraus, „daß bei den genannten Tieren die Pepsinbildung vorzugsweise, ja vielleicht nur im Oesophagus stattfindet, während der die Belegzellen (! B.) führende Magen nur die Säure produziert". Unterband er den Oesophagus an seiner Einmündungsstelle in den Magen und brachte er vom Duodenum her in den gut gereinigten Magen Fleischstückchen, so zeigten dieselben zwar stets ziemlich bald eine deutlich saure Reaktion; eine Lösung des Fleisches ließ sich aber selbst nach 24-stündigem Verweilen im Magen niemals konstatieren, so daß es den Anschein hatte, als ob von dem Magen und seinen Drüsenzellen zwar Säurebildung geleistet werden kann, das Pepsin hingegen völlig fehlt. Ganz anders gestaltete sich das Resultat, wenn der gleiche Versuch in dem morphologisch verschiedene Drüsen führenden Oesophagus des Frosches wiederholt wurde. Ligiert man diesen unten und füllt in den entstandenen Sack Fleischstückchen, so zeigen diese zwar auch nach Stunden noch keine Veränderung. Bringt man sie aber jetzt in eine schwache (1-prom.) HCl-Lösung, so werden sie äußerst rapid verdaut, zum Beweis, daß sie sich im Oesophagus reichlich mit Pepsin durchtränkt hatten und daß diese Drüsen vorzugsweise Fermentbildner sind.

Der von Swiecicki angenommenen Gleichstellung der Magendrüsenzellen des Frosches mit den Belegzellen der Säuger und den Oesophagusdrüsenzellen mit den Hauptzellen ist in der Folge wohl mit Recht widersprochen worden. In der Tat muß namentlich die erstere auch von R. Heidenhain akzeptierte Annahme von vornherein den allergrößten Bedenken begegnen, wenn man berücksichtigt, daß die Magendrüsenzellen des Frosches morphologisch in keiner Weise von den entsprechenden Zellen bei allen anderen niederen Wirbeltieren erheblich abweichen, wie es insbesondere auch die ausgezeichneten Untersuchungen von Langley gezeigt haben. Zwei Tatsachen sind es, die bei der Beurteilung der ganzen Frage berücksichtigt werden müssen, einmal die, daß, wie Swiecicki zuerst fand und spätere Untersuchungen bestätigt haben, bei Fröschen auch die Oesophagus-

drüsen Pepsin, und zwar in reichlicher Menge bilden, und zweitens, daß die eigentlichen Magendrüsen neben HCl ebenfalls Pepsin liefern. Da das Sekret der ersteren wie das der Pylorusschleimhaut der Säugetiere alkalisch reagiert, so tritt die verdauende Wirkung erst nach entsprechendem Säurezusatz hervor. Dagegen findet man den Mageninhalt im Zustande der Verdauung immer von einem dicken, klebrigen, stark sauer reagierenden Schleim eingehüllt. Die Methoden der Untersuchung des Pepsingehaltes verschiedener Schleimhautpartien waren die gleichen wie bei entsprechenden Versuchen am Säugetiermagen. Es kamen Extrakte mit verdünnter HCl oder Glyzerin zur Verwendung. Selbstverständlich kommt das im Oesophagus erzeugte Ferment (resp. Pepsinogen) immer erst im Magen zur Geltung, wo es offenbar durch die hier abgesonderte Säure aktiviert wird. Am reichsten an Pepsin fand LANGLEY (l. c.) den untersten Abschnitt des Oesophagus und den Anfangsteil des Magens, am ärmsten daran erwies sich der Pylorusabschnitt (vgl. OPPEL, l. c. I, p. 115, und II, p. 67 ff.).

Die physiologisch-chemischen Untersuchungen, die nach mancher Richtung hin einer Erweiterung und Ergänzung bedürftig erscheinen, werden durch sehr sorgfältige Beobachtungen der mit der Verdauung Hand in Hand gehenden histologischen Veränderungen der betreffenden Drüsen ergänzt. Nachdem schon SWIECICKI (l. c.), PARTSCH (490), NUSSBAUM (481) und GRÜTZNER solche Veränderungen beschrieben hatten, hat LANGLEY (389) dieselben zum Gegenstand einer monographischen Bearbeitung gemacht, deren Ergebnisse hier noch in Kürze besprochen werden müssen.

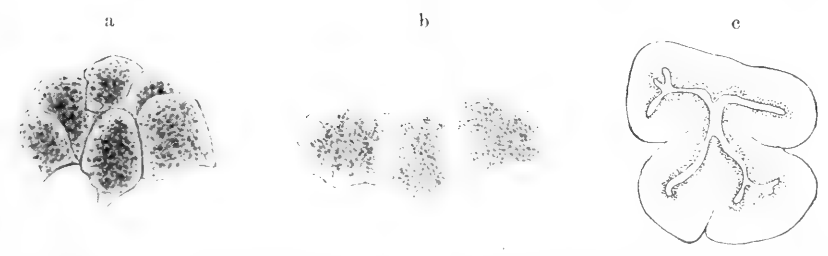


Fig. 427. Lebendfrische Oesophagealdrüsen vom Frosch. a Rand eines Drüsenläppchens $1^1/_2$ Stunden nach Wurmfütterung. b Rand eines Drüsenläppchens 6 Stunden nach Fütterung. c Endschlauch einer Oesophagusdrüse. 45 Stunden nach Fütterung mit einem großen Stück Schwamm. Die Körnchen haben sehr an Größe abgenommen und bilden eine Zone um das erweiterte Lumen. Mehrere Endschläuche in diesem Objekt hatten alle ihre Körnchen verloren. Die Begrenzung des Lumens ist in der Kopie schärfer markiert als im Original. (Nach LANGLEY.)

Er findet im frischen Zustand die sezernierenden Zellen der Oesophagusdrüsen bei *Rana temporaria* mit Körnchen erfüllt, die etwa 5mal so groß sind wie die, welche man in den Zellen der Magendrüsen findet. Bezüglich des mikrochemischen Verhaltens sei erwähnt, daß jene Granula sich leicht in verdünnter HCl (0,4-proz.), weniger leicht in Alkalien lösen, auch in Alkohol sind sie teilweise löslich. Nach der Fütterung zeigen die dem Magen näher gelegenen Oesophagusdrüsen deutlichere, durch die sekretorische Tätigkeit bedingte Veränderungen als die entfernteren. Wurde nur eine mäßige Futtermenge (Würmer) verabreicht, so war nach etwa 2 Stunden eine Abnahme der Zahl der Granula in der äußeren (basalen) Hälfte der Zellen bemerkbar, so daß hier eine hellere Zone entsteht, die im weiteren Verlaufe immer mehr anwächst (Fig. 427 a—c).

Dann beginnen etwa nach 5 Stunden sich wieder allmählich Körnchen neu zu bilden. Die helle Außenzone füllt sich damit mehr und mehr und in 2—4 Tagen sind die Zellen wieder ganz „geladen". Die Zeit der vollständigen Wiederherstellung (Ladung) der Zellen wechselt übrigens außerordentlich, bisweilen sind die Drüsen

schon 24 Stunden nach der Fütterung wieder vollständig gekörnt, in anderen Fällen dauert die Ladung länger als 8 Tage. Es ist zu bemerken, daß die Granula schon wieder zu wachsen beginnen, bevor noch der Magen wieder ganz leer geworden ist. Diese Veränderungen bezw. Unterschiede lassen sich auch schon mit unbewaffnetem Auge erkennen, indem die Oesophagusschleimhaut eines Hungerfrosches infolge der Granulafüllung deckfarbig weiß, die des verdauenden Tieres dagegen durchscheinend grau aussieht. Am besten geeignet fanden es Langley und Sewall (391), die Oesophagusschleimhaut mit der Muskelseite nach oben über einen Korkrahmen zu spannen und dann im durchfallenden Licht zu untersuchen. Weniger günstig erwiesen sich Schnitt- und Zupfpräparate. Bei Schwammfütterung ergeben sich dieselben Veränderungen, doch entwickeln sie sich langsamer, als bei Verabreichung verdaulicher Nahrung. Eine deutlich wahrnehmbare Verminderung der Granula ist dann meist erst nach 3—4 Stunden im untersten Abschnitt des Oesophagus zu sehen; die Restitution erfolgt erst nach Tagen. Bisweilen erreicht der Schwund der Körnchen eine solche Ausdehnung, daß in einzelnen Drüsen überhaupt keines mehr zu erkennen ist. Dabei ist oft das Lumen außerordentlich weit geworden, die Zellen sehr klein. Speit der Frosch den Schwamm wieder aus oder wird er entfernt, so beginnen die Drüsen sofort die Granularegeneration und in 1—2 Tagen ist das Lumen unbemerkbar eng geworden und die Zellen wieder vollgepfropft mit großen Granulis. Es scheint demnach hier abweichend von dem Verhalten bei Säugetieren (Hund) auch eine rein mechanische Reizung der Schleimhaut durch unverdauliche Substanzen die Drüsen zu energischer und langanhaltender Tätigkeit zu veranlassen. Ohne allen Zweifel handelt es sich bei den Körnchen um eine Vorstufe des Pepsins, denn Langley fand den *Pepsingehalt der Schleimhaut stets abhängig von dem Granulagehalt der Zellen.* Auch Grützner findet beim Hungerfrosch mit pepsinreicher Schleimhaut die Oesophagusdrüsen gekörnt, während sich nach der Fütterung eine helle Zone an den Zellen ausbildet.

Die eigentlichen Magendrüsen, welche Langley, da sie (außer Pepsin) auch Säure absondern, als „*oxyntic glands*“ (von ὀξύνειν = sauer machen) bezeichnet, erscheinen bei Untersuchung im frischen Zustande entsprechend dem geringeren Pepsingehalte nicht so deutlich gekörnt wie die Zellen der Oesophagusdrüsen, und bieten mehr das Aussehen einer „Mattglasplatte“. Bei recht dünner Schleimhaut und günstiger Beleuchtung sieht man aber, daß die Zellen dennoch von deutlichen Granulis erfüllt sind, die aber das Licht nur wenig stärker brechen als das Zellprotoplasma. Das eigentümlich *matte* Aussehen dieser Zellen erinnert nun sehr an die Beschreibung, welche neuerdings Noll und Sokoloff von den Belegzellen der Säugetierdrüsen im Zustande der Tätigkeit gegeben haben (478, p. 112). Da sie es nicht für ausgeschlossen halten, daß diese trübe Beschaffenheit, welche das Erkennen der Granula so sehr erschwert, hier durch die Säurebildung verursacht wird, so könnte man wohl daran denken, auch das ähnliche Aussehen der Zellen der „oxyntic glands“ in dieser Weise zu deuten. Jedenfalls sind diese Zellen dadurch scharf unterschieden, sowohl von den sezernierenden Elementen der Oesophagusdrüsen, wie von jenen der ganz hellen Pylorusdrüsen.

Die Aenderungen nun, die in den „oxyntic glands“ bei der Verdauung eintreten, bestehen, ähnlich wie bei den Oesophagusdrüsen, in Verkleinerung der Zellen unter Erweiterung des Drüsenlumens. *Während aber die Granula bei den letzteren während der Verdauung aus den äußeren (basalen) Teilen der Zellen schwinden, schwinden sie bei jenen gerade umgekehrt aus dem inneren freien Abschnitt.* „Die Abnahme der Granulazahl macht sich vor allem in einem Hellerwerden der frischen Drüsen geltend, ja während starker Verdauung werden die Säuredrüsen der hinteren, dem Pylorus näheren Region so hell wie die Pylorusdrüsen; an solchen frischen Drüsen ist die innere hell werdende Zone der Zellen nicht oder nur wenig deutlich zu sehen, wohl aber

an Osmiumpräparaten. Der Kern der Zellen in der Verdauung ist von fein granuliertem Protoplasma umgeben, er erscheint im Verhältnis zur Zelle viel größer und nach außen gerückt. In der 7. Verdauungsstunde beginnt die Rückkehr zum normalen Ruhe-Zustande. Je größer die Mahlzeit (Zahl der gefütterten Würmer), um so bedeutender sind die Aenderungen und zum Unterschied gegen die Oesophagus-Pepsin-Drüsen bedeutender nach verdaulicher Nahrung als nach Schwammfütterung." Zit. nach METZNER.

Die Drüsen der Pylorusgegend hält LANGLEY für reine Schleimdrüsen und identifiziert ihre Zellen mit den „Halszellen" der Fundusdrüsen. Die äußerst geringen Pepsinmengen, die er zu extrahieren vermochte, hält er nicht für hier autochthon entstanden. Bei Bufo findet er in den letzten Oesophagusdrüsen und in den ersten Fundusdrüsen deutliche Granula (weniger deutlich als in den Oesophagusdrüsen des Frosches, aber deutlicher als in dessen Magendrüsen). Bei der Verdauung wird der basale Teil der Zellen spärlicher gekörnt, doch zeigt sich selten eine ganz körnchenfreie Zone. In den vorderen Fundusdrüsen zeigen die Zellen keine Aenderung in der Verteilung der Körnchen. In den weiter nach hinten ge-

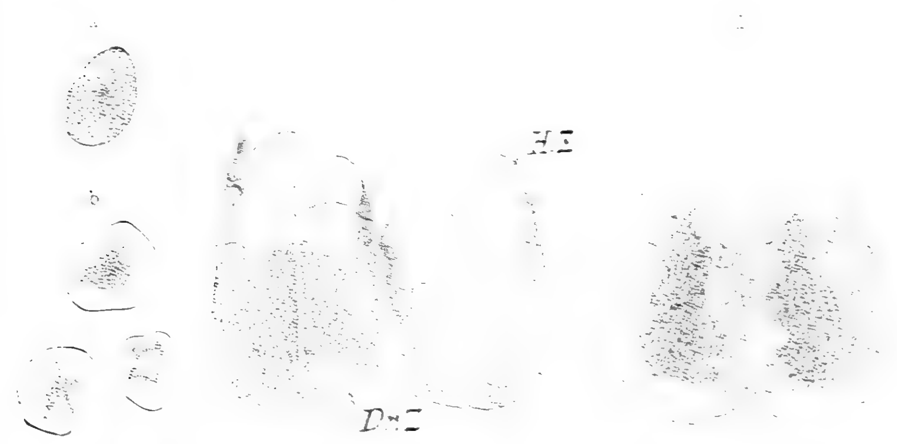


Fig. 428. Triton cristatus. a Magendrüse im frischen Zustande 24 Stunden nach Wurmfütterung. b 3 Stunden nach Wurmfütterung. c Vordere Fundusdrüse, Ruhestadium. Deutliche Körnchen füllen die ganze Zelle. Hier und da sind Kerne zu sehen. S Schleimzellen im Drüsenhals weniger deutlich als im frischen Zustande. DrZ Drüsengrundzellen. HZ Halszellen. d Vordere Fundusdrüse nach Schwammfütterung. Die Grenzen sind scharf markiert. Die Zellen sind von beinahe normaler Gestalt, die Körnchen sind etwas kleiner als beim normalen Hungertier. Nach LANGLEY.

legenen verschwinden die Körnchen mehr aus dem inneren als aus dem äußeren Teil der Zellen, doch wird ein nicht gekörnter Rand selten so deutlich wie beim Frosch. Der Pepsingehalt ist auch bei der Kröte im Oesophagus und im Anfangsteil des Magens am größten und nimmt nach hinten allmählich ab.

Besonders deutlich ist dies bei Triton cristatus und taeniatus. Unter allen von LANGLEY untersuchten Tieren zeigt Triton den deutlichsten Effekt des Fastens. In den Fundusdrüsen bildet sich eine mehr oder weniger deutliche, nicht von Körnchen durchsetzte Außenzone, so daß im optischen Querschnitt frisch untersuchter Drüsenschläuche ein ähnliches Bild entsteht, wie wir es auch beim Pankreas wiederfinden werden und wie es bei der Parotis bereits beschrieben wurde. Während der Verdauung findet Verminderung der Körnchen statt, die schließlich nur einen schmalen, das Drüsenlumen begrenzenden Saum bilden (Fig. 428 a, c, d).

Durch die Muskelwand von Molchen haben LANGLEY und SEWALL (391) bei voller Blutzirkulation die Fundusdrüsnn beobachtet und die gleichen Verhältnisse — granuläre Füllung im Hunger und Abnahme während der Verdauung, Ersatz von der Basis her — wie beim Frosch gefunden.

Wenn es durch die mitgeteilten histo-physiologischen Untersuchungen als erwiesen gelten darf, daß die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei Vögeln, Reptilien und Amphibien seitens der Drüsenzellen des Magens und bei den letzteren zum Teil auch des Oesophagus sich in ganz ähnlicher Weise vollzieht wie in den Hauptzellen der Säugetiere, so müssen doch die Magendrüsen dort zugleich auch die erforderliche Säure ausscheiden. In dieser Beziehung ist es nun von großem Interesse, daß die dieser Doppelfunktion dienenden Drüsenzellen der niederen Wirbeltiere mit den Belegzellen der Säuger ein Strukturverhältnis gemeinsam haben, auf welches man erst in neuerer Zeit aufmerksam geworden ist. Es handelt sich dabei um das Vorkommen sogenannter „Bürstenbesätze“, die, wie es scheint, den „Hauptzellen“ fehlen, während sie dagegen anderen Drüsenelementen (Nierenepithel) zukommen. M. HEIDENHAIN beobachtete zuerst am Axolotl an allen die Magendrüsen auskleidenden Zellen einen Besatz feinster haarähnlicher Gebilde, die TORNIER (628a) in der Folge auch an anderen, besonders schön bei geschwänzten Amphibien fand. Befanden sich die Drüsen in voller Tätigkeit, so setzten sich die Zellen nicht scharf gegeneinander ab; „oft gehen Ausbuchtungen vom Lumen aus tief in den Zelleib hinein und die ganze freie Fläche, einschließlich der Buchten, war mit feinen Härchen besetzt, wodurch ein Saum entsteht, der durchaus an den Stäbchensaum der Darmepithelien erinnert. Eine Flimmerbewegung ließ sich niemals konstatieren. Unter den Anuren wies TORNIER Bürstenbesätze bei *Bufo vulgaris,* unter den Reptilien bei *Anguis fragilis* und *Lacerta* nach. „Die größten Schwierigkeiten bietet die Untersuchung des Säugetiermagens. Nur bei einigen Nagetieren (Maus, Kaninchen) fehlen stellenweise die Hauptzellen im Halse der Fundusdrüsen, so daß ein freier Rand der Belegzellen entsteht; an solchen Stellen konnte TORNIER dann auch die Bürstenbesätze ganz deutlich erkennen.

Von größtem Interesse ist nun der Umstand, daß, wie es scheint, das Vorkommen von Bürstenbesätzen an den Tätigkeitszustand der Drüsen geknüpft erscheint. Außerhalb der Verdauung vermißte sie TORNIER sowohl bei Amphibien wie bei Reptilien. Es scheint dies zweifellos auf eine Beziehung der Härchensäume zum Sekretionsvorgang hinzuweisen, „denn mit ihr erscheinen und verschwinden sie“. Ueber das Wie herrscht freilich noch vollkommenes Dunkel.

3. Pepsine (?), Labferment (Chymosin) und Lipase des Magensaftes.

Schon in dem Abschnitt über die Ernährung der Fische wurde die Frage berührt, ob die im Magensaft enthaltene Protease, das Pepsin, bei Kalt- und Warmblütern verschieden sei oder nicht. Die Gründe für die erstere Annahme hatte man zunächst hauptsächlich auf die angebliche Tatsache gestützt, daß für das Pepsin der Kaltblüter (Hecht, Frosch) die Optimaltemperatur seiner Wirksamkeit viel niedriger liege als bei dem Warmblüterpepsin.

Wie bei jedem Ferment ist auch beim Pepsin die Wirkungssphäre innerhalb gewisser Temperaturgrenzen eingeschlossen. Im allgemeinen darf für Warmblüter eine Temperatur von etwa 40° C als Optimum gelten; über 50° nimmt die Wirksamkeit rasch ab; als obere Grenze („Tötungspunkt“) wird meist 65° C angenommen. Nach BIERNACKY (70) verliert ein künstlich bereiteter Magensaft (0,2-proz. HCl) schon durch eine 5 Minuten lange Erwärmung auf 65° C vollständig seine peptische Wirkung, und selbst 60° C vermögen schon eine merkliche Schwächung der Ver-

dauung herbeizuführen, welche sich in einer Verlangsamung der Lösung äußert. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß die Empfindlichkeit der Fermente höheren Temperaturgraden gegenüber sehr wesentlich von der Reinheit der verwendeten Präparate abhängt, und zwar steht nach E. W. SCHMIDT (577) die Thermolabilität im umgekehrten Verhältnis zur Reinheit eines Fermentes. Es wird auf diese Verhältnisse bei Besprechung des Trypsins zurückzukommen sein.

Durch Anwesenheit gewisser Salze [$(NH)_4Cl$, $(NH_4)_2SO_4$, $(NH_4)NO_3$, $(NH_4)_3PO_4$, NaCl in 0,2—0,5-proz. Lösung] wird die Resistenzfähigkeit des Ferments sehr wesentlich gesteigert, und erst eine Temperatur von 70° C vermag nun die peptische Wirkung aufzuheben, doch ist dies nur bei saurer Reaktion der Fall. In neutraler Lösung verlor ein möglichst gereinigtes, nach KÜHNEs Methode dargestelltes Pepsin seine Wirksamkeit schon bei 55° C; unter sonst gleichen Umständen wirkte bei Vorhandensein freier Säure (0,2-proz. HCl) erst die Temperatur von 60° tötend ein, ohne Unterschied ob die Erhitzung 5 oder 10 Minuten dauerte. Man darf daher wohl sagen, daß das Enzym durch die saure Reaktion geschützt wird, indem seine Widerstandsfähigkeit gegen höhere Temperaturen wesentlich zunimmt.

Wie die Wirkung der Enzyme im allgemeinen bei niederen Temperaturen abnimmt und unterhalb einer gewissen Grenze völlig erlischt, so gilt dies auch im allgemeinen für das Pepsin des Magensaftes. Die älteren Beschreibungen künstlicher Verdauung bei niederer Temperatur (vgl. FICK und MURISIER, 223) enthalten nur kurze Andeutungen. So bezeichnet SCHIFF als untere Grenze der Wirkung des Magensaftes + 13° C, KÜHNE + 5° C, FICK hingegen behauptet (l. c.), daß die Magenschleimhaut des Schweines und Hundes unter + 10° C selten eine Spur von Fähigkeit besitze, geronnenes Eiweiß zu lösen. Bei 0° C fand FICK niemals die geringste Spur von Verdauung. Dagegen zeigten seine Versuche, daß Extrakte der Magenschleimhäute des Frosches, des Hechtes und der Forelle auch noch bei 0° regelmäßig lösend auf geronnenes Eiweiß wirkten. M. FLAUM (227a) stellte neuerdings eingehendere Versuche mit künstlichem, durch Autodigestion der Magenschleimhaut vom Schweine und darauffolgender Dialyse dargestelltem Magensafte an. Als Verdauungsobjekt wurden kleine, ganz gleiche Scheibchen von hartgesottenem Eiereiweiß benützt und bei verschiedenen Temperaturen zunächst die Zeit bis zum ersten Auftreten eines Neutralisationspräzipitates bestimmt. Während dies bei 40° C schon nach 1½—2 Stunden der Fall war, dauerte es bei 5—6° 8 Stunden und bei 0° 2—3 Tage! Mit einer von Verdauungsprodukten völlig freien Pepsin-HCl-Lösung konnte FLAUM ferner auch zeigen, daß die endgültige Lösung des Eiweißes unter Bildung der gleichen Verdauungsprodukte, wie unter normalen Verhältnissen, bei niederen Temperaturgraden zwar ganz außerordentlich verzögert, aber keineswegs ganz aufgehoben wird. Selbst bei 0° erfolgt schließlich völlige Lösung des Eiweißes unter Bildung von Albumosen und Peptonen; freilich dauert es in diesem Falle 14—15 Tage, ehe der Prozeß als beendet angesehen werden kann; auch machen sich, wie es scheint, nicht einmal quantitative Unterschiede bemerkbar, und scheint der künstliche Magensaft aus Eiweiß bei allen Wärmegraden merklich gleiche Mengen Pepton zu bilden.

Mit Berücksichtigung der Tatsache, daß durch niedere Temperatur nicht eine qualitative oder quantitative Aenderung, sondern lediglich eine Verzögerung des Verdauungsprozesses bedingt wird, erscheint es natürlich von großem Interesse, die Magenverdauung der Kaltblüter zu untersuchen, bei welchen die Körpertemperatur nur selten und vorübergehend (im allgemeinen nicht) dieselbe Höhe wie bei den Homoiothermen erreicht und von denen außerdem viele normalerweise in einem sehr niedrig temperierten Medium leben (Fische). FLAUM (l. c.) brachte Fröschen Eiweißscheibchen in den Magen und behielt einige bei Zimmertemperatur, während die anderen auf Eis gesetzt wurden. „Am nächsten Tage war bei den Fröschen im

Zimmer keine Spur mehr von unverdautem Eiweiß zu finden, während bei den Eisfröschen auch nach 14 Tagen noch gar keine Einwirkung auf das gänzlich unverdaut gebliebene Eiweiß wahrzunehmen war. Als derselbe Versuch bei 10° C angestellt wurde, war das Eiweiß immer schon am nächsten Tage ganz verdaut, dagegen blieb schon bei 4—5° C jeder Erfolg aus. Es ließ sich leicht zeigen, daß dies nicht darauf beruht, daß das Ferment bei niederer Temperatur seine proteolytische Wirkung einbüßt, sondern vielmehr darauf, daß dann überhaupt kein Magensaft abgesondert wird. „In der Tat verdauten die länger auf Eis gehaltenen Frösche die in ihrem Magen befindlichen Eiweißstückchen binnen sehr kurzer Zeit, nachdem sie in Zimmertemperatur oder auch in den Keller (bei 10°) gebracht worden waren. Die Schleimhaut der nicht verdauenden Frösche reagierte niemals sauer.“ Ein weiterer Beweis dafür, daß das Nichtverdauen bei der Temperatur von 0° und auch schon bei 5° C nur auf das Ausbleiben der Sekretion des Magensaftes zurückzuführen ist, liegt in dem Umstande, daß die losgetrennte Schleimhaut von Eisfröschen, mit 2-prom. HCl bei 0° C digeriert, schon nach 2 Tagen ein wirksames Extrakt liefert, welches sowohl bei Zimmertemperatur als auch bei 0° C verdaute. (FLAUM.)

Auffallend ist es, daß Frösche (beobachtet bei *Rana mugiens*) während der Zeit der gewohnten Winterruhe auch dann keine Nahrung zu sich nehmen, wenn sie dauernd im warmen Zimmer gehalten werden, und, wie mir schien, auch schlecht verdauen, wenn man ihnen gewaltsam Nahrung in den Magen bringt. Ob es sich hierbei um Mangel der Sekretion oder um Absonderung eines qualitativ veränderten Magensaftes handelt oder überhaupt um ein Aussetzten der Drüsentätigkeit, bleibt weiter zu untersuchen, doch dürfte das letztere wahrscheinlicher sein. Jedenfalls läßt sich auf Grund der bisher bekannt gewordenen Tatsachen über den Einfluß wechselnder Temperaturen auf die Magenverdauung nicht auf eine Verschiedenheit von Kalt- und Warmblüterpepsin schließen (vgl. oben p. 1099).

Viel bedeutungsvoller erscheinen demgegenüber Versuche, welche sich auf den Einfluß des wechselnden Säuregehaltes auf die Pepsinverdauung in verschiedenen Fällen beziehen. Auch muß berücksichtigt werden, daß in manchen Fällen (Haifische) die wirksame Säure nicht HCl, sondern eine organische Säure ist (WEINLAND).

Dies macht es notwendig, in Kürze auf die Ersetzbarkeit der HCl durch andere Säuren in den gewöhnlichen Fällen (Säugetiere) einzugehen. Wenngleich alle Autoren darin übereinstimmen, daß alle Säuren mit Pepsin wirksame Verdauungsflüssigkeiten bilden können, was CL. BERNARD schon 1845 ausgesprochen hat, so besteht doch keine Einigkeit über die Reihenfolge, in der sich die einzelnen Säuren nach Maßgabe ihrer Wirksamkeit anordnen lassen. (Bezüglich der älteren Literatur verweise ich auf OPPENHEIMER, Die Fermente, 3. Aufl., p. 273.) Nur das eine darf als gewiß gelten, daß HCl an der Spitze der Reihe steht.

Nach F. KLUG (354) wird die absolut größte Menge Eiweiß vom Pepsin bei Gegenwart von HCl oder Milchsäure gelöst. Diesen würden in absteigender Reihenfolge H_3PO_4, HNO_3 und Essigsäure sich anschließen; H_2SO_4 wirkte am schlechtesten, desgleichen von organischen Säuren die Zitronensäure. Das Optimum der verdauenden Wirkung liegt bei den einzelnen Säuren bei ganz verschiedenen Konzentrationen. So ist die Verdauungsfähigkeit der 0,6-proz. HCl der der 8-proz. Milchsäure gleich; H_3PO_4 und Essigsäure haben ihr Optimum bei 6-proz. Konzentration, während es für HNO_3 bei 0,8 Proz. und für H_2SO_4 bei 0,6 Proz., für Zitronensäure dagegen bei 8 Proz. liegt. Man sieht, daß mit Ausnahme der H_3PO_4 die Mineralsäuren bei einem viel geringeren Prozentgehalt das Optimum ihrer verdauenden Wirkung zeigen als die organischen Säuren, und von jenen verdaut wieder die HCl bei der geringsten Konzentration das meiste, die H_2SO_4 das wenigste Eiweiß.

Da, wie schon BRÜCKE bemerkte, die Verdauung von Eiweißkörpern um so besser von statten geht, je mehr sie gequollen sind, und da die Konzentrationsgrade, bei welchen verschiedene Säuren quellend wirken, sehr wechselnd sind, so untersuchte PFLEIDERER (505) zunächst die quellende Kraft verschiedener Säuren in verschiedenen Konzentrationen auf frisches Fibrin. Es erwiesen sich die HCl und besonders die HNO_3 nur gut quellend in sehr großer Verdünnung (HCl bei 0,06—0,18 Proz.), während die anderen geprüften Säuren (H_3PO_4, Milchsäure, Essigsäure) erst bei viel höherer Konzentration quellend wirken und diese Wirkung noch in Konzentrationen beibehalten, wo die erstgenannten beiden Säuren längst versagen. Bei Vorhandensein von Pepsin findet man übereinstimmend, daß wieder in der geringeren Konzentration von $^1/_{35}$—$^1/_{20}$ normal die HCl immer allen übrigen Säuren den Rang streitig macht. S i e v e r d a u t b e i w e i t e m a m b e s t e n. Erhöht man freilich den Säuregehalt auf das Doppelte bis Dreifache, so wird sie von der H_3PO_4 und sogar später auch von der Milchsäure geschlagen. Die HNO_3 verdaut nur gut in sehr schwachen Lösungen und verliert sehr bald ihre Wirkung in stärkeren. So gut wie gar nicht verdauend wirkt in schwächeren Lösungen Essigsäure. Es ergab sich, daß die HCl etwa 100mal so gut die Verdauung unterstützt wie die Essigsäure; letztere muß 100mal so stark genommen werden, wenn sie mit der HCl Schritt halten soll. Was die H_2SO_4 betrifft, so konnte PFLEIDERER (505) nur bei Anwendung ä u ß e r s t s c h w a c h e r ($^1/_{200}$—$^1/_{50}$ normal) Lösungen eine, wenn auch außerordentlich geringfügige Verdauung beobachten. Nach GRÜTZNER würde die H_2SO_4 geradezu als ein Gift für das Pepsin anzusehen sein. Selbst in sehr wirksamen Pepsin-HCl-Gemischen bedingt ein geringer Zusatz von H_2SO_4 eine ganz auffallende Hemmung der Verdauung gut gequollenen Fibrins. Auch der CO_2 scheint eine direkt schädigende Wirkung auf das Pepsin zuzukommen. Schon LANGLEY und EDKINS (392) fanden, daß ein wässeriger Auszug aus dem untersten Teil des Oesophagus vom Frosch einen Teil, ja sogar oft den größten Teil seiner peptischen Kraft verliert, wenn CO_2 eine Zeitlang durchgeleitet wird. Sie zeigten aber zugleich auch noch, daß das Vorhandensein von Albumosen (und Pepton) selbst in sehr geringer Menge das Pepsin gegen diese zerstörende Wirkung der CO_2 zu schützen vermag, so daß sich die schädigende Wirkung durchaus nicht in einem wässerigen Auszug der Magenschleimhaut eines Säugetieres nachweisen läßt, da ein solcher stets reichliche Mengen solcher Verdauungsprodukte enthält. SCHIERBECK (572a) hat diese Angaben bestätigt und fand, daß sich die schädliche Wirkung selbst noch bei Durchleiten einer CO_2-Luft-Mischung von 5—10 Proz. CO_2-Gehalt nachweisen läßt. Es sei hier daran erinnert, daß auch die Wirkung der diastatischen Fermente in schwach s a u r e r Lösung durch CO_2 stark beeinträchtigt wird.

Es muß noch erwähnt werden, daß nach WROBLEWSKY (656), wenn äquivalente Lösungen verglichen werden, die O x a l s ä u r e noch wirksamer sein soll als die HCl (?), und auch LARIN (395a) setzt sie an die zweite Stelle der von ihm aufgestellten Reihe.

Es scheint, daß man, ausgehend von den an Säugetieren gemachten Erfahrungen, in etwas allzu dogmatischer Weise freie HCl als bei j e d e r peptischen Verdauung wirksam annahm. Die Untersuchungen WEINLANDS an Selachiern haben gezeigt, daß dies keineswegs gerechtfertigt ist, und es ist sehr wohl möglich, daß auch noch in anderen Fällen o r g a n i s c h e Säuren, vielleicht sogar saure Salze die Wirkung des Pepsins ermöglichen. Wissen wir doch durch ZUNZ (668), daß Pepsin noch bei außerordentlich geringer Acidität wirkt und Serumalbumin auch in Lösungen von (Na_2HPO_4), die gegen Lackmus schwach alkalisch, gegen Phenolphthaleïn schwach sauer reagieren, angreift, wenn dies dann auch nur sehr langsam geschieht. Auf alle Fälle wäre eine vergleichende Prüfung o r g a n i s c h e r Säuren, etwa der von VAN HERWERDEN im Magensaft der Haifische nachgewiesenen und von STUTZER als sehr wirksam bezeichneten A m e i s e n s ä u r e und der HCl bei Selachiern und

Säugetieren, mit Rücksicht auf die fragliche Spezifizität der Pepsine von großem Interesse. Der Umstand, daß, wie schon früher erwähnt wurde, das Haifisch-Pepsin noch bei einer Konzentration von 1,2—2,2-proz. HCl (bei Säugetieren schwanken die Angaben für die optimale Konzentration zwischen 0,1 und 0,6-proz. HCl) oder 2-proz. Essigsäure bei Zimmertemperatur Eiweiß verdaut, spricht eher zugunsten einer solchen Annahme. Für die Warmblüter liegen Angaben in dieser Richtung von KLUG (354) und WROBLEWSKY (656) vor. Der erstere fand, daß Hundepepsin unter vergleichbaren Bedingungen viel energischer zersetzend wirkt als das der anderen untersuchten Tiere (Rind, Schwein). WROBLEWSKY prüfte die Wirkung verschiedener Säuren im Vereine mit Pepsin verschiedener Herkunft (Mensch, Hund, Schwein) und bediente sich der GRÜTZNERschen Methode, wobei mit Karmin gefärbtes Fibrin verwendet wird. Je nach der Schnelligkeit, mit welcher sich dasselbe löst, d. h. verdaut wird, ändert sich die Farbe der Flüssigkeit, die immer gesättigter wird. Der Grad der in einer bestimmten Zeit erreichten Farbennuance gibt ein Maß der Wirksamkeit der betreffenden Lösung. Für Schweinepepsin ordneten sich die (in der Konzentration von $^1/_{20}$ n angewendeten) Säuren folgendermaßen: Oxalsäure, HCl, HNO_3, H_3PO_4, Weinsäure, Milchsäure, Zitronensäure, Apfelsäure, Ameisensäure, H_2SO_4. Für Menschen-(Kinder-)Pepsin dagegen: Oxalsäure, HCl, HNO_3, Milchsäure, H_3PO_4, Weinsäure, Zitronensäure, Ameisensäure, Apfelsäure, Essigsäure, H_2SO_4. Die Säuren haben also nicht dieselbe Stellung für die beiden Pepsine. Milchsäure unterstützt die Wirkung des Kinderpepsins viel mehr als die des Schweinepepsins. Aehnliches gilt von der Essigsäure, die mit Kinderpepsin eine schwache, mit Schweinepepsin gar keine oder so gut wie keine Wirkung zeigte, während umgekehrt die H_2SO_4 mit Kinderpepsin schwächer verdaute als mit Schweinepepsin. Für Hundepepsin wurden stärkere Säurelösungen verwendet ($^1/_{10}$ n). Auch hier verdaute die Oxalsäure am besten, ihr folgte H_3PO_4, Weinsäure, Milchsäure, Zitronensäure, Ameisensäure, Apfelsäure, HNO_3, H_2SO_4, Essigsäure. Beachtenswert ist, wie wenig im Vergleich mit den beiden anderen Pepsinen die HNO_3 die Wirkung des Hundepepsins unterstützt. Es muß dahingestellt bleiben, ob die von WROBLEWSKY aus diesen Ergebnissen gezogenen Schlußfolgerungen, daß die verschiedenen Pepsine spezifisch verschieden sind, wirklich zu Recht besteht. Auf alle Fälle wäre eine Weiterführung dieser Versuche erwünscht; auch wäre wohl darauf zu achten, ob Pepsine verschiedener Herkunft bei verschieden hohen Temperaturgraden der Zerstörung anheimfallen.

Das Labferment. Es ist seit lange bekannt, daß die getrocknete Schleimhaut der vierten Magenabteilung (Drüsenmagen) des Kalbes die Fähigkeit besitzt, in kleinsten Quantitäten große Mengen von Milch zur Gerinnung zu bringen, und verschiedene Präparate dieser Schleimhaut sind unter dem Namen „Lab“ angewendet worden, um das Caseïn bei der Käsebereitung zu fällen. Man hat diese Wirkung, die auch dem Sekret der Schleimhaut (Magensaft) zukommt, auf ein besonderes, vom Pepsin verschiedenes Enzym bezogen, welches als Labferment oder Chymosin (Rennin) bezeichnet wird (vgl. die Darstellung der geschichtlichen Entwicklung der Lehre bei PETERS, 503a).

Von PAWLOW und einigen seiner Schüler ist dagegen neuerdings die Ansicht ausgesprochen worden, daß die in Rede stehende Wirkung des Magensaftes gar nicht einem besonderen Ferment zuzuschreiben sei, sondern nur eine Phase der Pepsinwirkung darstelle (Identitätslehre). Nach SAWJALOW und GEWIN wäre die Milchgerinnung geradezu nichts anderes als der Anfang der Pepsinverdauung. Demgegenüber vertritt vor allem HAMMARSTEN, dem wir die eingehendsten Untersuchungen über die Labwirkung verdanken,

auf das entschiedenste die Ansicht, daß beide Enzymwirkungen verschiedener Art sind. Des gewissermaßen vermittelnden Standpunktes einiger Forscher, wonach das Pepsin als ein „Riesenmolekül" mit „Seitenketten" anzusehen wäre, deren eine bei saurer Reaktion Eiweiß spalten, bei neutraler Reaktion aber Milchgerinnung bewirken soll, sei hier nur ganz flüchtig gedacht. Man wird, glaube ich, gut tun, sich vorerst aller Spekulationen zu enthalten und bei Beurteilung der ganzen Frage lediglich das Tatsachenmaterial zu berücksichtigen. Hier sind nun vor allem zwei Reihen von Erfahrungen von der größten Bedeutung, einmal diejenigen, welche sich auf die Verbreitung des Labfermentes beziehen, und dann jene, die die Herstellung von Fermentlösungen betreffen, die entweder nur proteolytisch oder nur milchkoagulierend wirken.

Den Ausgangspunkt aller Untersuchungen über Lab und Labwirkung bildete die Tatsache, daß Mageninfuse von Kälbern das Caseïn der Milch (als Paracasein) ausfällen, und es lag so die Vermutung nahe, daß dieser ohne Zweifel fermentative Prozeß speziell für die Verdauung und Auswertung der normalen Säuglingsnahrung von Bedeutung sei. Als selbstverständlich kann dies ja um so weniger gelten, als auch die HCl des Magensaftes ihrerseits eine Ausfällung des Caseïns bedingt. Als Stütze einer solchen Auffassung dürfen wohl gewisse Beobachtungen von Kreidl und A. Neumann (365a) gelten, denen zufolge Säure- und Labgerinnsel der Milch sich schon morphologisch in auffälliger Weise unterscheiden. Ueber die chemische Verschiedenheit des Gerinnungsproduktes in beiden Fällen besteht seit Hammarstens Untersuchung kein Zweifel mehr. So gibt das Säurecaseïn, in Kalkwasser gelöst, mit Lab gerinnbare Lösungen, das mit Lab gefällte Paracaseïn aber nicht. Während ferner Säurecaseïn in verdünnter Essigsäure und NaOH-Lauge leicht löslich ist, ist 5—6mal mehr Natronlauge und 16—18mal mehr Essigsäure zur Lösung des Labcaseïns (Paracaseïns) notwendig.

Bei Untersuchung mit dem Ultramikroskop fanden Kreidl und Neumann, daß die Milch der Säugetiere (Hund, Katze, Pferd, Elefant, Kaninchen, Ratte, Ziege u. a.) das Caseïn (den Caseinkalk) in Form feinster, in molekularer Bewegung begriffener Teilchen enthält. „Man kann nun im Dunkelfeld auch sehen, daß diese Teilchen unter dem Einfluß von Lab oder Säure eine Verklebung eingehen, in der Art, daß sich zunächst ganz wenige aneinanderlegen, dann immer mehr hinzutreten, bis sich schließlich größere Häufchen bilden, die man auch mikroskopisch schon erkennen würde." Sowohl die durch Lab als die durch Säure gebildeten Gerinnsel lösen sich in NaOH-Lauge. Doch erfolgt die Auflösung der beiden nicht in gleicher Weise. Während nämlich das Säurecaseïn dabei in die ursprüngliche feine Suspension zerfällt, ist dies beim Paracaseïn-Gerinnsel nicht der Fall. Neuerdings (1910) hat auch wieder Bräuler (85a) auf mikroskopische Unterschiede zwischen Säure- und Labgerinnung aufmerksam gemacht. Sowohl bei der ultramikroskopischen wie bei der chemischen Untersuchung ergab sich nun, daß die aus dem Magen saugender Tiere entnommenen Milchgerinnsel den Charakter des durch Lab gefällten Paracaseïns tragen. Denn einerseits trat bei Lösung derselben in dünnen Laugen niemals jener Zerfall in jene kleinsten Teilchen ein und auf der anderen Seite erwies es sich als unmöglich, solche Lösungen durch Lab wieder zur Gerinnung zu bringen (365a). Es scheint daher, daß es sich bei der Milchgerinnung im Säuglingsmagen tatsächlich um Lab- und nicht um Säurewirkung handelt.

Wenn dem so ist, so würde es fast als selbstverständlich gelten müssen, daß sich ein solches Ferment bei allen Säugetieren im Säuglingsalter im Magensaft resp. in der Magenschleimhaut findet; man gewinnt denn auch beim Studium der ein-

schlägigen Literatur den Eindruck, daß eine solche Auffassung ziemlich allgemein herrschend ist. Um so bemerkenswerter erscheinen daher die direkt widersprechenden Angaben von Gmelin (256a). Er fand, „daß ein Labferment beim Hunde weder zur Zeit der Geburt noch in den ersten Lebenstagen und -wochen vorhanden ist. Eine Labwirkung läßt sich erst nachweisen mit dem 26. Lebenstag, genau zur selben Zeit, bei welcher eine erhebliche Pepsinwirkung auftritt. Lab und Pepsin treten zu gleicher Zeit auf", und zwar immer zuerst im Fundus, erst später auch im Pylorus. Dasselbe gilt ebenso auch vom Pepsin, so daß der Parallelismus der Entstehung beider Fermente nicht bloß ein zeitlicher, sondern auch ein örtlicher ist. Wenn demnach die Milch im Magen neugeborener Hunde koaguliert wird, so könnte dies nur als Wirkung der Säure (vgl. oben) gelten. Gmelin brachte in den Magen eines durch Kaiserschnitt geborenen ausgetragenen, lebenden Hündchens 2,5 ccm Hundemilch. Nach $1^1/_2$ Stunde wurde das Tierchen getötet, es fand sich die Milch in dem stark ausgedehnten Magen im ganzen nicht geronnen, nur der Schleimhaut haften hier und da kleine Gerinnsel an; die Reaktion war sauer. Gerade diese Beschaffenheit der Koagula ist für die Säuregerinnung charakteristisch. Lab (vom Hunde) verwandelt Hundemilch in eine zitternde, aber dichte Gallerte.

Es ergibt sich aus diesen Beobachtungen jedenfalls das eine mit Sicherheit, daß beim Hund, dessen Magen in den ersten Tagen nach der Geburt weder Pepsin- noch Labwirkung erkennen läßt und daher auch für die Verdauung der aufgenommenen Milch keine Rolle spielen kann, die chemische Umwandlung und Auswertung dieses zunächst einzigen Nahrungsmittels erst jenseits des Magens, im Darme, erfolgt. Jener dient daher, wie schon Hammarsten vermutete, hier tatsächlich nur als indifferenter Behälter für einen Teil der aufgenommenen Milch. Wie schon früher erörtert wurde, sind sowohl im einhöhligen wie im zusammengesetzten Magen der Säugetiere Einrichtungen gegeben, welche bewirken, daß Flüssigkeiten im allgemeinen sehr rasch den Magen durchlaufen und in den Darm gelangen. Dies gilt nun, wie Gmelin gezeigt hat, auch bezüglich der Milch bei jungen Hunden in den ersten Lebenstagen. Es fand sich, wenn dieselben direkt von der Zitze weggenommen und sofort getötet wurden, wider Erwarten oft nur ganz wenig Milch im Magen, dagegen um so mehr im Duodenum. Was davon im Magen zurückbleibt, wird dann durch die Milchsäure in Form feiner, nicht zusammenhängender Flocken gefällt, die nun in den Darm gelangen und hier unter dem Einfluß des Pankreassekretes rasch verdaut werden. Später (nach 26 Tagen) verhält sich dies allerdings anders, indem dann die Milchverdauung nach vorgängiger Koagulation bereits im Magen ihren Anfang nimmt. Ich habe keine Angaben darüber finden können, ob ähnliche Verhältnisse, wie beim Hunde, auch bei anderen Säugetieren in den ersten Lebenstagen bestehen. Dagegen wäre es eine Tatsache von größtem Interesse, wenn sich die von Ducceschi (487, p. 291) gemachte Angabe bestätigen sollte, wonach der Magensaft der Beuteltiere (Beutelratte), deren „Milch" kein Caseïn enthält, nur peptische, aber keine Labwirkung besitzt.

Da nun, abgesehen von diesem noch der Bestätigung bedürftigen Falle, sonst bei allen jungen Säugetieren während des größten Teiles der Zeit, wo sie von der Mutter genährt werden, die genossene Milch der Labwirkung verfällt, so erscheint der ganze Vorgang am ehesten verständlich, wenn man ihn als eine Anpassungserscheinung an die besondere Beschaffenheit der Säuglingsnahrung auffaßt. Die oben angeführten Beobachtungen an ganz jungen Hunden lassen wohl schließen, daß auch später die aufgenommene Milch rasch in den Darm überfließen würde, wenn nicht durch einen Gerinnungsprozeß ihr Aggregatzustand völlig verändert würde. „An Stelle der Flüssigkeit

erhalten wir feste Gerinnsel und daneben noch flüssige Molke, die rasch in das Duodenum befördert wird. Das ausgefällte Caseïn (Paracaseïn) bleibt zunächst im Magen liegen. Es wird ganz allmählich aufgelöst und dann durch den Pylorus ausgestoßen. Der Gerinnungsprozeß macht es in gewissem Sinne erst möglich, daß auch die Proteïne der Milch und speziell das Caseïn der Magenverdauung unterliegen. Wir hätten gewissermaßen eine Umwandlung der flüssigen Nahrung in die feste Form vor uns.“ (Abderhalden, 13a.)

So ansprechend dies klingen mag, so wenig scheint eine solche Auffassung doch frei von Bedenken. Zunächst ist ja klar, daß, wenn es nur auf die Aenderung des Aggregatzustandes ankäme, die Säure des Magensaftes dazu allein ausreichend sein würde, ohne daß ein besonderes Gerinnungsferment nötig wäre. Noch viel schwerwiegender scheint mir aber der Umstand zu sein, daß Labwirkung in einer Menge von Fällen nachgewiesen werden konnte, wo Milch überhaupt niemals genossen wird. So lassen sich aus der Magenschleimhaut aller daraufhin untersuchten erwachsenen Säugetiere durch Behandlung mit verdünnter HCl (0,1—0,2-proz.) Extrakte gewinnen, welche Milch in gleicher Weise zur Gerinnung bringen wie Auszüge aus Kälbermagen, und zwar auch dann, wenn sie vorher sorgfältig neutralisiert wurden. Dies gilt aber auch für den Drüsenmagen von Vögeln (Huhn), ja sogar für Amphibien und Fische (Hecht); desgleichen erwiesen sich die Verdauungssäfte mancher wirbellosen Tiere auf Milch wirksam, und schließlich gibt es eine nicht geringe Zahl von Pflanzen, deren labende Wirkung seit langer Zeit bekannt ist. Nach Green stehen das echte Labferment (*Galium verum*) sowie Pinguicula noch heute im Gebrauch, um Milch zum Zweck der Käsebereitung zu koagulieren (vgl. auch Oppenheimer, Die Fermente, 3. Aufl., p. 226, 315 f.). Auch in vielen Pilzen und Bakterien hat man Lab nachweisen können. Es ist nun höchst bemerkenswert, daß sich die Labwirkung in fast allen den genannten Fällen mit dem Vorhandensein von Proteasen vergesellschaftet findet, so daß in Anbetracht der völligen Ueberflüssigkeit eines nur auf Caseïnlösungen wirkenden Fermentes die Existenz eines solchen überhaupt zweifelhaft wird und die Frage auftaucht, ob nicht die Caseïngerinnung hier nur als eine Nebenwirkung der vorhandenen Proteasen aufzufassen ist. Man wird in dieser Meinung noch sehr wesentlich bestärkt, wenn man sieht, daß auch dem Pankreassaft (wenigstens beim Hunde) eine milchkoagulierende Wirkung zukommt. Hier ist denn auch die von der Pawlowschen Schule vertretene Unitätslehre noch kaum ernstlich angegriffen worden.

Ohne die Existenz eines spezifischen Labfermentes (Chymosin) leugnen zu wollen, dessen Vorhandensein (neben Pepsin) im Säuglingsmagen er mit Hammarsten für erwiesen hält, hat Rakoczy doch andererseits die Existenz eines solchen Enzyms in der Magenschleimhaut erwachsener Säugetiere auf das entschiedenste bestritten, indem er die labende Wirkung in diesem Falle auf das Pepsin bezieht. Er betrachtet es „als endgültig festgestellt, daß mit dem Pepsin und überhaupt mit allen proteolytischen Fermenten die Fähigkeit, Milch zu koagulieren, untrennbar verbunden ist“, und hält es auch für erwiesen, „daß im Magensaft des Menschen und des Hundes, wie auch in Präparaten aus Schweinemägen und bei Wirbellosen kein Chymosin (im Sinne Hammarstens) vorhanden ist“. Während Pawlow und Parastschuk (500) und später Sawitsch das größte Ge-

wicht auf die Proportionalität zwischen milchkoagulierender und proteolytischer Wirkung sowohl bei einem und demselben Tier, je nach der Nahrung, wie auch bei Vergleichung der Verdauungssäfte verschiedener Arten legten, hat schon HAMMARSTEN (288) auf das Fehlen jeder Proportionalität beider Wirkungen in Extrakten der Magenschleimhaut vom Kalb einerseits, vom Hund, Pferd, Huhn und Hecht andererseits aufmerksam gemacht. Nach PAWLOW soll neutralisierter Hundemagensaft, 10—12mal verdünnt, Milch erst nach Stunden koagulieren, und wenn man ihn noch mehr verdünnt, bleibt die Milch ungeronnen, während andererseits der 100-, ja sogar 1000mal verdünnte Saft (Brotsaft) nach 1—2 Stunden Fibrinauflösung bewirken soll. „Eine neutralisierte Kalbsmageninfusion kann dagegen 100mal mit Wasser verdünnt werden und sie koaguliert trotzdem die Milch in 15—20 Minuten, während sie mit der Auflösung einer Fibrinflocke erst nach mehreren Stunden (oft mehr als 12) fertig ist." Auch bei Vergleichung von Pferde- und Kalbsmageninfusionen war die Relation zwischen den beiden Wirkungen eine ganz verschiedene. Die Pferdeinfusion verdaute etwa 12mal so rasch wie die Kalbsmageninfusion, aber diese koagulierte umgekehrt Milch 5mal so rasch wie jene. Auch ergab sich, daß Pferdepepsin bei sehr niedrigem Säuregehalt und in Verdünnungen, in welchen es noch Eiweiß verdaute, die Kuhmilch nicht koaguliert, dasselbe ließ sich auch mit Infusionen von Hühner- und Hechtmägen nachweisen. In allen 3 Fällen gilt die Regel, daß Mageninfusionen bei Verdünnung mit Wasser ganz wie auch der Hundemagensaft, aber im Gegensatz zu den Kalbsmageninfusionen, ihre labende Wirkung viel früher als ihre verdauende verlieren. „Man kann also aus den Infusionen der oben genannten Tierarten einfach durch Verdünnung mit Wasser Enzymlösungen erhalten, welche nicht labend wirken, während sie passend angesäuert Eiweiß verdauen." Auf Grund dieser Befunde betrachtet HAMMARSTEN „bis auf weiteres nur das Kalbschymosin als typisches Chymosin" und läßt es dahingestellt, „ob in den Kalbsinfusionen etwa andere Enzyme vorkommen oder andere (noch unbekannte) Verhältnisse als in den anderen Infusen obwalten".

In seiner letzten Mitteilung (288) hat HAMMARSTEN weitere vergleichende Versuche bei Hund und Kalb mitgeteilt, die sich auf saure Infuse (0,2-proz. HCl) der Schleimhaut beziehen und ebenfalls wieder den Mangel an Parallelität in beiden Fällen ergaben. Als Maß des Pepsingehaltes wurden die nach dem METTschen Verfahren gewonnenen Zahlen genommen; als ungefähres Maß der Chymosinwirkung die Verdünnungsgrade zweier Infusionen, welche, unter den für die Wirkung der Hundeinfusionen günstigsten Bedingungen, in bezug auf labende Wirkung gleichwertig waren. Wurde also z. B. das Optimum für die Labung mit Hundeinfusionen bei Zusatz von 2 ccm Infusion von 0,2-proz. HCl auf 10 ccm Milch erhalten und wurde unter ganz denselben Bedingungen bei Anwendung einer Kalbsinfusion von 0,2-proz. HCl gefunden, daß die Verdünnungen (mit 0,2-proz. HCl) $^1/_2$, $^1/_4$, $^1/_8$ der Hundeinfusionen den Verdünnungen $^1/_{128}$, $^1/_{256}$, $^1/_{512}$ der Kalbsinfuse äquivalent waren, so drückte dies HAMMARSTEN so aus, daß er sagt, daß die Chymosinmengen in den beiden Arten von Infusen etwa wie 1 : 64 sich verhielten. So ergab sich z. B. in 4 Versuchen:

	Pepsin	Chymosin
1) Hund : Kalb =	1 : 0,56	1 : 50
2) „ : „ =	1 : 0,64	1 : 64
3) „ : „ =	1 : 0,72	1 : 16
4) „ : „ =	1 : 0,75	1 : 60

Die Unterschiede zwischen Pepsin- und Chymosinwirkung sind, wie man sieht, in beiden Fällen so groß, daß man wohl an die Möglichkeit einer artlichen Verschiedenheit des Kalbschymosins denken könnte. Jedenfalls aber spricht das enorme

Ueberwiegen der Labwirkung beim Kalbe entschieden zugunsten der Annahme eines besonderen Chymosins neben Pepsin wenigstens für diesen Fall.

Verschiedenheiten des „Chymosins" je nach der Herkunft sind schon mehrfach behauptet worden. Für das gewöhnliche typische Chymosin (aus Kalbsmagen) hat HAMMARSTEN das Gesetz aufgestellt, daß die Koagulationszeit einer Lablösung der Menge Ferment, welche dieselbe enthält, umgekehrt proportional ist (Zeitgesetz). Koaguliert z. B. 1 ccm einer Lablösung 10 ccm Milch in 5 Minuten, so braucht 1 ccm der gleichen Lösung, mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt, die doppelte Zeit, also 10 Minuten, usw. Nun zeigte sich bei Versuchen, welche BANG (31) mit Lösungen käuflicher Pepsinpräparate anstellte, daß sich das in diesen letzteren enthaltene Lab im Vergleich zu dem Kälberlab ganz anders verhielt, indem die Wirkung des ersteren („Parachymosin") mit der Verdünnung viel mehr an Intensität abnimmt, als man nach jenem Gesetz erwarten sollte, und sehr bald erlischt.

Weitere Differenzen betreffen das Verhalten zu $CaCl_2$ und beim Erwärmen. Es ist bekannt, daß ein Zusatz von $CaCl_2$ die koagulierende Wirkung des Kälberlabs stark beschleunigt. Für das „Parachymosin" gilt dagegen die Regel, daß schon ein so geringer Zusatz von $CaCl_2$, daß er auf das „Chymosin" noch gar keinen Einfluß hat, die Koagulationszeit durch Parachymosin sehr verkürzt und weiterhin in viel höherem Maße als dort.

Wie überhaupt Fermente ist auch das Chymosin sehr empfindlich gegen höhere Temperaturen. Ein kurzes Erhitzen auf 70° C genügt, um selbst sehr konzentrierte Lösungen völlig zu zerstören (bei neutraler, erst recht bei saurer Reaktion). Dagegen erweist sich das sogenannte Parachymosin sehr widerstandsfähig gegen Erhitzung. Erst bei 75° wird es in 10 Minuten zerstört. Dagegen ist es wieder viel empfindlicher gegen Alkali als Chymosin. Ein Gerinnungsferment von den erwähnten Eigenschaften (Parachymosin) findet nun BANG im Magen des (erwachsenen) Schweines und schließt daher, daß das Pepsin aus Schweinemagen, welches auch Parachymosinwirkung besitzt, „kein reines Pepsin sei". Desgleichen wäre auch im menschlichen Magensaft „Parachymosin" und nicht eigentliches Lab enthalten.

Aus der Gesamtheit der referierten Untersuchungen scheint klar hervorzugehen, daß im Magensaft des Kalbes (und wohl aller im Säuglingsalter befindlichen Säugetiere) in der Tat ein besonderes milchkoagulierendes Enzym (Chymosin im Sinne HAMMARSTENS) vorhanden ist, daß aber die Existenz eines solchen bei erwachsenen Säugetieren, niederen Wirbeltieren oder gar bei Pflanzen nicht mit gleicher Sicherheit als selbständiges Enzym bis jetzt nachgewiesen ist.

Sehr interessante vergleichende Versuche über die labende Wirkung von Schleimhautextrakten des Kalb- und Rindermagens hat in letzter Zeit RAKOCZY angestellt. Es ist seit lange bekannt, daß die milchkoagulierende Kraft von Mageninfusionen der Wiederkäuer mit dem Alter sehr beträchtlich abnimmt, und in der Technik benützt man zur Bereitung von Labpräparaten aus diesem Grunde immer die Mägen von Kälbern (Lämmern) und nicht von erwachsenen Tieren. Es ergab sich, „daß es in den Grenzen einer und derselben Tierart keine Proportionalität zwischen der milchkoagulierenden und proteolytischen Wirkung gibt — beim jungen Tier herrscht die milchkoagulierende (Lab-)Wirkung, beim erwachsenen die proteolytische vor". Bei gleicher Verdauungswirkung zeigt die Kalbsinfusion eine um ca. 20—60mal größere milchkoagulierende Kraft als Rinderinfusion. Sehr interessant gestalten sich nun Erwärmungsversuche, deren

Ergebnis in den beistehenden Kurven (Fig. 429) graphisch dargestellt ist. Schon Hammarsten gibt an, daß das Chymosin des Kalbsmagens nach 2-tägigem Erwärmen der sauren Infusion bei 39—40° C zerstört wird, während das Pepsin fast unverändert bleibt. Pawlow und Parastschuk und später Sawitsch bewahrten Magensaft von Hunden lange Zeit (mehr als 1 Monat) im Brutschrank auf und fanden, daß beide Wirkungen (die proteolytische und die labende) parallel abnehmen und gleichzeitig erlöschen, woraus sie schlossen, daß das Chymosin überhaupt nicht isoliert vom Pepsin zerstört werden kann. Dasselbe Resultat erhielt Rakoczy auch bei Erwärmung von Rinderinfusen.

Es zeigte sich „ein fast paralleles Fallen bei den Wirkungen; bei einer Kalbsinfusion dagegen springt das Fehlen des Parallelismus scharf in die Augen (Fig. 429): die proteolytische Kraft sinkt gleichmäßig, während die milchkoagulierende im Laufe der ersten 2 Tage sehr schnell fällt und beginnend mit dem 3. Tage langsam, fast parallel der proteolytischen sinkt; die Kurve der proteolytischen Wirkung nähert sich einer wenig geneigten Geraden, die der milchkoagulierenden erinnert an eine auf Asymptoten bezogenen Hyperbel.“ Dieses ganze Verhalten würde sich befriedigend erklären lassen, wenn

Fig. 429.

man einerseits dem Pepsin als solchem eine gewisse, wenn auch nicht bedeutende labende Fähigkeit zuschreibt, und andererseits zugleich das Vorhandensein eines besonderen Labfermentes (Chymosins) mit den ihm von Hammarsten zugeschriebenen Eigenschaften in den Kalbsinfusionen zugibt. „Im Verlauf der ersten Tage der Erwärmung wird das Chymosin zerstört und es bleibt nur das Pepsin allein übrig, dessen milchkoagulierende Kraft nun parallel der proteolytischen zu fallen beginnt. In der Rinderinfusion ist kein Chymosin oder nur sehr wenig davon vorhanden, und hier ist die Milchgerinnung hauptsächlich durch die Wirkung des

Pepsins bedingt, weshalb beim Erwärmen beide Wirkungen fast parallel sinken." Es ist sehr bemerkenswert, daß die Rinderinfuse bezüglich ihrer koagulierenden Wirkung durchaus die Eigenschaften des „Parachymosins" im Sinne von BANG zeigen (das gleiche gilt auch von erwärmten Kalbsinfusen).

Auf Grund noch nicht veröffentlichter Versuche hält sich RAKOCZY für berechtigt, anzunehmen, daß ein mit dem Chymosin des Kalbsmagens identisches oder demselben äußerst nahestehendes milchkoagulierendes Ferment nicht nur im Magen von neugeborenen Wiederkäuern — Schaf, Ziege — sondern auch von neugeborenen Pferden und Schweinen enthalten ist. Dagegen ist es ihm nicht gelungen, bei erwachsenen Säugetieren wie auch bei anderen Wirbeltieren und Wirbellosen irgendwelche Anzeichen für das Vorhandensein eines selbständigen milchkoagulierenden Fermentes nachzuweisen. Mit Recht hebt er hervor, daß ein solches Resultat auch von biologischen Gesichtspunkten aus als das am meisten annehmbare erscheint. Sollte es daher, wie es den Anschein hat, sich herausstellen, daß nicht nur dem Pepsin, sondern ganz allgemein allen Proteasen in mehr oder minder hohem Grade eine labende Wirkung zukommen, so wäre dies doch nur eine zufällige Begleiterscheinung. Das „Parachymosin" BANGS wäre dann nichts weiter als Pepsin. Es bleibt abzuwarten, ob diese Auffassung RAKOCZYS zutreffend ist. Jedenfalls kann man ihr den großen Vorzug nicht absprechen, die ganze, leider noch immer sehr verworrene Labfrage dem biologischen Verständnis wesentlich näher gerückt zu haben.

Wenn es sich im Kalbsmagen, wie es nun doch wohl als sehr wahrscheinlich gelten darf, wirklich um eine vom Pepsin durchaus verschiedene „Casease" handelt, so mußte es auch möglich sein, beide Enzyme voneinander zu isolieren und Lösungen herzustellen, welche einerseits labten, aber nicht verdauten, andererseits aber die letztere Wirkung ohne die erstere zeigten. Wenn man Magensaft oder Schleimhautextrakte mit verschiedenen Stoffen fällt, so erhält man in der Regel Niederschläge, welche beide Fermentwirkungen zeigen, und wenn man die eine Wirkung zum Teil vernichtet, so findet man auch eine Abschwächung der anderen. Dennoch gelang es HAMMARSTEN, aus sehr chymosinreichen Kalbsmageninfusen durch Schütteln mit Magnesiumkarbonat Lösungen zu gewinnen, welche kaum mehr auf Fibrin wirkten, dagegen Milch noch rasch und kräftig koagulierten. (Andererseits lassen sich durch Erwärmen auf 40° C Lösungen gewinnen, welche fast nur peptische Wirkung zeigten.) Auch GLAESSNER (254) und SCHRUMPF (582) haben sich in dieser Richtung erfolgreich bemüht. Doch handelt es sich in allen diesen Fällen immer um Anwendung chemischer Eingriffe, durch welche eventuell Veränderungen der Fermente herbeigeführt werden können. Auch haben PAWLOW und PARASTSCHUK behauptet, daß in allen „reinen" Labpräparaten (Chymosinpräparaten), die gar keine proteolytische Wirkung zu besitzen schienen, diese stets auf die eine oder andere Weise nachzuweisen sei. RAKOCZY hat sich daher bemüht, eine Trennung des Pepsins vom Chymosin in Kalbsinfusen lediglich mit Hilfe physikalischer Methoden zu erzielen, und gibt an, daß sich dies durch eine unter gewissen Bedingungen erfolgende Dialyse mit nachfolgender Abkühlung und Zentrifugieren erreichen lasse.

Es mag noch erwähnt sein, daß zugunsten der HAMMARSTEN-

schen Lehre von einer spezifischen Verschiedenheit von „Chymosin“ und Pepsin auch der Umstand schwer ins Gewicht fällt, daß eine Labwirkung auch bei Abwesenheit freier H-Ionen stattfindet, während eine Pepsinverdauung unter solchen Umständen nicht bekannt ist.

Lipase des Magensaftes. Schon 1856 hat Kölliker (361) Fetttröpfchen in der Magenschleimhaut von säugenden Hunden, Katzen und Mäusen gesehen, und die gleiche Tatsache ist später auch von anderer Seite beobachtet worden. Natürlich läßt sich hieraus nicht ohne weiteres auf eine Verdauung und Resorption von Fett im Magen schließen, doch gewinnen die erwähnten Beobachtungen erhöhtes Interesse durch den angeblichen Nachweis eines fettspaltenden Enzyms (einer Lipase) im Magensaft. Nachdem bereits Marcet eine solche Wirkung beobachtet hatte, sind dann später von Volhard (636) eingehendere Untersuchungen veröffentlicht worden. Er erhielt sowohl mit Pawlowschem Magensaft wie mit Glyzerinextrakten der Schleimhaut eine fermentative Fettspaltung und gibt an, daß das betreffende Enzym hauptsächlich von den Drüsen der Fundusregion produziert werde. Bei späteren Versuchen Frommes (241 b) trat in keinem Falle eine irgendwie nennenswerte Spaltung durch Extrakte der Pylorusschleimhaut ein, auch bei solchen Magen nicht, deren Fundusteil in ausgezeichneter Weise lipolytische Funktion zeigte. Es scheinen diese Befunde zugleich einen Beweis dafür zu liefern, daß man es nicht, wie wohl vermutet wurde, mit einem Uebertreten von Pankreassaft in den Magen zu tun hat, sondern daß es sich um ein autochthon gebildetes Ferment handelt. Extrakte aus Schweinemagen erwiesen sich immer erst nach mehrtägiger Behandlung mit Glyzerin als wirksam, auch ergaben sich Verschiedenheiten im Verhalten des Enzyms je nach der Tierart. Das Ferment des Schweinemagens — sowohl das des Glyzerinauszuges wie der Trockensubstanz — verhält sich gegen Säure und Alkali anders als das Ferment des menschlichen oder des Hundemagensaftes. Letzterenfalls wirkt Alkali schädlich, Säure nicht, während beim Schwein das Umgekehrte der Fall sein soll.

Wenn es so den Anschein hat, als sei die Existenz einer Magenlipase zweifellos erwiesen, so wird man doch wieder bedenklich, wenn man erfährt, daß nur feinst emulgierte Fette gespalten werden und daß, wie Laqueur (395 b) angibt, die Feinheit der Emulsion geradezu ausschlaggebend ist für das Maß der Spaltung. Die Versuche des letztgenannten Beobachters sind deswegen von besonderer Bedeutung, weil sie sich auf die lipolytische Wirkung des Sekretes eines „kleinen Magens“ nach Pawlow beim Hunde beziehen. Zum Nachweis bediente er sich, wie Volhard und Fromme, einer Eigelbemulsion. Es ergab sich, daß in dieser sehr feinen Emulsion durchschnittlich 20 Proz. des Gesamtfettes gespalten wurden. Um dem Einwand zu begegnen, daß Bakterien die Ursache der Fettspaltung im Magen sind, hatte schon Volhard Versuche mit angeblich sterilen Schleimhautextrakten angestellt; auch Laqueur bereitete Eiemulsionen mit Wasser, das reichlich Toluol enthielt: „die Spaltung trat auch hier ein, war aber gegenüber der Spaltung in der gewöhnlichen Emulsion geringer und hörte ganz auf, wenn Toluol in großem Ueberschuß zugefügt wurde“, was er auf „Verringerung bezw. Aufhebung

der Emulgierung“ beziehen will. Mit Rücksicht auf noch zu erwähnende neuere Erfahrungen über die durchaus nicht sichere Toluolwirkung können auch diese Versuche nicht als streng beweisend gelten. Dazu kommt noch, daß Emulsionen von Olivenöl gar keine Spaltung ergaben und daß SCOTTS Lebertranemulsion (von mittlerer Feinheit) nur zu 1 Proz. gespalten wurde. Es fehlt denn auch nicht an neueren Arbeiten, welche die Existenz einer Magenlipase wieder in Zweifel ziehen oder ganz verneinen. So meint LEVITES (397 a), daß das Fett im isolierten Magen nur „zum sehr geringen Teil“ gespalten wird, und LONDON findet, „daß die Spaltung der Eigelbfette durch (wirklich) reinen Magensaft (aus einem ‚kleinen Magen‘) bei 2-stündigem Stehen im Thermostaten bei 37° C nicht mehr als 2—5 Proz. erreicht“, während er bei anderen Tieren mit einfacher Magenfistel Spaltungen von 17—25 Proz. fand. „Danach scheint es also, als ob die gesamte Lipasewirkung auf zurückgeflossenen Duodenalinhalt (Pankreassteapsin) zu beziehen wäre.“ (OPPENHEIMER, Fermente, 3. Aufl., p. 14.)

Es erscheint mir auch sehr fraglich, ob man die Resultate, zu welchen BÉNECH und GUYOT (Compt. rend. soc. biol., Bd. 55, 1903, p. 994) bei Anwendung von Monobutyrin gelangten, einem künstlich bereiteten Fett, welches zuerst HANRIOT benützte, um Lipase im Blute nachzuweisen, zugunsten der Annahme einer Magenlipase verwerten darf. Die genannten Autoren haben Glyzerinextrakte aus Pferdemagen auf Monobutyrin einwirken lassen und fanden, daß die Pars cardiaca zweimal so viel davon zu spalten vermag wie ein gleich großer Teil der Pars pylorica.

C. Die chemischen Wirkungen des Magensaftes und die Produkte der Magenverdauung.

Die einfachsten Verhältnisse bieten in dieser Beziehung zweifelsohne die reinen Carnivoren mit einhöhligem Magen (Amphibien, die meisten Reptilien, carnivore Vögel und Säugetiere), die kompliziertesten dagegen die typischen Pflanzenfresser und die omnivoren Säugetiere. Da über den Chemismus der Magenverdauung bei allen niederen Wirbeltieren nur außerordentlich wenig bekannt ist, so werden sich die folgenden Erörterungen fast ausschließlich auf die Säugetiere beziehen, und auch von diesen werde ich nur die Pflanzenfresser (und Omnivoren) eingehender behandeln, da wir, was den Hund als ursprünglich reinen Fleischfresser betrifft, über eine Menge guter zusammenfassender Darstellungen verfügen.

Der einheitliche Bau der Schleimhaut des Magens bei fast allen carnivoren Wirbeltieren, sowie die nicht minder übereinstimmende Beschaffenheit des von den Drüsen gelieferten Sekretes (Magensaft), welches als wesentlichste Bestandteile nur eine Protease (Pepsin) und die für deren Wirksamwerden erforderliche freie Säure enthält, deuten sofort darauf hin, daß von den eingeführten Nahrungsstoffen es in erster Linie die Eiweißkörper sein werden, welche bereits im Magen wenigstens teilweise angegriffen werden.

1. Die (künstliche) peptische Verdauung.

Als die ersten Zerfallsprodukte der Eiweißstoffe, die bei jeder Spaltung, sei es durch Enzyme, sei es durch Säuren oder durch Erhitzen mit Wasser unter Druck, entstehen, pflegt man gewöhnlich die sogenannten Albumosen und Peptone anzusehen. Es sind dies Verbindungen, die offenbar noch in ihrer chemischen Struktur dem Eiweißmolekül nahestehen, denn sie geben zum Teil noch die Farbenreaktionen der nativen Eiweißkörper, die bekanntlich auf dem Vorhandensein gewisser, ganz bestimmter Molekulargruppen im Eiweißmolekül beruhen; sie geben auch noch diejenigen Fällungsreaktionen, die im engeren Sinne als chemische bezeichnet werden können, wie z. B. Fällung durch die Alkaloïdreagentien sowie durch Metallsalze. Dagegen fehlen ihnen die sozusagen mehr physikalischen Eigenschaften des Eiweißes, diejenigen, die auf seiner Molekulargröße und seinen kolloïdalen Eigenschaften beruhen.

Das Studium der Verdauungsprodukte der Eiweißkörper beginnt mit Beobachtungen Mialhes (441a), der unter dem Namen „Albuminose" eine durch die Einwirkung des Magensaftes auf Eiweißkörper entstehende Substanz beschrieb, als deren charakteristische Eigenschaften er Löslichkeit in Wasser, Unlöslichkeit in Alkohol absol., sowie Unveränderlichkeit durch Kochen und durch Säuren bezeichnete. Lehmann war es dann, der sich mit einer weiteren Untersuchung dieses Körpers beschäftigte und für ihn den Namen „Pepton" einführte. Er zeigte, daß derselbe in seiner Elementarzusammensetzung von den ursprünglichen Eiweißstoffen nicht wesentlich verschieden ist, und beschrieb mehrere neue Reaktionen des Körpers. Die erste wirklich systematische Untersuchung der Stoffe, die bei der Verdauung der Eiweißkörper durch Magensaft entstehen, wurde dann in den Jahren 1859—1862 von Meissner und seinen Schülern durchgeführt.

Wird ein fester Eiweißkörper, etwa Fibrin, bei Körpertemperatur mit verdünnter HCl und Pepsin (künstlichem Magensaft) behandelt, so tritt sehr bald völlige Lösung ein und aus der etwas trüben Flüssigkeit läßt sich, wie schon Schwann und Mulder beobachteten, durch Neutralisieren ein weißer, flockiger Niederschlag ausfällen, den Meissner seinerzeit als „Parapepton" bezeichnete. Er beschrieb ihn als einen in reinem Wasser unlöslichen Körper, der leicht löslich in ganz schwachen Säuren sowie in Alkalien, sich aus diesen Lösungen leicht aussalzen läßt. Er stimmt in allen seinen Reaktionen durchaus mit Acidalbumin überein. Da Meissner aber glaubte, daß sein Parapepton auch durch fortgesetzte Einwirkung von Pepsin + HCl nicht weiter verändert werde, hielt er es für einen besonders vom Acidalbumin verschiedenen Körper, eine Ansicht, die später durch die Untersuchungen von Brücke und Kühne als unrichtig erwiesen wurde.

Zurzeit darf die Identität des Neutralisationspräzipitates mit Acidalbumin als über jeden Zweifel sichergestellt gelten.

In dem Filtrat, aus dem das Parapepton (sowie das „Metapepton", wie Meissner eine Fällung nannte, die gelegentlich noch nach Zusatz von ein klein wenig mehr Säure ausfällt) abgeschieden war, unterschied Meissner drei besondere lösliche Körper, welche er zur Gruppe der „Peptone" rechnete und als α-, β- und γ-Pepton bezeichnete.

Das Neutralisationspräzipitat (Parapepton) würde demnach das erste Produkt der Einwirkung des sauren Magensaftes sein; es bleibt länger bestehen in pepsinarmem als in pepsinreichem Magensaft, von dem es weiter verändert und endlich in durch Neutralisieren nicht mehr fällbare Körper (Meissners „Peptone") verwandelt wird. Welcher Natur dieses Zwischenprodukt ist, darüber geben Versuche Aufschluß, wobei man die Eiweißkörper gar nicht mit Pepsin, sondern nur mit Säure

allein behandelt: man erhält dann die Erscheinungen genau so, wie bei Anwendung von pepsinhaltiger Säure in den ersten Stadien. Nur muß unter diesen Umständen sowohl die Konzentration der Säure, wie auch die Einwirkungstemperatur und -dauer bedeutend gesteigert werden. Läßt man durch tagelanges Digerieren frisches Blutfibrin in HCl von 0,1 Proz. zerfallen und filtriert, so erhält man beim Abstumpfen der Säure ein reichliches Neutralisationspräzipitat (Acidalbumin). Es ergibt sich demnach, daß die fragliche Einwirkung der HCl auf Eiweiß durch die Gegenwart von Pepsin nicht prinzipiell geändert, sondern nur wesentlich gefördert wird, so daß die Säure schon bei geringer Konzentration und bei Körpertemperatur ihre denaturierende Eigenschaft entfalten kann.

Während MEISSNER der Meinung war, daß immer nur ein Teil des dem Versuche unterworfenen Eiweißes in weiterhin unverdauliches „Parapepton" übergeht und darauf seine Lehre von einer Spaltung der Eiweißkörper in Parapepton und Pepton gründete, läßt sich leicht zeigen, daß stets die Gesamtmenge des Eiweißes vor der weiteren Umwandlung in Acidalbumin übergeführt wird, wenngleich nur ausnahmsweise eine Verdauungsflüssigkeit erhalten wird, in welcher in einem gegebenen Zeitmoment nur Acidalbumin und nicht auch schon weitere Umwandlungsprodukte enthalten sind.

Hat man aus einer Verdauungsflüssigkeit alles Acidalbumin durch Neutralisieren und alles Eiweiß, das noch nicht zu Acidalbumin umgewandelt ist, durch Aufkochen entfernt, so findet man im Filtrat keinen wirklichen Eiweißkörper mehr. Die Substanzen, um die es sich nun handelt, pflegte man früher nach MEISSNER und LEHMANN als „Peptone" zusammenzufassen. Sie wurden den Eiweißkörpern gegenüber hauptsächlich durch gewisse physikalische Unterschiede (Dialysierbarkeit) sowie durch einige chemische Reaktionen charakterisiert.

Bei Anstellung der Biuretprobe entsteht in peptonhaltigen Lösungen eine schön rosenrote Färbung, während bekanntlich Eiweißkörper unter gleichen Umständen violett gefärbte Flüssigkeiten geben. In der Folge stellte sich dann mehr und mehr die Richtigkeit der ursprünglichen Anschauung von MEISSNER heraus, welcher in dem Filtrat vom „Parapepton"-(Syntonin-)Niederschlag nicht einen einheitlichen Körper, sondern ein Gemisch mehrerer „Peptone" erkannte, die er nach ihrem verschiedenen Verhalten zu HNO_3- und Ferrocyankalium-Essigsäure als α-, β- und γ-Pepton unterschied. Von diesen gehören α- und β-Pepton zu jener Gruppe von Spaltungsprodukten des Eiweißmoleküls, die man heute als „Albumosen" bezeichnet, während nur das γ-Pepton als „echtes" Pepton im heutigen Sinne aufzufassen ist.

Wenn man eine Verdauungsflüssigkeit (Fibrin + Pepsin-HCl) mit Ammoniumsulfat sättigt, so werden hierbei nicht nur etwa noch vorhandene gelöste Eiweißkörper, sondern auch alle Albumosen ausgefällt. Prüft man dann das salzgesättigte Filtrat mittels der Biuretreaktion, so beobachtet man bei ausreichender Verdauungszeit immer noch eine deutliche Rotfärbung, die nun nicht mehr auf Albumosen im üblichen Wortsinne, sondern auf sogenannte echte „Peptone" im Sinne KÜHNES zu beziehen ist. Die bisher herrschende Vorstellung, daß diese letzteren einfacher gebaut seien als die Albumosen und aus dem weiteren Zerfall dieser letzteren hervorgehen, kann, wie ABDERHALDEN (l. c. p. 222) bemerkt, wohl kaum noch aufrecht erhalten werden, und man nähert sich wieder mehr der ursprünglichen Auffassung MEISSNERS, der das ganze Gemisch primärer Verdauungsprodukte als „Peptone" bezeichnete. Die Aussalzbarkeit allein kann und soll für die Einteilung der betreffenden Körper um so weniger maßgebend sein, als sich herausgestellt hat, daß manche „Produkte,

die nur wenige Aminosäuren enthalten, die Eigenschaften von Albumosen zeigen können, während Produkte von viel höherem Molekulargewicht unter Umständen nicht aussalzbar sind. Es ist nicht die Molekulargröße ausschlaggebend für die Aussalzbarkeit, sondern der Gehalt an bestimmten Aminosäuren. Sind am Aufbau von Peptonen Tyrosin, Cystin und Tryptophan beteiligt, so können sie eventuell aussalzbar sein, und zwar auch dann, wenn sie ein nicht sehr hohes Molekulargewicht zeigen. Damit ist natürlich durchaus nicht ausgeschlossen, daß es Eiweißabbauprodukte mit Albumosencharakter gibt, die ein sehr hohes Molekulargewicht zeigen. Immerhin liegt nach diesen Beobachtungen kein Grund mehr dafür vor, die Albumosen ausschließlich als die nächsten Abbauprodukte der Proteïne zu betrachten. Es ist bis zur völligen Klärung des fermentativen Eiweißabbaues vorzuziehen, den Namen ‚Albumosen' ganz fallen zu lassen und das ganze Gemisch der aus mehr als einer Aminosäure bestehenden Abbauprodukte mit dem gemeinsamen Namen ‚Pepton' zu bezeichnen.“ (Abderhalden.)

Es ließen sich die Albumosen als „aussalzbare Peptone“, die Peptone (in Kühnes Sinne) als „nicht aussalzbare Peptone“ bezeichnen. Von rein chemischen Gesichtspunkten aus wird man diesen Erörterungen durchaus zustimmen dürfen. Ein anderes aber ist es in praktischer oder richtiger in biologischer Hinsicht. Da empfiehlt es sich doch, wie die folgenden Mitteilungen zeigen werden, noch immer vorläufig an der alten Kühneschen Einteilung festzuhalten. Der Begriff Pepton ist eben, wie Abderhalden selbst bemerkt, kein chemischer, sondern ein biologischer.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind auch alle die zahlreichen Bemühungen zu beurteilen, verschiedene „Albumosen“ und „Peptone“ aus den Verdauungsgemischen zu isolieren, und es soll auf dieselben daher auch nicht weiter eingegangen werden.

Soweit es sich um die rein chemische Wirkung von Magensaft (Pepsin-HCl) auf Eiweißkörper handelt, spielt leider noch immer das Fibrin die Hauptrolle, obschon wir zurzeit in der Lage sind, viel einheitlichere Körper (im chemischen Sinne) verwenden zu können. Wir kennen eine ganze Menge kristallisierbarer Eiweißstoffe, deren Reinheit ja auch noch zweifelhaft erscheint, die aber jedenfalls ein besseres Material darstellen als ein so wenig scharf charakterisiertes Gemenge, wie das Fibrin. Nach der ziemlich allgemein verbreiteten Annahme geht die hydrolytische Spaltung des Eiweißes unter normalen Verhältnissen bei Einwirkung von Pepsin und HCl nicht über die Peptone (in Kühnes Sinne) hinaus. [„Der Abbau der Eiweißkörper durch die Einwirkung von Magensaft ist kein sehr weitgehender. Es entstehen hauptsächlich mehr oder weniger kompliziert gebaute Peptone. Aminosäuren lassen sich unter normalen Verhältnissen nicht nachweisen“ (Abderhalden).] Dieser Ansicht stehen allerdings andere Beobachtungen gegenüber, denen zufolge die Spaltung bei peptischer Verdauung über Peptone hinausgeht, wenn nur die Dauer der Einwirkung eine genügende ist. Schon Hoppe-Seyler (Lehrb., 1881, p. 228) hatte seinerzeit behauptet, „daß bei verlängerter Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit sich aus den Peptonen langsam Leucin, Tyrosin und unbekannte Körper bilden“. Später hat Bergmann (53) das Vorhandensein von „Erepsin“, einem

Enzym, welches von COHNHEIM in der Darmschleimhaut nachgewiesen wurde und lediglich Peptone (Albumosen) anzugreifen vermag, auch für die Magenschleimhaut des Kaninchens behauptet. Er fand allerdings nur schwache Tryptophanreaktion, wenn Wasserextrakte der Schleimhaut in alkalischer Lösung mit Peptonen zusammengebracht wurden. Gerade der Umstand aber, daß sich diese Angaben nicht auf wirklich reinen Magensaft, sondern eben nur auf Extrakte der Schleimhaut oder käufliche Pepsinpräparate beziehen, gibt zu Zweifeln Anlaß. ABDERHALDEN und ROSTOSKI (11a), welche mit dem reinen Sekret eines „kleinen Magens" nach PAWLOW arbeiteten, fanden auch bei sehr langer Dauer des Versuches bei Anwendung von Edestin in keinem Falle erheblichere Mengen von Aminosäuren, nur Spuren von Tyrosin ließen sich feststellen. Dagegen traten bei Verwendung eines von GRÜBLER bezogenen Pepsinpräparates nach kurzer Zeit bei Einwirkung auf Caseïn freie Aminosäuren und speziell Tryptophan auf (6). Dasselbe Resultat ergaben neuere Untersuchungen (4), in denen Lösungen von Peptonen, die aus Eiereiweiß, Gelatine und Seide hergestellt waren, optisch unter Zusatz von (Hunde-)Magensaft oder HCl gleicher Konzentration auf ihr Drehungsvermögen geprüft wurden. Es ließ sich auch bei vielstündiger Einwirkung keine wesentliche Veränderung feststellen. So erscheint es verständlich, daß auch die bis jetzt zugänglichen Polypeptide von Magensaft nicht angegriffen werden, und es ist gerade hierin ein scharfer Unterschied zwischen den beiden wichtigsten proteolytischen Enzymen der Wirbeltiere, dem Pepsin und Trypsin gegeben. Während z. B. das letztere das Dipeptid Glycyl-l-Tyrosin in kurzer Zeit zum weitaus größten Teil in seine beiden Komponenten Glykokoll und l-Tyrosin zerlegt, findet unter der Einwirkung von Pepsin-HCl keine nachweisbare Hydrolyse des genannten Peptides statt.

ABDERHALDEN und RONA (6) verdanken wir auch den sicheren Nachweis der peptischen Natur des im Sekret der Pylorusdrüsen enthaltenen Enzyms. In Uebereinstimmung mit früheren Angaben ließ sich zeigen, daß der Saft des isolierten Pförtnerteiles des Magens in alkalischer Reaktion, d. h. in dem Zustande, in dem das Ferment zur Abscheidung gelangt, wirkungslos ist. Dagegen war dessen Aktivierung durch Säure bei Versuchen mit Caseïn leicht nachzuweisen. Das Dipeptid Glycyl-l-Tyrosin blieb in allen Fällen (wie auch bei Verwendung von Fundussaft) unangegriffen. Wurde dagegen aktiver Pankreassaft verwendet, so ließ sich schon nach einer halben Stunde die Ausscheidung von Tyrosin erkennen und nach 6 Stunden war die ganze Flüssigkeit mit Kristallen dieser Aminosäure angefüllt.

2. Die natürliche Magenverdauung.

a) Fleischfresser (Hund).

Ganz im Gegensatze zu den ältesten grundlegenden Versuchen von RÉAUMUR, SPALLANZANI, BEAUMONT u. a. hat man sich seit EBERLES Entdeckung, daß schon durch bloße Extraktion der Magenschleimhaut mit angesäuertem Wasser ein wirksamer „künstlicher Magensaft" erhalten werden kann, ganz vorwiegend mit dem Studium

der chemischen Wirkung derartiger Extrakte resp. Fermentlösungen auf Eiweißstoffe im Reagenzglase beschäftigt und hierbei die natürlichen Verdauungsvorgänge im Magendarmkanal in ungebührlicher Weise vernachlässigt. Ja es möchte fast scheinen, als hätte man über der rein chemischen Untersuchung der Eiweißverdauung beim Fleischfresser die nicht minder wichtigen Veränderungen der Pflanzennahrung im Magen der Pflanzenfresser ganz vergessen. Nur so ist es erklärlich, daß, wie auf anderen Gebieten der Physiologie das Kaninchen, so auf dem der Verdauungslehre der Hund fast allein eine maßgebende Rolle spielte und zum Teil noch spielt. Welch interessante und wichtige Fragen aber gerade hier der vergleichenden Physiologie sich bieten, dafür zeugen nicht nur die so sehr wechselnden Bau- und Strukturverhältnisse nur allein des Säugetiermagens, die zweifelsohne mit den besonderen Ernährungsverhältnissen der betreffenden Tiere zusammenhängen, sondern auch insbesondere die schönen und erfolgreichen Versuche von Ellenberger und seinen Schülern über die Verdauung verschiedener Haussäugetiere. Wie wenig man aber selbst beim Hunde über die Veränderungen, welche die Nahrung im Magen erleidet, bis in die neueste Zeit wußte, das lehrt sehr bald eine Uebersicht der einschlägigen Arbeiten.

Die ersten systematischen Untersuchungen wurden auf Anregung Ludwigs 1879 von A. Schmidt-Mühlheim unternommen. Er fand im Magen von Hunden, die er mit Fleisch gefüttert hatte und nach verschieden langer Zeit tötete, den weit überwiegenden Teil des N in ungelöster Form. Er trennte durch Kochen und folgendes Auspressen in Leinwand das Gelöste vom Ungelösten. Im gelösten Teil übertraf der Anteil der Peptone jederzeit beträchtlich die einfach gelösten Eiweißstoffe. Die Magenverdauung begann stets bald nach erfolgter Einfuhr des Futters, erreichte ihren größten Umfang um die 2. Stunde und nahm von da bis gegen die 9. Stunde langsam ab, um erst gegen die 12. Stunde ihr Ende zu erreichen. Ueberraschen mußte auch die physikalische Beschaffenheit des Mageninhaltes. Während künstliche Verdauungsversuche nur bei Gegenwart einer beträchtlichen Menge Wasser günstigen Erfolg liefern, fand Schmidt-Mühlheim den Mageninhalt (wenigstens in den ersten 6 Stunden) von einer so trockenen Beschaffenheit, daß er krümelig auseinanderfiel. Dies erklärt sich aber wohl aus dem Umstande, daß immer nur die der Wand anliegenden Teile verflüssigt und dann alsbald in den Pylorus befördert werden.

Cahn (Ztschr. f. klin. Med., Bd. 12) entnahm dem Magen von mit Fleischpulver gefütterten Hunden mittels der Schlundsonde Proben und fand regelmäßig schon nach einer halben Stunde beträchtliche Mengen von Verdauungsprodukten. Acidalbumin war immer nur in geringen Mengen nachweisbar, eine Tatsache, welche auch Zunz (666) konstatierte. Die Hauptmenge von Abbauprodukten des Eiweißes bestand im Fundus (zu 80 bis 95 Proz.) aus Albumosen (im Sinne Kühnes) und durchschnittlich nur zu 10 Proz. aus Peptonen (im Sinne Kühnes). Kristallinische Endprodukte (Aminosäuren) fanden sich nur in verschwindenden Spuren.

Füttert man einen Hund mit fein gehacktem Fleisch, so liegt, wie Cohnheim angibt, im Magen „während der ganzen Verdauungszeit ein Fleischklumpen, der nur außen locker und schlüpfrig wird und sich allmählich verkleinert. Nur spärliche Flüssigkeit läßt sich mit der Sonde oder aus einer Fistel gewinnen; sie besteht aus den paar Kubikzentimetern des Antrum pylori und aus dem Rande des Fleischklumpens, der sich gerade verflüssigt. Man findet darin ein Gemenge von Acidalbumin, Albumosen und wenig Pepton. Die Hauptmasse des Mageninhaltes ist kaum verändertes festes Fleisch. Und zur selben

Zeit passiert den Pylorus eine hellgelbe, dünne (saure) Flüssigkeit, in der nur ganz vereinzelte Bröckchen schwimmen und in der wenig Acidalbumin, noch weniger Albumosen und hauptsächlich Pepton enthalten ist.“ Es macht sich also ein sehr bemerkenswerter Gegensatz in dem Verhältnis der löslichen Verdauungsprodukte im Mageninhalt (Fundusinhalt) und in dem den Pylorus verlassenden Anteil geltend. In diesem letzteren betrug der Gehalt an Albumosen nur etwa 20 Proz.

Der scheinbare Widerspruch zwischen der Zusammensetzung der im Magen befindlichen löslichen Verdauungsprodukte und den aus dem Magen austretenden findet seine Erklärung in der schon früher betrachteten mechanischen Funktion der beiden Hauptabschnitte des einhöhligen Hundemagens. Im Fundus wird der Inhalt von der Schleimhautfläche her verdaut und verflüssigt und dann sukzessive ins Antrum pylori befördert. Hier erfolgt nun eine energische Durchmischung und unter Mithilfe des Pylorussekretes, dessen Zymogen durch die sauren Massen aktiviert wird, eine weiter fortschreitende Verdauung. ZUNZ (667) teilte nach Eröffnung der Bauchhöhle der innerhalb bestimmter Stunden nach der Fütterung getöteten Tiere durch geeignete Klemmpinzetten den Magen an der mutmaßlichen Stelle der Einschnürung in zwei Teile und untersuchte den Inhalt der beiden Portionen getrennt; er fand dabei, daß bei reiner Fleischnahrung unter den Eiweißabbauprodukten in der Fundusportion die Albumosen, in der Pylorusportion die Peptone überwiegen.

Ueber anscheinend sehr auffallende Befunde berichtet ALBERT MÜLLER. Er stellte zunächst ebenfalls fest, daß nach Fütterung mit gehacktem Fleisch der Inhalt des Magens bei Hunden „einen ziemlich festen, trockenen Brei“ darstellt. Wurde diese Masse 2 Stunden nach der Fütterung durch Erbrechen (Apomorphininjektion) entleert, so ließ sich in derselben mit Kongopapier, GÜNZBURGS Reagens oder Dimethylamidoazobenzol keine freie HCl nachweisen, obschon die durch Abpressen gewonnene Flüssigkeit stark sauer war. Die Gesamtacidität (dem klinischen Brauch entsprechend, wird darunter die Anzahl Kubikzentimeter $^1/_{10}$ n-Lauge verstanden, welche hinreichen, um 100 ccm der Lösung zu neutralisieren) war immer sehr hoch; sie lag meist um 100 herum (90—120) und erreichte demnach fast den doppelten Wert wie beim Menschen. Der Schluß, den MÜLLER aus seinen Versuchen zieht, daß freie HCl beim Hunde im ganzen Verlauf der Magenverdauung bei jeder Nahrung fehlt, scheint mir nicht begründet. Denn es wäre, da eine Durchmischung des Inhaltes nicht stattfindet, ganz wohl denkbar, daß in den der Schleimhaut zunächst anliegenden bereits verflüssigten Schichten, die rasch durch den Pylorus weiterbefördert werden, freie HCl vorhanden ist, obschon sie im Innern fehlt.

Wenn man die mitgeteilten Erfahrungen berücksichtigt, kann es wohl kaum fraglich sein, daß die Hauptbedeutung der Pepsin-HCl-Verdauung im Magen eines Fleischfressers in der Verflüssigung des festen Nahrungseiweißes zu erblicken ist, dessen Uebertritt in den Darm verhindert werden soll. ABDERHALDEN und STEINBECK (4) haben ganz neuerdings die interessante Tatsache festgestellt, daß gelöste (genuine) Eiweißkörper, wie Eiereiweiß, Serumeiweiß, Gelatine, durch ein Pepsin-HCl-Gemisch nicht anders beeinflußt werden, als durch HCl allein; die Aenderung der Drehung der Lösungen war in beiden Fällen gleich. Ganz anders verhielt sich dies, wenn feste Eiweißkörper zur Verwendung kamen. Die HCl vermochte diese kaum anzugreifen, die Drehung der Lösung blieb fast unverändert. Dagegen nahm bei Anwendung von Magensaft die Drehung fortwährend zu. Nimmt man zum Versuch gelöstes Eiereiweiß, so ist, wie schon erwähnt, die Einwirkung von Magensaft oder HCl ziemlich gleich. Bei Eiereiweiß, das $^3/_4$ Minute auf 95° erwärmt

worden war, war dagegen schon ein recht deutlicher Unterschied zwischen der Magensaft- und HCl-Wirkung vorhanden. Wurde das Eiereiweiß aber 2 Minuten auf 95° erwärmt, dann wurde es von HCl kaum noch angegriffen, während Magensaft eine deutliche Wirkung zeigte. Die Verschiedenheit der Wirkung läßt sich auch sehr hübsch mit Hilfe der Biuretprobe feststellen. Ueberschichtet man festes Eiweiß mit HCl, so erhält man selbst nach Stunden kaum eine Andeutung der Biuretprobe, während in einem Parallelversuch mit Magensaft schon nach kurzer Zeit eine deutliche Reaktion zu erkennen ist. Die genannten Autoren weisen bei dieser Gelegenheit darauf hin, daß die Ausfällung des Caseïns aus der Milch unter der Einwirkung von Labferment vielleicht nicht allein den Zweck hat, das Caseïn (resp. Paracaseïn) rein mechanisch im Magen für einige Zeit festzuhalten, sondern auch es durch die Koagulation der peptischen Verdauung überhaupt erst zugänglich zu machen.

Es gibt eine ganze Anzahl überhaupt nur fest vorkommender Eiweißstoffe, die wenigstens zum Teil für den Fleischfresser als Nährstoffe mit in Betracht kommen, wie z. B. Bindegewebe, elastisches Gewebe, Knorpel und Knochen. Gerade für diese besitzt der Magensaft eine fast als spezifisch zu bezeichnende lösende (verdauende) Kraft. Sowohl Kollagen wie Elastin werden vom Magensaft angegriffen und verdaut. Das gleiche gilt vom Knorpel, aber nicht vom Keratin, welches ganz unverändert bleibt. Was die leimgebenden Fibrillen des Bindegewebes betrifft, so könnte man denken, daß ihre anfängliche Quellung durch die Säure des Magensaftes von großer Bedeutung sei, denn es ist bekannt, daß auch die Eiweißkörper der Muskelfasern sowie Fibrin im gequollenen Zustande ungleich leichter angegriffen werden als sonst. „Wenn man die Quellung durch Zusatz von Neutralsalzen oder durch partielle Absättigung der Säure verhindert, so kann bei diesen Eiweißkörpern das Pepsin nicht wirken. Andere Eiweißstoffe büßen durch langes Erhitzen, durch Trocknen oder durch Alkohol ihre Verdaulichkeit ein." (Cohnheim.)

Im Magen des Hundes werden Sehnen verhältnismäßig schnell gelöst. „In Gewebsstücken, welche reich an Bindegewebe (kollagene Fibrillen) sind, löst der Magensaft die weißen fibrösen Teile nicht früher als die elastischen." Mall (422a) hat niemals gequollene Sehnen im Mageninhalt angetroffen. „Die Faserbündel sind scharf begrenzt, weiß und scheinen sich, ohne durch den gequollenen Zustand hindurchzugehen, zu lösen. Im künstlichen Magensaft dagegen löst sich die Sehne viel rascher als das elastische Gewebe. Ein starkes Pepsinpräparat löste die Sehnen in 5—30 Minuten, während im Reticulum und elastischen Gewebe zu dieser Zeit erst die Verdauung beginnt und ungefähr 2 Stunden für das Reticulum (retikuläres Bindegewebe) und 3 Stunden für das elastische Gewebe zur Lösung nötig sind." (Mall.)

Nicht immer scheint die peptische Verdauung von Bindegewebe so rasch zu erfolgen. Ewald (222a u. b) konnte selbst bei warmer Verdauung mit Pepsin-HCl (bei 40° C) oft, wenn auch auf den ersten Blick das Bindegewebe vollkommen gelöst schien, noch nach einer Stunde, mitunter sogar noch nach $1^1/_2$ Stunde, auf reichlichen Zusatz von 10-proz. NaCl-Lösung merkliche Reste von Bindegewebe, und

zwar oft noch deutlich fibrillär, nachweisen. Bei Zimmertemperatur fand er das Bindegewebe unter sonst gleichen Umständen oft nach 24 Stunden nur gequollen. Es wurde durch 10-proz. NaCl überall wieder sichtbar und hatte sogar noch die Eigenschaft, beim Kochen unter Aufquellen zusammenzuschnurren, bewahrt.

Viel schwerer verdaulich ist unter allen Umständen das elastische Gewebe.

Wird solches einem Hunde verabreicht und das Tier einige Stunden später getötet, so findet man bei der Untersuchung des Mageninhaltes die Fasern nur teilweise verdaut, das Innere ist in Stücke zerfallen, und an vielen Stellen scheint nur eine leere Hülse übrig zu sein. Eine künstliche Verdauungsflüssigkeit, hergestellt durch Extraktion der Magenschleimhaut mit Glyzerin und Ansäuern mit HCl, verdaut elastisches Gewebe nur sehr langsam. Ohne Glyzerin erfolgt die Verdauung viel schneller. (MALL, l. c.) Die feineren histologischen Veränderungen sind namentlich von KÜHNE und EWALD, sowie von PFEUFFER (222a und 504a) studiert worden. Als Verdauungsflüssigkeit verwendete EWALD (222b) meist HCl von 0,2 Proz., seltener Oxalsäure von 0,33 Proz; zu je 100 ccm der verdünnten Säuren wurden 2 ccm aus Schweinemagen bereitetes Pepsin-Glyzerin zugesetzt; die Verdauung wurde in kleinen Probierröhrchen im Wasserbad bei 40° vorgenommen. Die dicken elastischen Fasern vom Nackenbande des Ochsen erfuhren nun nicht, wie man hätte wohl erwarten können, eine Auflösung von der Oberfläche her, sondern sie zeigten zuerst im Innern „eigentümliche Querzerklüftungen, mit Bildung kleiner, linsenförmiger Querspalten beginnend, die sich allmählich verbreiterten; später wurden die Fasern durch Querzerfall in kleine, kurze, noch stark lichtbrechende Stückchen zerteilt, die sich schließlich bei längerer Verdauung ebenfalls vollkommen auflösen". Schließlich blieb nur ein eigentümlich längsfaseriger Rest übrig, der möglicherweise aus zusammengefallenen zarten Hüllen bestehen könnte, doch ließ sich dies nicht entscheiden. Bei Anwendung von Pepsin-Oxalsäure hatte PFEUFFER (l. c.) beobachtet, daß die allmählich kleiner werdenden Bruchstücke stark lichtbrechender Substanz in helle, breite, homogen aussehende Fasern eingelagert waren, welche dann später, besonders bei reichlichem Zusatz von Pepsinlösung und höherer Temperatur (42—50°), auch aufgelöst werden. Unterbrach er die warme Verdauung nach dem Schwinden des Bindegewebes und ließ 1—2 Tage kalte Verdauung folgen, so erhielt er eine eigentümlich gequollene zusammenhängende Substanz. Auch bei ausschließlich kalt verdauten Präparaten waren nach 14 Tagen „die dunklen Bruchstücke größtenteils verschwunden und an deren Stelle eine hyaline kollagene Substanz getreten, welche gelatiniert". Auch EWALD erhielt bei kalter Verdauung von elastischen Fasern eine durchsichtige, stark gequollene Substanz, bestreitet aber ein Gelatinieren derselben und wendet sich mit Recht auch gegen die Bezeichnung „kollagen", denn es handelt sich sicher nicht um eine mit Bindegewebe zu identifizierende Substanz. Anscheinend bestehen die elastischen Fasern aus zwei durch ihre Löslichkeit in künstlichem Magensaft verschiedenen Substanzen: die eine ist stark lichtbrechend und löst sich auch in kalten Pepsinsäuren, die andere ist darin unlöslich, quillt aber stark glasig auf, in der Wärme (40°) erfolgt dann aber ebenfalls rasche Lösung. (EWALD.)

Die Verdauungsprodukte des Bindegewebes und der elastischen Substanz sind namentlich von CHITTENDEN und HART (123a) sowie von KLUG (353a) untersucht worden, und es hat sich ergeben, daß unter dem Einfluß des Magensaftes zunächst Körper entstehen, welche den Albumosen vergleichbar sind (Gelatosen, Elastosen).

Einer besonderen Erörterung bedarf noch die Frage der Verdauung von Knochen, welche ja von so vielen fleischfressenden Wirbeltieren aller Klassen verzehrt werden und deren Bedeutung als

Nahrungsmittel gar nicht zu unterschätzen ist. Es ist auffallend, daß über diesen Punkt in den gangbaren Lehr- und Handbüchern der Physiologie wenig zu finden ist, obschon bereits Spallanzani in seinem bewunderungswürdigen Buche über die Verdauung sehr detaillierte Angaben über diesen Gegenstand gemacht hat und die so auffallende Beschaffenheit des „Knochenkotes“ der Hunde allbekannt ist. Da sich in den Knochen organische (Kollagen) und anorganische Substanz innig durchdringen und da die letztere der Hauptsache nach aus Calciumphosphat besteht, so ist es selbstverständlich, daß an eine Ausnutzung hier nur unter der Voraussetzung gedacht werden kann, daß freie Säure als Lösungsmittel vorhanden ist. Es spielt demnach gerade in diesem Falle die Magenverdauung eine ausschlaggebende Rolle.

Spallanzani untersuchte daraufhin Vertreter aller Wirbeltierklassen. Er beschreibt, wie bei einem Frosch, der eine Maus verschlungen hatte, die Schenkelknochen „angerieben, sehr zernagt und sogar halbgallertig“ geworden waren, während die inneren Organe noch ganz intakt waren. Ich hatte selbst oft Gelegenheit, an einem großen Ochsenfrosch (*Rana mugiens*), der unsere einheimischen Frösche lebendig verschlang und von kleineren Exemplaren wohl zwei hintereinander verzehrte, zu beobachten, daß die größeren Knochen, welche mit den Exkrementen entleert wurden, zwar in ihrer Form noch erhalten, aber weich und biegsam geworden waren; von den kleineren fanden sich nur spärliche Reste. Bei den Fröschen sowohl wie auch bei Schlangen erfolgt die Verdauung sehr langsam, und ich habe mich bei jenen überzeugt, daß ein verschluckter Frosch noch 2 Stunden später lebte und sich im Magen bewegte. Demungeachtet können die Knochen der Extremitäten schon bloßgelegt und stark angedaut sein, ehe die Eingeweide ergriffen werden, es richtet sich das, da die Verdauung von der Oberfläche nach der Tiefe fortschreitet, wesentlich nach der Dicke der umhüllenden Gewebsschichten.

Auch gewisse Vögel verschlucken ganze Frösche (Störche, Reiher u. a.). Spallanzani brachte in den Magen eines Reihers zwei aus dünnem Blech gefertigte, beiderseits offene Röhren, welche dem Magensaft den Zutritt gestatteten und von denen das eine einen Frosch, das andere einen etwa gleichgroßen Fisch enthielt. Nach 24 Stunden wurde der Vogel getötet und der Inhalt der Röhren untersucht. Der Fisch war bis auf einige Kopfknochen ganz aufgelöst, vom Frosch fanden sich Reste der Vorderextremitäten, von den Hinterextremitäten waren selbst die Schenkelknochen gelöst, „auch die Haut des Bauches und die Brust waren nicht mehr zu sehen und das darunter liegende Fleisch ganz erweicht, daß es schien, als wäre es leicht gekocht worden; die kleinen Knochen hatten die Weiche von Knorpeln angenommen“.

Härtere Knochen werden offenbar viel schwerer angegriffen. Spallanzani brachte in eine Röhre ein mit einem Faden zusammengebundenes Paket von Frosch- und Fischknochen, in eine zweite dagegen einen in zwei Stücke zerbrochenen Schenkelknochen eines Truthahnes und ließ beide von einem Reiher verschlingen. Nach 27 Stunden fanden sich die Frosch- und Fischknochen völlig aufgelöst und nur der Faden war noch vorhanden; die Vogelknochen waren aber anscheinend ganz unverändert geblieben. Nur „etwas glätter und weißer“ und „etwas zarter und kleiner“ waren sie geworden, auch hatte ihr Gewicht abgenommen. Eine intensivere Einwirkung des Magensaftes auf Knochen war namentlich bei den typischen Raubvögeln vorauszusetzen.

Es ist sehr bemerkenswert, wie außerordentlich lange sich in allen den Fällen, wo die Nahrung unzerkleinert (nicht gekaut) aufgenommen wird, der Verdauungsprozeß hinzieht. Spallanzani ließ von einem Käuzchen nebst anderem Fleisch eine Röhre verschlucken, welche ein Stück vom Schenkel einer

Taube enthielt. Nach 7 Stunden wurde die Röhre ausgebrochen (die Raubvögel brechen nach beendeter Verdauung alles Unverdauliche als sogenanntes „Gewölle" wieder aus). „Der Knochen schien nicht gelitten zu haben, er hatte nur etwas von seiner Rauhigkeit, wo er zerbrochen war, verloren, das Fleisch aber hatte keine Haut mehr, auch war seine Oberfläche verzehrt und es näherte sich durch seine Weiche einer wahren Auflösung." Nach abermaliger Einführung in den Magen war die Verdauung nach weiteren 7 Stunden wesentlich weiter fortgeschritten, „das Fleisch war nun um vieles kleiner geworden, der Knochen war an seinen Enden abgenagt, und wenn man ihn zwischen den Fingern drückte, gab er nach und man konnte ihn biegen". Nach weiteren 27 Stunden war „das Fleisch mit der Knochenhaut vom Schenkelknochen gänzlich verschwunden, der Knochen steckte bloß in der Röhre und hatte seiner Länge nach durch die Abnagung an seinen Enden abgenommen". Abermals 20 Stunden später „war auch das Mark aus dem Knochen verschwunden und die innere Höhle des Schenkelknochens war größer, die äußere Fläche kleiner und seine Stärke sehr vermindert worden: die beiden Flächen, sowohl die innere wie die äußere, waren mit einem (durch Galle) gelben Saft befeuchtet, der ein wenig salzig und bitter schmeckte, und man nahm hin und wieder große Punkte von einer gallertartigen Substanz war." SPALLANZANI ließ diesen Knochen noch 32 Stunden im Magen des Vogels, „da er alsdann wie ein Papierröllchen aussah, das an seinen Enden zerrissen und an vielen Orten durchlöchert war. Der Knochen, oder eigentlich der Ueberrest desselben, lag in der vorhin erwähnten Feuchtigkeit, welches der Magensaft war, und die gallertartigen Punkte waren der Knochen selbst, den der Magensaft in eine Gallerte verwandelt hatte. Nach einem abermaligen 9-stündigen Aufenthalt des Knochens in dem Magen des Käuzchens verlor sich der Knochen so sehr, daß man nur noch unbedeutende Reste davon antraf."

Aehnliche Versuche stellte SPALLANZANI auch mit Falken an, indem er ihnen Splitter von einem Rinderschenkelknochen von der Größe eines Weizenkornes oder einer Bohne in Röhrchen eingeschlossen beibrachte. Sie waren nach 57 Stunden (!) bis zur Größe eines Hirsekornes abgeschmolzen, die Reste hatten aber ihre ursprüngliche Härte bewahrt.

Von großem Interesse ist ein weiterer Versuch, bei welchem eine aus einem Schenkelknochen vom Rind geschliffene Kugel von 5 Linien Durchmesser einem Falken mit anderer Nahrung wiederholt beigebracht wurde, nachdem er sie immer wieder nach kürzerer oder längerer Zeit ausgebrochen hatte. Nach 35 Tagen, welche sie im Magen des Vogels zugebracht hatte, betrug ihr Durchmesser nur noch 1 Linie. „Sie hatte aber ihre vollkommene Rundung und Politur beibehalten, und man bemerkte keine Art von Eindrücken oder Vertiefungen an ihr." Weichere Knochen von Tieren, welche sozusagen die normale Nahrung der Falken ausmachen, wurden vergleichsweise sehr rasch verdaut. Wenn ein Falke eine Taube frißt, läßt er gewöhnlich die Eingeweide zurück, sowie die Spitzen der Flügel und den Schnabel. Alles übrige frißt er nach SPALLANZANI sehr begierig auf „und brach nichts von dieser Mischung von Fleisch und Knochen weg; seine Exkremente waren, wie die von anderen Vögeln dieser Art, eine halbflüssige Materie, teils schwärzlich, teils weißlich, worinnen durch das Gefühl nichts Hartes entdeckt wurde; alle Knochen nebst dem Fleisch der Taube waren also in einem Tage verdaut worden."

Von Adlern ist es bekannt, daß sie von ihren Beutetieren gewöhnlich die Haut sowie auch die Gedärme und die Mehrzahl der Knochen liegen lassen; die kleineren und zarteren der letzteren werden aber dennoch verzehrt. SPALLANZANI band nun zwei Stücke von den Rippen eines Hundes, sowie zwei Knochen vom Unterschenkel eines Hahnes mit einem Faden zusammen und ließ das ganze Paket von einem Adler verschlingen. „Diese vier Knochen wurden erst nach 23 Stunden ausgebrochen. Die Rippen waren so zerstört, daß sie nur eine Haut vorstellten, die beim Ausdehnen zerriß, sie hatten ihre Elastizität verloren und waren innerlich ganz

ohne Saft. Die beiden Schenkelknochen waren zwei Pergamentröhrchen ähnlich, die sich zusammenpressen ließen, wenn man sie mit den Fingern drückte, und wieder in die Höhe traten, wenn der Druck nachließ. Man sah noch die Natur des Knochens, allein es war derselbe so zart, daß er zwischen den Fingern sehr nachgab, und er war dabei an Größe sehr vermindert.“ Der Adler mußte diese vier Knochen, welche jetzt aber in eine Röhre eingeschlossen wurden, nochmals verschlingen. Nach 13 Stunden wurde dieselbe leer ausgebrochen: die Knochen waren ohne Rest verdaut. Eine aus dem Hüftknochen eines Ochsen gedrechselte Kugel, welche der Adler zwar jeden Tag wegbrach, aber immer wieder verschlingen mußte, war nach 25 Tagen vollständig verdaut. Wie bei dem analogen Versuch am Falken behielt die Kugel ihre Form, doch war sie an der Oberfläche immer erweicht. „Man konnte leicht mit einem Messer feine Schichten abnehmen, die man wie einen Knorpel biegen konnte.“ Es scheint daher der Magensaft des Adlers viel stärker zu wirken als der des Falken, auch scheint er in viel größerer Menge abgesondert zu werden.

Bei der Alltäglichkeit des Knochenfressens seitens der Hunde und aller Raubtiere erscheint es gewiß auffallend, daß sogar von Autoritäten, wie Boerhaave und Haller, die Möglichkeit einer Verdauung derselben geleugnet wurde. Der erstere erzählt (Spallanzani, l. c. p. 203), daß die Exkremente eines Hundes, dem er Knochen verabreicht hatte, „einer kleiigten Substanz ähnlich waren“; „der Hund hatte nichts davon aufgelöst, als was sich auch in Wasser aufgelöst hätte“. Haller ist der gleichen Meinung, und selbst Réaumur glaubte, daß durch den Magensaft des Hundes Knochen nur ein wenig verdaut würde. Diesen Zweifeln haben erst die Versuche Spallanzanis ein Ende gemacht. Sie sind in gleicher Weise angestellt und ergaben dasselbe Resultat, wie die bisher besprochenen Experimente an Vögeln. Die in Röhren eingeschlossenen Knochen wurden bis zum völligen Verschwinden gelöst. Mit Rücksicht hierauf bedarf noch die besondere Beschaffenheit des „Knochenkotes“ der Hunde Erwähnung, der im trockenen Zustande bekanntlich eine weiße bröcklige Masse (Album graecum) darstellt, die sich leicht zu Pulver zerreiben läßt und, wie Boerhaave (Haller) angibt, „Knochenpartikelchen enthält, die noch ganz unverändert sind und aus einer bloßen Zerreibung der saftlosen und in eine Masse geformten Knochen, die der Hund mit den Zähnen zernagt hat, bestehen“. Es ist nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß Hunde in der Tat sehr häufig noch unveränderte oder nur leicht angedaute Knochensplitter entleeren, namentlich wenn sie sehr harte Röhrenknochen von Vögeln verzehrt haben, was sie übrigens nur selten und ungern tun. Füttert man aber weiche und poröse Knochen (Wirbel, Gelenkenden etc.), so stammt die Hauptmasse der im Kote vorfindlichen Kalksalze zweifellos aus vorher im Magen gelösten Phosphaten, welche offenbar im Darm wieder zum größten Teil ausfallen. In der Regel enthält der Knochenkot noch einen beträchtlichen Anteil organischer Substanz. In einem von Voit untersuchten Falle hatte ein Hund von 35 kg 219 g Knochen aufgenommen und schied darauf 200,9 g Kot mit 20,47 Proz. organischen und 79,26 Proz. anorganischen Teilen aus; die Analyse der Asche ergab:

CaO	50,30
MgO	1,22
P_2O_5	39,79
SO_3	1,05
Cl	0,13
CO_2	3,95

Berechnet man nun die in den 219 g Knochen aufgenommenen Aschenbestandteile nach einer von Etzinger ausgeführten Analyse, wonach im Knochenpulver sich finden: 9,6 Proz. Wasser, 90,4 Proz. feste Teile, in letzteren

27,96	Proz.	organisch
72,04	„	anorganisch
35,80	Proz.	CaO
1,07	„	MgO
28,93	„	P_2O_5

so ergibt sich:

	in der Einnahme	im Kote
CaO	76,88	79,9
MgO	2,12	1,9
P_2O_5	57,23	63,2

Es ist also nicht bloß die ganze Menge des aufgenommenen phosphorsauren Kalkes, sondern sogar noch ein Plus desselben ausgeschieden worden. (F. Müller, 461.)

In neuerer Zeit ist die Pepsinverdauung wiederholt zum Studium des feineren Baues der Grundsubstanz des Knochens und Knorpels verwendet worden.

Wenn, wie im vorstehenden gezeigt wurde, kaum irgendein tierisches Gewebe der Wirkung des Magensaftes widersteht und selbst eine so widerstandsfähige Substanz, wie das Elastin, wiewohl nur langsam, angegriffen wird, so erscheint es um so bemerkenswerter, daß die Kerne tierischer und pflanzlicher Zellen der Hauptmasse nach so gut wie unverdaulich sind. Dadurch ist aber die künstliche Verdauung mit Pepsin-HCl eine sehr wichtige Methode geworden, wenn es gilt, Kerne frei vom Plasma zum Zwecke chemischer Untersuchung in größeren Mengen zu gewinnen. Miescher (441 b) isolierte zuerst die Kerne von Eiterzellen dadurch, daß er die letzteren nach mehrfacher längerer Vorbehandlung mit warmem Alkohol in künstlichem Magensaft aus Schweinemagen 18—24 Stunden lang bei zweimaligem Wechsel der Lösung verdaute. Das so gewonnene Sediment „bestand lediglich aus isolierten Kernen ohne irgendeine Spur von Plasmaresten. War die Extraktion mit Alkohol nicht erschöpfend gewesen, so machten sich auch einige Oeltröpfchen bemerklich. Der Bodensatz wurde nun noch mehrmals mit Aether geschüttelt. Nachdem die letzten Aetherportionen abgegossen waren, ließen sich die Kerne leicht auf dem Filter sammeln als lehmartige graue Masse und mit Wasser beliebig auswaschen, wobei sie sich durchaus nicht veränderten.“

Eine ganze Anzahl von Autoren hat sich in der Folge mit der genaueren mikrochemischen Analyse tierischer und pflanzlicher Zellkerne mit Hilfe künstlicher Magenverdauung beschäftigt (Zacharias, 660a; Heine, 297a; Němec, 467a; Frank Schwarz u. a.). Als wesentlichstes Resultat ergab sich etwa folgendes: Sowohl das Zellprotoplasma wie namentlich der Zellkern bestehen zu einem wesentlichen Teil ihrer Masse aus Stoffen, welche in Magensaft unlöslich sind. Zu diesen gehört vor allem die an Nukleïnsäure reiche Substanz der Chromatinkörper der Zellkerne. So erscheint es verständlich, daß auch die Köpfe der Spermatozoen sowie Bakterien zum großen Teil als unverdaulich zu

bezeichnen sind. Den unverdaulichen Rückstand namentlich älteren pflanzlichen Plasmas, dessen chemische Natur noch kaum bekannt ist, hat man mehrfach als „Plastin" bezeichnet. Es wäre dringend erwünscht, diese Verhältnisse wieder einmal, gerade unter Zuhilfenahme der Verdauungsmethode, erneuter Untersuchung zu unterziehen.

b) Omnivore Säugetiere (Schwein, Mäuse, Hamster).

Es ist von großem Interesse, die Eiweißverdauung im Magen des Hundes mit der des omnivoren Schweines zu vergleichen, welches zwar auch einen einhöhligen, aber doch hinsichtlich des Baues der Schleimhaut ganz verschiedenen Magen besitzt, indem hier die Region der an der Pepsin- und HCl-Bildung sicher unbeteiligten Cardiadrüsen eine ganz außergewöhnliche Entwicklung erreicht. Demungeachtet wird man von vornherein erwarten dürfen, daß sich die peptische Proteolyse nicht allein in dem mit Fundusdrüsen ausgestatteten Abteil (resp. im Antrum pylori) vollzieht, sondern auch in dem Cardiateil. Denn wenngleich eine Durchmischung des Mageninhaltes hier ebensowenig wie in anderen Fällen stattfindet, so ist doch ein allmähliches Hinübertreten von saurem Magensaft aus dem Fundusabschnitt sehr wahrscheinlich. Hierfür spricht auch die bald nach Beginn der Verdauung von Fleisch im linksseitigen Drittel auftretende saure Reaktion. Ueber den Ablauf der Eiweißspaltung sind wir hauptsächlich durch Versuche von Scheunert und Lötsch (557, 558) unterrichtet.

Die Versuchsschweine wurden mit feingehacktem ausgekochten Fleisch (500 g) gefüttert, nachdem vorher durch längere und geeignete Vorfütterung und eine der Versuchsmahlzeit direkt vorhergehende Karenzzeit von 36 Stunden der Magen entleert war. Nach Beendigung der Mahlzeit wurden die Schweine in $^1/_2$, 1, 2, 3, 6 und 8 Stunden getötet, der Magen freigelegt und durch Ligaturen in drei Portionen (Cardiadrüsen-, Fundusdrüsen- und Pylorusdrüsenportion) geteilt. Der Inhalt derselben wurde gesondert entleert, mit Wasser verdünnt und kurze Zeit aufgekocht. Im Filtrat wurde dann in üblicher Weise der Gehalt an Acidalbumin, Albumosen und Peptonen bestimmt. In allen drei Abteilungen des Magens bildeten Albumosen den Hauptbestandteil der Verdauungsprodukte, daneben aber fanden sich stets auch im Gegensatz zum Hunde beträchtliche Mengen von Acidalbumin, und zwar besonders in der Pylorusportion (10—50 Proz.). Peptone waren sowohl hier wie im übrigen Magen nur in geringer Menge vorhanden. Ein interessantes Ergebnis liefert die Vergleichung der N-Mengen, welche in Gestalt inkoagulabler Verdauungsprodukte in den drei Abteilungen des Magens zu verschiedenen Zeiten enthalten sind.

Stunden der Tötung p. pab.	Vom Gesamt-N der betreffenden Abteilung sind inkoagulabel		
	in der Cardiaportion	in der Fundusportion	im Antrum pylori
$^1/_2$	5,05 Proz.	7,81 Proz.	20,22 Proz.
1	4,28 "	6,82 "	19,10 "
2	13,12 "	21,43 "	28.46 "
4	10,00 "	12,90 "	28,26 "
6	21,80 "	21,24 "	17,39 "
8	6,47 "	13,76 "	15,38 "

Wie man sieht, ist, was bei dem im Cardiateil herrschenden Mangel an Pepsin-HCl erwartet werden durfte, die Menge von verdautem Eiweiß hier am geringsten. Etwas mehr ist im Fundus, am meisten im Pylorus enthalten. Es dürfte dies, wie beim Hunde, hauptsächlich auf der motorischen Funktion des Magens beruhen, indem die in unmittelbarer Berührung mit der Schleimhaut (des Fundus) stehenden verflüssigten Partien immer sehr bald abgepreßt und nach dem Pylorus hin befördert werden. Doch scheinen beim Schwein auch die Bedingungen der Verdauung im Antrum pylori besonders günstige zu sein. SCHEUNERT und LÖTSCH fanden die Acidität des Inhaltes hier bedeutend höher als im Inhalt des Fundusteiles, obschon dieser zweifellos die Stätte der Sekretion der HCl ist. Da nun die Pylorusdrüsen auch Pepsin (Pepsinogen) liefern, so dürfte die Verdauung gerade hier eine sehr energische sein. Für die Raschheit, mit der die Verdauungsprodukte nach dem Pylorus befördert werden, scheint der auffallend geringe N-Gehalt der Fundus- und Cardiaportion in der ersten Stunde zu sprechen. In keinem Falle hat sich bei diesen Versuchen eine Besonderheit der Cardiadrüsenportion ergeben, wie man dies bei der Abwesenheit von Drüsen, die Pepsin und HCl sezernieren, vielleicht hätte erwarten können. An der Eiweißverdauung ist sie jedenfalls aktiv nicht beteiligt.

Im Vergleich zum Hunde scheint die Magenverdauung beim Schweine eine minder weitgehende zu sein; es spricht dafür nicht nur das Zurücktreten der Peptone (im KÜHNEschen Sinn), sondern auch die größere Menge von Acidalbumin. Ein völliger Parallelismus des Ablaufes der Eiweißspaltung im Magen der Carnivoren (Hund) und des omnivoren Schweines besteht demnach selbst bei ganz gleichartiger (Fleisch-)Fütterung nicht.

Sehr viel größere Unterschiede machen sich aber in bezug auf die Verdauung der Kohlehydrate in beiden Fällen bemerkbar, soweit sich eine solche im Magen überhaupt vollzieht. Ueber das Ausmaß derselben beim Haushund war man bis vor nicht allzu langer Zeit sehr geteilter Meinung, und es hat nicht an Stimmen gefehlt, welche im gegebenen Falle eine solche ganz und gar in Abrede stellten. Schien es doch schon beim Menschen schwer verständlich, wie sich die im Munde beim Kauen beginnende Speichelwirkung im Magen fortsetzen sollte, wenn sofort saurer Magensaft ergossen und dadurch das abgeschluckte Ptyalin zerstört wird. Beim Hunde aber, dessen Speichel überhaupt keine Amylase enthält und dessen Magensaft in noch höherem Grade sauer ist, schien jede Möglichkeit einer Stärkeverdauung im Magen von vornherein ausgeschlossen, ja man konnte zweifeln, ob Pflanzenstärke, die der Hund im Urzustande sicher niemals aufnahm und an deren Genuß er sich erst als Haustier gewöhnt hat, überhaupt vollkommen ausgenützt wird. Dies ist nun, wie ELLENBERGER und HOFMEISTER (213) gezeigt haben, in ausgiebigstem Maße der Fall, ja die Stärkeverdauung ist beim Hunde sogar eine noch intensivere als selbst beim Schwein, welches doch einer äußerst kohlehydratreichen Nahrung angepaßt sein muß.

Die Versuchshunde erhielten nach mehrtägiger reiner Fleischfütterung und einer darauffolgenden Karenz von 24 Stunden je 115 g nicht ganz weichgekochten Reis (mit einem Stärkegehalt von etwa 86 Proz.), die Schweine dagegen gekochte Kartoffeln. Bei diesen war die Stärkeverdauung nach $3^1/_2$ Stunden auf 54, bei den Hunden nach 4 Stunden bereits auf 80 Proz. gestiegen. 6 Stunden nach der Mahlzeit hatte der Hund etwa 88 Proz. der Stärke verdaut, während das Schwein nach $6^1/_2$ Stunden erst 77 Proz. davon verdaut hatte. Hierbei ist allerdings die Dünndarm-(Pankreas-)Verdauung mitgerechnet, und ihr dürfte auch zweifellos der Haupt-

anteil an der Ausnutzung der Kohlehydrate seitens der Carnivoren zukommen. Immerhin ist auch die Speichelamylase im Magen noch eine Zeitlang wirksam, bis die HCl allmählich an die Speisen gelangt. Wie WOHLGEMUTH (655c) zeigte, üben die bei diesem Prozeß der Neutralisierung entstehenden NaCl-Mengen eine gewaltig förderndeWirkung auf die Amylase aus, so daß also auch im Magen noch ein ziemlich erheblicher Stärkeabbau vor sich geht.

Im Inhalt des Magens fanden ELLENBERGER und HOFMEISTER in keinem Falle Zucker, wohl aber regelmäßig Erythrodextrin und lösliche Stärke (in der 4. Stunde bis zu 2 Proz.). Die naheliegende Vermutung, daß es sich hier nur um eine Wirkung der HCl des Magensaftes handelt, suchte später FRIEDENTHAL (238) durch Versuche zu widerlegen. Er prüfte ganz reinen, speichelfreien Magensaft vom Hunde und fand ihn stets diastatisch wirksam, und zwar ließen sich in einer mit dem mehrfach filtrierten Sekret unter Zusatz von Chloroform versetzten Lösung von löslicher Stärke nach 3-stündiger Digestion bei 40° C neben Erythrodextrin immer auch geringe Mengen eines reduzierenden Zuckers (Maltose) nachweisen. Eine reine verdünnte Lösung von HCl in der Konzentration des Magensaftes (0,4—0,5-proz.) erwies sich selbst bei 24-stündiger Einwirkung als unfähig, Erythrodextrin aus Stärke zu bilden. Er glaubt demnach, daß im Magensaft des Hundes neben HCl und Pepsin auch eine Amylase vorkommt, welche mit dem Ptyalin des Speichels nicht identisch ist. (FRIEDENTHAL.)

Sieht man von dieser immerhin noch zweifelhaften amylolytischen Wirkung des Hundemagensaftes ab, so darf man wohl die Magenverdauung, wie es der natürlichen Ernährungsweise entspricht, bei den Carnivoren als einen in der Hauptsache und von Anfang bis zu Ende wesentlich auf Proteolyse gerichteten Vorgang bezeichnen. Ganz anders gestalten sich aber die Dinge bei dem von Natur aus omnivoren Schwein. Es ist das Verdienst ELLENBERGERS, zuerst und mit Nachdruck darauf hingewiesen zu haben, daß man es hier bei Fütterung mit einer aus Eiweiß und Kohlehydraten (Stärke) bestehenden Nahrung mit zwei ziemlich scharf gesonderten Perioden der Verdauung zu tun hat, einer ersten amylolytischen und einer darauffolgenden proteolytischen (oder richtiger proteolytisch-amylolytischen). Werden Schweine mit Körnerfutter gefüttert, so wird während des Fressens und 1—2 Stunden nachher wesentlich nur die Stärke verdaut und in lösliche Stärke, Dextrin und Maltose umgewandelt, wobei infolge der bald eintretenden Milchsäuregärung ein Teil des Zuckers weiterhin in Milchsäure übergeht. Diese (während des Fressens und kurz nachher rein und später vorwiegend amylolytische) Periode wird wesentlich durch den beim Kauen abgesonderten, mitverschluckten Speichel bewirkt. An sie schließt sich eine Periode gemischter (proteo- und amylolytischer) Verdauung an. In der Cardiagegend (linke Magenhälfte) dauert die Amylolyse neben geringgradigen proteolytischen Vorgängen fort, während in den tiefer, dem Pylorus näher und mehr rechts liegenden Partien (Fundus- und Pylorusregion) die Proteolyse vorherrscht und die Amylolyse abnimmt, so daß sich nach und nach hier eine rein proteolytische Verdauung entwickelt. Diese gemischte Periode ist von ziemlich langer Dauer. Sie beginnt etwa um die 2.—3. Ver-

dauungsstunde und kann bis zur 9., ja 12. Stunde anhalten. Während derselben treten die proteolytischen Vorgänge auch links mehr und mehr in den Vordergrund. Die anfangs vorwiegend amylolytische Periode wird bald zu einer vorwiegend proteolytischen. Die Milchsäuregärung nimmt ab. Schließlich muß infolge des steigenden HCl-Gehaltes die Amylolyse und Milchsäuregärung völlig sistieren, und wir haben nun im ganzen Magen eine rein proteolytische Verdauung. (Bengen und G. Haane, 50, 51.)

In den ersten Verdauungsstunden ist der Mageninhalt relativ trocken, so daß keine Durchmischung eintritt und die Inhaltsmassen jeder Abteilung in ihren Bestandteilen und bezüglich der in ihnen ablaufenden Vorgänge untereinander verschieden sein können und es auch tatsächlich sind. Der Zuckergehalt ist in der Cardiadrüsenregion bis zur 9. Verdauungsstunde ein relativ hoher und schwankt zwischen 1—3 Proz. In der Fundusdrüsengegend ist er meist etwas niedriger und am geringsten im Pylorusteil. An löslichen Eiweißstoffen findet man immer nur sehr geringe Mengen in allen drei Gegenden des Magens, selten 0,1—0,3 Proz., meist erheblich weniger. Desgleichen ist der Peptongehalt, wie der aller Eiweißverdauungsprodukte, ein relativ geringer. „Der Organismus sorgt für die rechtzeitige Entfernung derselben, um deren störende Einwirkung auf die Wirkung der Verdauungsenzyme zu hindern" (Bengen und Haane).

Ganz ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch im Magen aller derjenigen Nagetiere (Mäuse), deren Magen, wie früher bereits erwähnt wurde, auch anatomisch in zwei scharf gesonderte Hälften geschieden erscheint, eine drüsenlose ösophageale Abteilung und den eigentlichen Drüsenmagen. Nach Grützner (277) unterliegt es keinem Zweifel, „daß in dem ösophagealen Blindsack der Ratte die Wirkung des Speichels stundenlang ungestört fortdauern kann. Erst ganz am Ende der Verdauung, wenn der ganze Mageninhalt durch und durch nicht bloß rechts, sondern auch links stark sauer ist, hat die Wirkung des Speichels ihr Ende erreicht. Die amylolytische und proteolytische Verdauung gehen also lange Zeit ganz ungestört nebeneinander her; erst nach Stunden wird die erstere von der zweiten verdrängt."

Etwas anders verhält es sich nach Scheunert in dem zweihöhligen Magen des Hamsters. Die Versuchstiere wurden mit Hafer gefüttert und nachher zu verschiedenen Zeiten getötet. Es wurden nicht nur die beiden Hauptabteilungen (Vormagen und Drüsenmagen) jede für sich gesondert untersucht, sondern auch der Drüsenmagen durch eine Ligatur in zwei Teile abgeschnürt und dadurch die schon von außen kenntliche dunkelrote Fundusportion von der hellen Pylorusportion getrennt. Ferner wurde in vielen Fällen auch der Vormagen noch in zwei Hälften geteilt, so daß der Inhalt des blinden Endes gesondert untersucht werden konnte. Während der ersten 2 Verdauungsstunden reagierte der verhältnismäßig wasserarme Inhalt des Vormagens im allgemeinen neutral, nur am blinden Ende ließ sich dann schon ganz schwach saure Reaktion nachweisen. Von der 3. Verdauungsstunde an wurde auch die Reaktion des Vormageninhaltes durchwegs sauer, doch handelte es sich in keinem Falle um freie HCl, sondern immer um Milchsäure. Im Drüsenmagen herrschte dagegen sowohl in der Fundus- wie auch in der Pylorusportion schon 1 Stunde nach Beginn der Nahrungsaufnahme, allerdings nur sehr schwach, saure Reaktion, die mit fortschreitender Verdauungszeit an Intensität zunahm. Von der 3. Verdauungsstunde an war freie HCl nachweisbar. Da nun die Amylase des Hamsterspeichels (Parotissekret) nur bei neutraler Reaktion eine kräftige Wirkung ausübt

und schon bei Gegenwart ganz geringer Säuremengen ($^{1}/_{10}$ Prom. Milchsäure, $^{1}/_{100}$ Prom. HCl) stark geschädigt wird, so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß die Stärkeverdauung auch hier ganz vorwiegend im Vormagen sich vollzieht.

In der Tat konnte Scheunert Spaltungsprodukte der Stärke (Zucker) nur im Vormagen in größerer Menge nachweisen (2—6 Proz. des Inhaltes); in der Fundusportion fehlte Zucker ganz, in der Pylorusportion waren nur sehr geringe Mengen vorhanden (0,19—0,53 Proz.). Im weiteren Verlauf der Verdauung nimmt der Zuckergehalt dann auch im Vormagen rasch ab und verschwindet nach etwa 8 Stunden ganz. Dabei dürfte einmal der Umstand zu berücksichtigen sein, daß sich sehr bald Milchsäuregärung entwickelt und auch im Inhalt des Drüsenmagens fortsetzen wird, solange hier noch keine freie HCl vorhanden ist. Zum Teil dürften auch die in den Drüsenmagen gelangenden Zuckermengen hier der Resorption unterliegen, und endlich ist daran zu denken, daß durch die Schlundrinne (vgl. oben) die flüssigen Anteile des aus dem Vormagen austretenden Inhaltes sehr leicht bis in die Nähe des Pylorus gelangen und dort rasch in den Darm entleert werden.

Wie es scheint, spielt sich die Stärkeverdauung (durch den abgeschluckten Speichel) beim Hamster mit viel größerer Ausschließlichkeit im Vormagen ab als selbst bei den mäuseartigen Nagern, denn es gelang Scheunert niemals, aus dem Inhalte des Drüsenmagens oder der Pylorusportion Filtrate zu gewinnen, welche diastatisch wirkten, während dies beim Vormageninhalt stets der Fall war. Bei dem völligen Drüsenmangel der Vormagenschleimhaut kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich nur um diastatisches Enzym handelt, welches von außen zugeführt wurde (Speicheldiastase).

Im direkten Gegensatze zur Kohlehydrat-(Stärke-)Verdauung findet eine solche von Eiweißkörpern ausschließlich im Drüsenmagen statt, während der Vormagen daran gar nicht beteiligt ist.

Wir haben es daher hier mit dem interessanten Fall zu tun, daß der Magen entsprechend seiner anatomischen Gliederung auch funktionell in zwei völlig ungleichwertige Hälften zerfällt, von denen die eine der Verdauung von Kohlehydraten, die andere aber der von Eiweißkörpern dient, ein Verhältnis, wie wir es in höchster Ausbildung bei den Wiederkäuern finden.

So bildet der Hamster, in gewissem Sinne noch omnivor, den Uebergang zur Betrachtung der sehr eigenartigen und verwickelten chemischen Vorgänge der Magenverdauung bei den typischen Pflanzenfressern.

c) Reine Pflanzenfresser.

α) Die Frage der Celluloseverdauung.

Wenn es sich, wie (etwa abgesehen von Schwein und Hund im Zustande der Domestikation) im allgemeinen bei Tieren, nicht um künstlich zubereitete Pflanzennahrung, sondern um vegetabilische „Rohkost" handelt, so ergeben sich für die Ausnützbarkeit derselben naturgemäß besondere Schwierigkeiten, da ja die Nährstoffe, auf deren Gewinnung es ankommt, unter allen Umständen in Zellen eingeschlossen liegen, deren Cellulosehüllen das Eindringen der Verdauungssäfte entweder ganz verhindern oder doch wesentlich erschweren. In dieser Beziehung sind Versuche, welche Poggiale (Compt. rend., T. 37, p. 175) mit Kleie anstellte, von großem Interesse. Er verfütterte Kleie an Hunde und bestimmte, wie viel davon verdaut wurde. Nachdem er aus dem Kote die Kleie wiederhergestellt hatte, ver-

fütterte er sie an einen zweiten Hund und endlich einem Huhne. Obschon dieselbe nun drei Tiere durchwandert hatte, fanden sich doch noch 33 Proz. des gefütterten N und 66 Proz. der übrigen Bestandteile vor, welche der Verdauung widerstanden hatten. Es liegt dies ohne Zweifel nur daran, daß hier die Nährstoffe in unverdaulichen Cellulosehüllen eingeschlossen liegen, und erhebt sich daher namentlich bei allen phytophagen Tieren vor allem die Frage: wie wird die Cellulose beseitigt? Daß dies auf mechanischem Wege nur in äußerst unvollständiger Weise geschieht, dürfte selbst in den Fällen kaum zu bezweifeln sein, wo, wie beim Pferd und Schwein, stärkereiches Körnerfutter fleißig und anhaltend gekaut wird. Nach BRÜMMER (95) soll von Hafer, der mit Häcksel vermischt ist, nur $^1/_{100}$—$^1/_{500}$ Teil sich unverdaut im Kot finden, und von Hafer ohne Häckselzusatz $^1/_{46}$ Teil, bei gierigem Fressen aber allerdings bis zu 10 Proz. Es wurde daher auch des öfteren empfohlen, den Hafer gequetscht zu verfüttern und so eine bessere Ausnützung zu ermöglichen. In noch ungleich höherem Maße leisten aber andere pflanzliche Nahrungsmittel, wie Gras, Blätter, Heu, Stroh u. a., Widerstand, und zwar um so mehr, als diese Stoffe oft nur ganz unvollkommen gekaut abgeschluckt werden. Sicherlich ist, namentlich bei den Wiederkäuern, die Bedeutung des Kauens und der dadurch bewirkten mechanischen Zerkleinerung der Nahrungsteile nicht zu unterschätzen. Aber selbst hier würde dies für die Auswertung derselben nicht entfernt ausreichen, wenn nicht durch gewisse chemische Prozesse, die sich in den Vormägen abspielen, eine Vorbereitung und Aufschließung bewirkt würde.

Der nächstliegende Gedanke wäre natürlich die Annahme einer richtigen Celluloseverdauung durch Enzyme, welche, vom Tier selbst bereitet, im Magen resp. in den Vormägen zur Wirkung gelangen. Was den Speichel betrifft, so hatte seinerzeit V. HOFMEISTER (318a) behauptet, daß bei Behandlung pflanzlicher Futtermittel (hauptsächlich Gras) mit gemischtem Speichel vom Schaf große Mengen (bis zu 80 Proz.) von Rohfaser der Auflösung verfallen; der Speichel des Rindes hingegen hatte auf Rohfaser (aus Gras durch die übliche Behandlung dargestellt) nur eine innerhalb der analytischen Fehlergrenzen liegende Wirkung. Da alle späteren Versuche, die darauf gerichtet waren, eine Celluloseverdauung durch das Sekret der Speicheldrüsen anderer Tiere (Rind, Pferd) nachzuweisen, negativ verliefen und auch Extrakte aus den Speicheldrüsen des Pferdes und der Wiederkäuer eine solche Wirkung nicht auszuüben vermochten, so waren die Resultate HOFMEISTERS unwahrscheinlich und eine Nachprüfung dringend geboten. Einer solchen unterzog sie später SCHEUNERT (560). Um zu den Versuchen genügende Speichelmengen zu gewinnen, wurde den ösophagotomierten Tieren (Schafen) ein harter Gegenstand ins Maul gebracht und das abgesonderte Sekret nach dem Abschlucken aus der Fistel aufgesammelt. Die so gewonnene trübe alkalische Flüssigkeit erwies sich immer als ganz wirkungslos auf Cellulose, und es beruhen daher die Angaben HOFMEISTERS sicher auf einem Irrtum.

Für den Magensaft ist meines Wissens das Vorhandensein einer „Cytase“ niemals behauptet worden. Dagegen will MAC GILLAWRY (Jahresber. f. Chem., Bd. 30, 1877, p. 982) aus dem Processus vermiformis des Kaninchens ein Ferment durch Glyzerin extrahiert haben, welches Cellulose verdaut, und ebenso behauptete SCHUMLEWITSCH

(577 c), durch Einwirkung von „Pankreatin“ auf unveränderte Futterstoffe Cellulose in Lösung gebracht zu haben, beides Angaben, die nie bestätigt wurden.

Demungeachtet kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß „Rohfaser“ (Cellulosen) im Organismus der Pflanzenfresser ausgenützt oder wenigstens in Lösung gebracht wird. Der Ausdruck „Rohfaser“ bezeichnet ein Gemisch der Gruppe der Cellulosen angehöriger Stoffe, welches nach dem Behandeln pflanzlicher Futterstoffe mit verdünnter H_2SO_4 und Kalilauge und Erschöpfung mit Aether-Alkohol zurückbleibt, also im wesentlichen Cellulose + inkrustierenden und cuticularisierenden Substanzen (Lignin, Hemicellulosen, Pentosane). Schon 1854 hat Haubner gefunden, daß im Verdauungskanal der Wiederkäuer etwa die Hälfte der verfütterten Rohfaser verschwindet. Er konstatierte auch, daß dies nicht bloß bei Futtermitteln der Fall ist, sondern daß auch von Pappelholzsägespänen, welche mit Säure und Alkalien behandelt waren, und von gebleichtem und gewaschenem Papierbrei, wenn sie mit Heu und Kleie an Schafe verfüttert wurden, weniger als die Hälfte im Kote wiedererscheinen. In der Folge wurde diese Tatsache immer wieder bestätigt (Henneberg und Stohmann, 300 a), so auch für das Pferd (V. Hofmeister, 316), das Schwein und das Kaninchen (v. Knieriem, 358). Es ergab sich hierbei auch, daß die Cellulose eines Pflanzengewebes um so „verdaulicher“ ist, je weniger die Zellwand die Metamorphosen der Verholzung, Verkorkung oder Cuticularisierung erfahren hat, sowie daß die Löslichkeit der Cellulose bei verschiedenen Tieren sehr verschieden ist. Auffallenderweise scheint bei Vögeln, und zwar auch bei typischen Körnerfressern, Cellulose gar nicht verdaut zu werden. Weiske (647) war der erste, welcher bei Gänsen, die mit Blättern von *Leontodon taraxacum* und *Equisetum* gefüttert wurden, die Unverdaulichkeit der Rohfaser behauptete. Zu dem gleichen Resultat gelangte v. Knieriem (l. c.), welcher bei Hühnern, die mit den verschiedensten Substanzen, wie Baumwolle, Papier, Roggenstroh, Roggenkörnern, Gerste und Hafer, gefüttert wurden, die verfütterte Rohfaser im Kot unverändert wiederfand. Hingegen fand Kalugin (489 a), daß Hühner von der Rohfaser der Gerste 0 Proz., des Buchweizens 2 Proz., der Erbsen 13,74 Proz. und des Weizens 29,95 Proz. verdauen. Weiterhin gelangte Paraschtschuk (489 a) durch seine Versuche zu dem Ergebnis, daß Hühner 9,13—43,52 Proz. der Rohfaser des Maises verdauen. Weiser und Zaitschek (646 b), deren Arbeit ich die vorstehenden Angaben entnehme, fanden dagegen wieder in Uebereinstimmmung mit Weiske und v. Knieriem bei Gänsen, Enten, Hühnern und Putern nach Fütterung mit Hirse oder Mais in den Exkrementen die ganze Menge der verfütterten Rohfaser wieder. Es läßt sich dies verstehen, wenn man berücksichtigt, daß bei den von Pflanzennahrung lebenden Vögeln durchwegs ein außerordentlich kräftig wirkender Muskelmagen entwickelt ist, durch dessen Tätigkeit eine so feine Zerkleinerung der Nahrungsmittel herbeigeführt wird, daß eine genügende Ausnützung auch ohne chemische Lösung der Zellhüllen möglich wird. Dem entspricht auch die Kürze der Zeit, während deren die Nahrung im Verdauungskanal verweilt. Wir besitzen zurzeit gar keine Kenntnis über das Verhalten der Cellulosen im Magendarmkanal herbivorer Reptilien (Landschildkröten).

Bei Säugetieren ist die Menge der bei der Verdauung verschwindenden Cellulose sehr verschieden und nach SCHEUNERT (560, I) auch davon abhängig, „ob die nebenher noch verabreichten, leichter verdaulichen Nährstoffe in großer oder geringer Menge vorhanden sind. Im allgemeinen kann man annehmen, daß die Wiederkäuer am meisten Rohfaser verdauen. Beim Rind verschwinden 30—70 Proz., beim Schaf ca. 50 Proz. der aufgenommenen Cellulose im Darmkanal. Beim Pferd beträgt die Menge ca. 30—40 Proz., beim Schwein 20—50 Proz.; beim Menschen schwankt die Ausnutzung innerhalb weiter Grenzen.“ (SCHEUNERT.) Nach den Untersuchungen von v. KNIERIEM läßt sich bei Genuß junger Gemüse bis zu 40 Proz. der aufgenommenen Cellulose im Kot nicht mehr nachweisen. Dagegen bieten derbere Zellwände ein anscheinend unüberwindliches Hindernis. RUBNER (546a) hat nach Genuß von Kleienbrot den Kot mikroskopisch untersucht. Es fanden sich ziemlich viele Kleberzellen vollkommen intakt neben solchen, die ihres Inhaltes beraubt waren und nur das leere Zellgerüst zeigten. „Nun war es aber regelmäßig zu treffen, daß die leeren Zellen nur Schollen von einer Zellendicke darstellten, oder es fehlte an dickeren Schichten, an denen die Kleberzellen noch mit Oberhautzellen überdeckt waren, der Zellinhalt nur an den Rändern. Man bekam also den Eindruck, als ob überall da, wo keine Zellwandung durchbrochen werden mußte, der Inhalt der Kleberzellen zur Aufnahme gelangt sei. Auch DONDERS hat gefunden, daß die Schicht der eiweißreichen Zellen der Kleie wohl von Pflanzenfressern, nicht aber vom Menschen oder Hunde verdaut wird.“ WEICKE (Ztschr. f. Biol., Bd. 22) fand bei Darreichen von Sellerie, Kohl und Mohrrüben 47,3—67,7 Proz. gelöst bei zwei Versuchspersonen. Sellerie wurde als Salat (750 g), Mohrrüben (2300 g) als Gemüse und Kohl (1000 g) zu Brei zerkocht 3 Tage lang als ausschließliche Nahrung aufgenommen. Im Kot zeigten sich gleich anfangs schon makroskopisch sichtbare Rübenstückchen sowie Sellerie, später gingen solche Reste massenhaft in den Stühlen ab. Als ganz unverdaulich müssen für den Menschen auch die Pilze gelten, obschon sie oft als dem Fleisch gleichwertige Nahrungsmittel angesehen werden. SCHILLING (573a) konnte in fäkalen Rückständen noch die Bißstellen der Zähne an den Pfifferlingen erkennen, die bis auf Farbenänderungen durch H_2S im Darm unversehrt geblieben waren. Beim Hund habe ich mich selbst oft von der absoluten Unverdaulichkeit der beliebig zubereiteten Pilze, die mit Fleisch verabreicht wurden, überzeugt. Durch alle Versuche, welche einen Verlust von Cellulose bei der Verdauung feststellten, wird, wie schon ZUNTZ richtig hervorhob, nur das eine sicher bewiesen, daß ein Teil der Rohfaser aus dem Kote nicht wieder gewonnen werden kann, wobei unentschieden bleibt, ob die Cellulose wirklich gelöst (verdaut) oder nur insoweit verändert wurde, daß sie durch die verdünnte Säure oder Lauge löslich wurde. Aber auch unter der Voraussetzung, daß das erstere der Fall war und eine wirkliche Lösung eintrat, blieb es, wie TAPPEINER (621) bemerkt, völlig unentschieden, „in welcher Weise diese Lösung erfolgte und ob die gebildeten Produkte dem Organismus bei seiner Ernährung zugute kämen, man also von einer Verdaulichkeit der Cellulose auch in diesem Sinne sprechen könne“.

Für fleischfressende Säugetiere (Hund) hat neuerdings LOHRISCH (408) im Gegensatz zu allen früheren Autoren behauptet, daß reine Cellulose auch hier in

beträchtlichem Ausmaße verdaut werde. Es war an eine solche Möglichkeit um so mehr zu denken, als ja der Hund im domestizierten Zustande seit Jahrtausenden mit gemischter, zum Teil cellulosehaltiger Nahrung ernährt wird und so seinen Organismus an die Verdauung der Cellulose gewöhnt haben könnte. Lohrisch verfuhr so, daß er einen Hund mit Fleisch fütterte und dann den Kot in üblicher Weise mit Knochen und gefärbtem Fleisch (Karmin) abgrenzte; dann wurde ihm mit Fleisch vermischt eine gewogene Menge reiner Cellulose verabreicht, die nach einer von Hoppe-Seyler angegebenen Methode dargestellt worden war, welche darauf beruht, daß Cellulose selbst vom stärksten Alkali bis zu einer Temperatur von 200° nicht angegriffen wird. Er fand, daß bis zu 30 Proz. der verfütterten Cellulose in den Faeces verschwunden war. Die Nachprüfung seiner Resultate durch Scheunert und Lötsch (571) ergab jedoch, daß es sich um eine nicht einwandfreie Methode handelt und daß der Hund, wie wohl überhaupt reine Carnivoren Cellulose nicht zu verdauen imstande sind (560). Lohrisch hat dies neuerdings selbst zugegeben (409a).

Die nächste Frage, die sich an diese Erfahrungen knüpft, ist nun die, wo und in welcher Weise bei dem Mangel an selbstgebildeten Cytasen sich die Celluloselösung im Organismus der Wirbeltiere überhaupt vollzieht. Da für die niederen Wirbeltiere einschlägige Untersuchungen kaum vorliegen (was die Fische betrifft, so war schon früher davon die Rede, daß auch hier bis jetzt kein Beweis für das Vorkommen celluloselösender Eigenenzyme erbracht ist), bleiben vorläufig nur die typischen Pflanzenfresser unter den Säugetieren übrig, über deren Verdauung wir wenigstens in den Grundzügen unterrichtet sind. Hier deuten ja schon gewisse anatomische Einrichtungen des Verdauungsapparates darauf hin, daß es wesentlich darauf ankommt, die Pflanzennahrung in gewissen Abschnitten des Magens oder auch des Enddarmes für längere und unter Umständen für lange Zeit festzuhalten und sozusagen einem Mazerationsprozeß zu unterwerfen; es sei nur an die Vormägen der Wiederkäuer und an das Coecum bei manchen anderen Tieren erinnert.

β) Die Magenverdauung beim Pferd.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse in dem einhöhligen, in mancher Beziehung dem des Hamsters vergleichbaren Magen des Pferdes, so lassen sich auch hier im wesentlichen zwei Perioden der Verdauung unterscheiden, eine verhältnismäßig kurze rein amylolytische, während deren überall im Magen Stärke verdaut, d. h. in Zucker- resp. Milchsäure umgewandelt wird, und eine vorwiegend proteolytische, welche durch das Auftreten von HCl neben Milchsäure charakterisiert ist. In einem gewissen Stadium macht sich dann eine räumliche Sonderung der amylolytischen und proteolytischen Vorgänge in der Art geltend, daß die ersteren nur mehr in der ösophagealen Vormagenabteilung (und im Antrum pylori), die letzteren hauptsächlich in der Fundusdrüsenregion stattfinden. Daß in jener freie Stärke, wie sie bei Körner- (Hafer-, Mais-)Fütterung ja stets in mehr oder weniger reichlicher Menge zugegen sein wird, durch diastatische Enzyme energisch zu Dextrin und Zucker (Maltose) abgebaut wird, ist durch den Nachweis dieser Stoffe im Inhalt während der ersten Verdauungsstunden leicht zu erweisen. Bei Haferfütterung werden von der in diesem Futtermittel enthaltenen Stärke bis zu

60 Proz., bei Maisfütterung bis zu 50 Proz. und mehr verdaut. Ersterenfalls konnten im Mageninhalt teilweise 50, ja sogar 120 g Zucker neben 10—50 g Milchsäure, bei Maisfütterung bis zu 60 g Zucker nachgewiesen werden. Nach ELLENBERGER und SCHEUNERT (Lehrb.) wird beim Pferd der Höchstgehalt daran in der 2. bis 3. Verdauungsstunde erreicht, und es stellt dann die aus dem Mageninhalt ausgepreßte Flüssigkeit eine 2—3-proz. Zuckerlösung dar. Die Bedingungen für das Wirksamwerden diastatischer Fermente sind natürlich anfangs am günstigsten, denn dann ist der ganze Magen (bei Aufnahme einer relativ trockenen, gutes Kauen voraussetzenden Nahrung) mit einer an Speichel reichen, stark alkalischen Masse gefüllt, deren Wassergehalt übrigens großen Schwankungen unterworfen ist (durchschnittlich beträgt derselbe beim Pferde nach ELLENBERGER und SCHEUNERT 60—70 Proz.) Bei dem geringen Gehalt des gemischten Pferdespeichels an Ptyalin dürfte demselben wohl kaum die Hauptrolle bei der im Magen sich abspielenden Stärkeverdauung zuzuschreiben sein; wir werden sehen, daß in dieser Beziehung den in der Nahrung selbst enthaltenen amylolytischen Enzymen eine viel größere Bedeutung zukommt. Eine sehr bemerkenswerte Tatsache, der wir bei Pflanzenfressern immer wieder begegnen, ist darin gegeben, daß sich Milchsäurebakterien sehr bald des gebildeten Zuckers bemächtigen und denselben rasch und in ausgiebigem Maße vergären. Durch ihre Tätigkeit wird ca. 1 Stunde nach Beginn der Verdauuung die Reaktion des Vormageninhaltes sauer, wodurch die Amylolyse mehr und mehr eingeschränkt wird. Es gesellen sich aber dazu noch andere Gärungsvorgänge, als deren Material man die Rohfaser (Cellulose) betrachtet hat. Wie GRIMMER (264) beobachtete, erscheint bei mit Hafer gefütterten Pferden der Magen oft von der 3. Verdauungsstunde an gasig aufgetrieben, und zwar in um so höherem Maße, je weiter die Verdauung fortgeschritten ist bezw. je länger die Zeit zwischen Fütterung und Tötung war. Die Gase waren brennbar und entwickelten sich vorzugsweise in dem cardiaseitigen, mit drüsenfreier Schleimhaut ausgekleideten Magenabschnitt, dessen Inhalt, wie erwähnt, relativ lange alkalisch oder neutral bleibt oder der lange Zeit Milchsäure enthält, deren Konzentration nicht so bedeutend ist, um die gasige Gärung ganz verhindern zu können. Bei Maisfütterung fanden SCHEUNERT und GRIMMER (565) ebenfalls, und zwar ganz unabhängig von der Reaktion, eine Entwicklung teils brennbarer, teils unentzündlicher Gase. Die Kohlehydratverdauung im Magen steigt in diesem Falle mit der Zeit nur sehr langsam an und ist weniger ausgiebig als bei Haferfütterung. Der Zuckergehalt des Inhaltes war immer nur gering und betrug selten mehr als 1,5 Proz. der Gesamtmenge. Auch TAPPEINER (623) gibt an, daß sich im Magen des Pferdes konstant nicht unbeträcht- Gasmengen finden. Die Analyse ergab in einem Falle:

CO_2	75,20
O	0,23
H	14,56
N	9,99

Daß dieses Gasgemisch auf einen Gärungsvorgang zu beziehen ist, ergibt sich schon aus dem geringen N-Gehalt im Vergleich mit dem

im oberen Dünndarm enthaltenen Gas, welches 37,44 N enthält. Als Hauptprodukt der Nahrung treten CO_2 und H auf, zwei Gase, die für die sogenannte Wasserstoffgärung der Cellulose charakteristisch sind (vgl. oben p. 197). Um eine solche dürfte es sich denn auch im gegebenen Falle handeln, obschon Grimmer (l. c.) die Meinung vertritt, „daß Sumpfgasgärung vorliegt, der wohl die Stärke und zu einem kleinen Teil auch die Cellulose des verabreichten Futters unterliegen".

Der Umfang und demgemäß auch die Bedeutung solcher Gärungsvorgänge im Magen des Pferdes lassen sich natürlich nur dann einigermaßen richtig beurteilen, wenn man die Zeit kennt, während deren die Nahrungsstoffe in dem Organ verweilen. Wie zahlreiche Versuche aus älterer und neuerer Zeit zeigen, beginnt die Entleerung des Pferdemagens sehr frühzeitig, wahrscheinlich schon während der Mahlzeit (Ellenberger und Hofmeister, 209; Goldschmidt, 259), und es ist dafür nicht sowohl das relativ geringe Fassungsvermögen des Pferdemagens verantwortlich zu machen, als vielmehr die besonderen Verhältnisse im Mechanismus des Organes (vgl. oben). Dieser wird aber wieder wesentlich von der Beschaffenheit der Nahrung mitbedingt. So durcheilt beispielsweise gerade das Heu, also eine an Rohfaser besonders reiche Nahrung, den Magen sehr schnell, indem es dabei die älteren Inhaltsmassen vor sich herschiebt. Ein Teil der aufgefangenen Nahrungsstoffe bleibt aber freilich unter Umständen 8—10 Stunden, d. h. bis zur nächsten Mahlzeit, im Magen liegen und wird dementsprechend schon hier gründlich verdaut. Bei kleinen Hafermahlzeiten bleibt der gesamte aufgenommene Hafer längere Zeit im Magen, und man kann dann schon eine Stunde nach Beendigung des Fressens Verdauungsprodukte nachweisen. Jedenfalls wird man aber sagen müssen, daß die Bedingungen für eine ausgiebigere Vergärung der Rohfaser (Cellulose) im Magen des Pferdes wenig günstig sind.

Wir werden denn auch später sehen, daß bei der Aufschließung cellulosereicher Nahrungsstoffe im gegebenen Falle nicht sowohl der Magen, als vielmehr das beim Pferde mächtig entwickelte Coecum eine Hauptrolle spielt. Ich habe keine Angaben über die Zusammensetzung des Mageninhaltes und speziell den Zuckergehalt desselben bei reiner Gras- oder Heufütterung finden können. Mit Rücksicht auf die Frage, in welchem Umfang das Pferd solche Nahrung schon im Magen zu „verdauen" vermag, wären derartige Bestimmungen nicht ohne Interesse. Die kurze Dauer des Verweilens gerade vom Heu läßt wohl erwarten, daß chemische Veränderungen sich hier kaum in sehr erheblichem Umfange abspielen werden, zumal ja, wie schon erwähnt, ein nicht unbeträchtlicher Anteil solchen Futters sicherlich ganz unverdaut direkt in den Darm übertritt.

Fassen wir zusammen, was sich über die Kohlehydratverdauung im Magen der Einhufer sagen läßt, so muß die Tatsache an die Spitze gestellt werden, daß ein größerer oder kleinerer Teil der eingeführten Nahrung den Magen sofort wieder verläßt und daher ausschließlich der Darmverdauung anheimfällt. Stärke wird bei Aufnahme von Körnerfutter reichlich verdaut und in Zucker umgewandelt. Es handelt sich dabei wohl nur

zum kleinen Teil um Stärke, die beim Kauen durch Zertrümmerung der Samenkörner frei wurde; inwieweit auch diastatische Prozesse in Betracht kommen, welche durch das in dem Samen enthaltene amylolytische Enzym (Diastase) vermittelt werden, wird später noch zu erörtern sein. Der gebildete Zucker wird dann sehr bald zu einem guten Teil in Milchsäure übergeführt, auch findet unter Umständen nicht unerhebliche Gasentwicklung statt (CO_2, H), die wohl auf Vergärung eines geringen Anteiles von Cellulose zu beziehen sein dürfte, deren Hauptmenge unverändert in den Darm befördert wird.

Was nun die Verdauung von Eiweißkörpern im Magen des Pferdes betrifft, so liegen darüber Untersuchungen namentlich von SCHEUNERT und ROSENFELD (572, 539, 557) vor. Die Versuchstiere erhielten nach einer 24-stündigen Hungerperiode je 1500 g analysierten Hafer und wurden dann in bestimmten Zeitabschnitten (1/2, 1, 2, 3, 4 und 6 Stunden) nach Beendigung der Mahlzeit getötet. Der Magen wurde entsprechend den drei anatomischen Abteilungen abgeschnürt, der Inhalt mit einer hydraulischen Presse ausgepreßt und zentrifugiert. Von der stets trüben Flüssigkeit wurde ein kleiner Teil im Eisschrank klar filtriert und zur Bestimmung des gelösten N verwendet, während im Rest die Koagulation des Eiweißes bei Siedetemperatur und Ausfällung des Acidalbumins durch Neutralisation vorgenommen wurde. Im klaren eiweißfreien Filtrat wurde der N bestimmt und dann die Verteilung desselben auf die einzelnen Eiweißabbauprodukte ermittelt.

Die beistehende Tabelle gibt eine Uebersicht davon im gesamten Mageninhalt während einer Verdauungsperiode.

Verdauungsstunden	Die Menge des im Magen befindlichen gelösten N verteilt sich auf			
	Syntonin + koagulables Eiweiß	Albumosen	Peptone	Restkörper
1/2	36,59	34,62	14,62	14,17
1	28,65	36,51	13,57	21,27
2	27,16	26,02	29,63	17,19
4	10,17	43,26	27,96	18,61
6	4,54	42,28	36,37	16,81

„Auf den ersten Blick fallen die großen Mengen von Syntonin und gelöstem, aber noch koagulablem Eiweiß auf, die im Magen des Pferdes im Gegensatz zu den Carnivoren und Omnivoren (Schwein) enthalten sind. Schon GRIMMER (264) hatte auf diese auffällige Besonderheit hingewiesen. Deutlich zeigt auch die Tabelle, daß die Menge dieser Körper mit der Dauer der Verdauung abnimmt. Mit dem Sinken dieser dem nativen Eiweiß sehr nahestehenden Körper geht ein Ansteigen der Abbauprodukte (Albumosen und Peptone) Hand in Hand.... Der wichtigste Schluß, den die Tabelle zuläßt, ist aber der, daß die beim Hunde gemachte Beobachtung, daß die Eiweißverdauungsprodukte im Magen in weit überwiegender Menge aus Albumosen neben geringen Mengen tieferer Abbauprodukte bestehen, für das Pferd nicht zutrifft. Wir finden beim Pferd zwar auch Albumosemengen, die im allgemeinen größer sind als die Mengen der anderen Abbauprodukte, neben ihnen sind aber stets beträchtliche Mengen Peptone und Restkörper vorhanden. Beim Hunde dagegen

findet man Peptone (im Sinne KÜHNES) höchstens in sehr geringen Mengen oder man vermißt sie ganz" (dies trifft allerdings nur für den Fundusteil, nicht für den Pylorusabschnitt zu; vgl. oben). (SCHEUNERT.) „Während beim Hunde meist 80—90 Proz., fast regelmäßig aber mehr als 50 Proz. des unkoagulablen N als Albumosen und nur sehr geringe Mengen oder gar keine Peptone gefunden werden, besteht der inkoagulable N des Mageninhaltes vom Pferd im höchsten Falle aus 54 Proz. Albumosen-N, meist aber aus weniger als 50 Proz. und stets aus 20—40 Proz. Pepton-N. Das hier besonders deutlich zutage tretende regelmäßige Vorkommen großer Mengen von abiureten, N-haltigen Substanzen findet seine Erklärung zum Teil im Gehalt der pflanzlichen Nahrung an solchen Stoffen, dann aber wohl auch in der Tätigkeit der proteolytischen Nahrungsmittelfermente." (SCHEUNERT.) Eine sehr bemerkenswerte Differenz zwischen Hund und Pferd besteht in bezug auf die Verteilung der Albumosen, Peptone und der niederen „abiureten" Spaltungsprodukte über die einzelnen Magenabteilungen. Während beim Hunde die Peptone sich ganz vorzugsweise im Antrum pylori, die Albumosen dagegen im Fundusteile vorfinden, liegen die Verhältnisse beim Pferde ganz anders. „Die Albumosen verteilen sich auf alle Magenabteilungen fast gleichmäßig, die Peptone sind zwar in geringerer Menge als die Albumosen zugegen, doch sind sie in allen Magenabteilungen so reichlich vorhanden, daß von einem derartigen Ueberwiegen der Albumosen, wie es beim Hunde der Fall ist, beim Pferde nicht die Rede sein kann. Ebenso überwiegen beim Pferde im Antrum pylori die Peptone keineswegs über die Albumosen." (SCHEUNERT.)

In Hinblick auf die große Ausdehnung der drüsenlosen Vormagenabteilung im Magen des Pferdes könnte man der Meinung sein, daß die Proteolyse im cardiaseitigen Abschnitt kaum zur Geltung kommen würde und sich ganz vorzugsweise auf den Fundusteil beschränkte. Dies ist aber keineswegs der Fall. Ebensowenig wie sich in den ersten Stadien der Verdauung die Amylolyse auf den Cardiasack beschränkt, was bei manchen Nagern (Mäuse, Hamster) in so ausgeprägter Weise der Fall ist, läßt sich beim Pferde irgendeiner der Magenabteilungen eine spezifische Bedeutung für die Eiweißverdauung zusprechen. Wenngleich im Fundusdrüsenteil des Magens und im Antrum eine offenbar umfangreichere und raschere Eiweißspaltung als in der Vormagenabteilung abläuft, so kann von einer deutlichen Sonderstellung dieser Magenabteilung nicht gesprochen werden. „Es tritt sogar die Proteolyse cardiaseitig viel früher ein, als man in Hinblick darauf vermuten sollte, daß die von den Fundusdrüsen produzierte HCl erst spät die stark alkalischen, speichelreichen Inhaltsmassen des cardialen Magenabschnittes in solcher Konzentration durchdringt, daß das Pepsin wirken kann. Dieser frühe Eintritt der Proteolyse erklärt sich aus zwei Umständen, nämlich aus dem raschen Auftreten großer Mengen von Milchsäure, in deren Gegenwart das Pepsin auch beim Fehlen von HCl oder beim Vorhandensein einer ungenügenden HCl-Konzentration wirken kann, und sodann aus dem Vorhandensein der proteolytischen, auch bei alkalischer oder neutraler Reaktion wirksamen Fermente in der Nahrung dieser Tiere. So erklärt sich das Vorkommen nicht unerheblicher proteolytischer Vorgänge trotz Fehlens genügender HCl-Mengen, also bei ganz schwach

saurer oder alkalischer Reaktion. Sieht man von diesen durch den anatomischen Bau des Magens und die Eigenart der rohen pflanzlichen Nahrung bedingten Besonderheiten ab, so tritt die peptische Proteolyse zunächst in den oberflächlichen, der Fundusdrüsenschleimhaut anliegenden Schichten des Mageninhaltes ein. Sie dringt dann in die Tiefe vor, wo sie durch die Gärungsmilchsäure unterstützt wird, die andererseits die diastatischen Vorgänge kaum beeinträchtigt, so daß hier im Innern beide Vorgänge ungehindert nebeneinander ablaufen können. Da der Magen cardiaseitig einen erheblich größeren Durchmesser als pylorusseitig hat, und da gerade an dem pylorusseitigen Abschnitt der Fundusdrüsengegend die Fundusdrüsen am mächtigsten sind, wird pylorusseitig der Mageninhalt am raschesten von Pepsin und HCl durchdrungen. Somit wird hier das Eiweiß am lebhaftesten verdaut. Infolgedessen tritt auch in der Gegend der Pylorusdrüsen (Antrum pylori) die Proteolyse frühzeitig, wenn auch später als in den peripheren Schichten der Fundusdrüsengegend ein. Später ist die Eiweißverdauung im Antrum pylori oft am lebhaftesten."

„Mit dem soeben geschilderten Eintreten und dem Fortgange der Proteolyse beginnt die gemischt proteolytisch-amylolytische Periode der Magenverdauung, und zwar zunächst mit Vorherrschen der Amylolyse. Auch hier bestehen bei den Tieren, deren Mägen mit einer Vormagen- oder Cardiadrüsenregion ausgerüstet sind, bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. In diesen Teilen des Magens besteht wegen des langsamen Eindringens der HCl trotz stark saurer Reaktion (durch Milchsäure bis 1 Proz. und darüber bedingt) die Amylolyse ungehindert fort, so daß man bei ihnen von einer besonderen Periode sprechen kann, in der cardiaseitig die Amylolyse und pylorusseitig die Proteolyse vorherrscht. Ebenso gibt es später eine Periode, in der pylorusseitig reine Proteolyse, cardiaseitig aber immer noch Amylolyse, wenn auch mit Vorherrschen der Proteolyse, besteht. Schließlich tritt aber auch hier im Magen eine rein proteolytische Periode ein, während der auch die Milchsäuregärung (infolge der Wirkung der HCl auf die Milchsäurebakterien) sistiert." (Ellenberger und Scheunert, Lehrb.)

Nach allem darf man schließen, „daß im Magen unserer großen Herbivoren mit einhöhligem Magen, also speziell der Solidungula, die Eiweißverdauung quantitativ in anderer Weise verläuft, als in dem der Carnivoren. Sie wird beim Herbivoren von zahlreichen Umständen und vielen mitwirkenden Faktoren beeinflußt und wird dadurch viel komplizierter, als im Magen der Carnivoren. Daher sind die einfachen und klaren Verhältnisse, wie dort, beim Pferde nicht anzutreffen. Infolge der histologischen und anatomischen Besonderheiten (Vormagenabteilung, Sphincter ventriculi) und der zweifellos eigenartigen mechanischen Funktionen des Magens, sowie infolge der durch die Eigenartigkeit der vegetabilischen (an sich) fermenthaltigen Nahrung und der großen, bei der Nahrungsaufnahme sezernierten Speichelmengen bedingten chemischen Verhältnisse wird der Ablauf der Eiweißverdauung im Magen des Pferdes in ganz andere Bahnen gedrängt, als sie uns das Studium der Verdauung der Carnivoren gelehrt hat. Es gewinnen so die oben geschilderten Verhältnisse der Verdauung beim Schwein größere Bedeutung. Die dort nur angedeuteten Besonderheiten sind beim Pferde deutlich

ausgeprägt, und es erhellt, daß das Schwein in vieler Hinsicht als Omnivore eine Mittelstellung zwischen Herbi- und Carnivoren einnimmt. (SCHEUNERT.)

Wenn man sich nun fragt, worauf es beruht, daß in beiden Fällen Acidalbumin einen so beträchtlichen Bruchteil der gelösten Eiweißverdauungsprodukte ausmacht, so scheint die Antwort nicht schwer zu sein. Ohne Zweifel werden die Säuren des Mageninhaltes (Milchsäure, Salzsäure) nicht nur auf die beim Kauen eröffneten Körner (Hafer, Mais) und Zellen anderer Pflanzenteile einwirken, sondern auch leicht ins Innere unversehrter Teile eindringen und hier chemisch umwandelnd wirken; nicht das gleiche gilt natürlich vom Pepsin, dessen Wirkung sich wohl ausschließlich auf die mechanisch vorbereiteten, d. h. eröffneten Zellen beschränken dürfte. Man wird demnach beim scharfen Auspressen der ganzen Inhaltsmasse unter Druck relativ viel Syntonin erwarten können, wie es den Beobachtungen tatsächlich entspricht. Es wäre von Interesse, zu erfahren, wie sich beim Pferde etwa nach Haferfütterung das Verhältnis zwischen zerkauten und unversehrt gebliebenen Körnern gestaltet. Die großen Mengen von Albumosen, Peptonen und abiureten Spaltungsprodukten im Mageninhalt würden ja, wenn man bloß die Wirkungen des Magensaftes für deren Entstehung verantwortlich macht, auf eine sehr erfolgreiche mechanische Vorbearbeitung schließen lassen, eine erfolgreichere, als sie wahrscheinlich in Wirklichkeit besteht. Die gleichen Erwägungen gelten natürlich ebenso auch für die Amylolyse, wenn man dieselbe nur als Folgewirkung des mitverschluckten Speichels oder im Magen selbst (autochthon) entstandener diastatischer Enzyme auffaßt.

γ) Die Bedeutung der Nahrungsmittelenzyme.

Es liegt aber nahe, bei den betreffenden chemischen Umsetzungen auch diejenigen Fermente mit in Betracht zu ziehen, welche in den pflanzlichen Nahrungsmitteln selbst enthalten sind (Nahrungsmittelenzyme). ELLENBERGER (198, 202, 212, 566) war der erste, der auf diesen auserordentlich wichtigen Umstand aufmerksam gemacht hat, doch fanden seine Angaben bei den Physiologen zunächst nur wenig Beachtung. Er ging von der Tatsache aus, daß im Magen des Pferdes trotz des geringen Diastasegehaltes des Speichels eine sehr ausgiebige Amylolyse stattfindet. Da auch die aus der Schleimhaut sowie aus den Tonsillen und sonstigen cytoblastischen Organen des ganzen Kopf- und Vorderdarmes und aus den Kopf- und Vorderdarmdrüsen (also auch den Magendrüsen) hergestellten Extrakte nur arm an amylolytischem Enzym sind oder desselben ganz entbehren, da ferner im Hafer gar kein, im Mais nur eine minimale Menge (0,25 Proz.) Zucker vorhanden ist und da endlich schon im Magen eine fortwährende Resorption der Abbauprodukte der Stärke stattfindet, so war die bedeutende Amylolyse im Magen zunächst sehr rätselhaft. Es ist schon lange bekannt (vgl. das betreffende Kapitel dieses Buches, p. 169), daß in Pflanzen und namentlich auch in stärkehaltigen Samen schon vor der Keimung diastatische Enzyme vorhanden sind, welche, wenn es sich um pflanzliche Rohkost handelt, im Magen voraussichtlich zur Wirkung kommen werden. Um diese Frage zu entscheiden, brachte ELLENBERGER die betreffenden Nahrungsmittel unter Bedingungen, welche den im Magen während

der Verdauung bestehenden möglichst entsprachen. Es wurden daher „Autodigestionsversuche“ angestellt und z. B. Hafer in einer Mischung mit 60—70 Proz. Wasser bei Körpertemperatur in den Brutschrank eingestellt. Die Analyse der abgepreßten Flüssigkeit ergab, daß in dem Digestionsgemisch eine lebhafte, mit der Zeit zunehmende Zuckerbildung eingetreten war. War aber der Hafer vorher auf 100° erhitzt worden, so konnte eine Zunahme der etwa vorher bereits vorhandenen Zuckermenge, also ein amylolytischer Vorgang, nicht beobachtet werden. Es wurde dann auch durch Fütterungsversuche festgestellt, daß die im Magen ablaufende Amylolyse bei der Verabreichung von gewöhnlichem Hafer beträchtlicher ist als bei der Verabreichung von Hafer, dessen Enzyme vorher vernichtet worden waren. „Von zwei Pferden erhielt, nachdem der Magen durch 36-stündiges Hungern von den Resten früherer Mahlzeiten befreit worden war, das eine 2 kg rohen Hafer, während das andere ebensoviel vorher 5 Minuten in siedendem Wasser erhitzten Hafer vorgelegt bekam. 2 Stunden nach Beendigung der Mahlzeit wurden die Tiere getötet und der Mageninhalt auf den Gehalt an Zucker und Milchsäure geprüft. Während das mit rohem Hafer gefütterte Pferd einen Zuckergehalt von 1,5 Proz. und einen Säuregrad von 0,4 Proz. im Mageninhalt aufwies, wurden bei dem mit gekochtem Hafer gefütterten Tier nur 0,5 Proz. Zucker und 0,1 Proz. Milchsäure gefunden. Es geht daraus hervor, daß im rohen Hafer ein durch Siedehitze zerstörbares, unter den im Magen gegebenen Bedingungen kräftig wirkendes amylolytisches Enzym vorhanden ist und daß ein nicht unbeträchtlicher Teil der im Magen ablaufenden Stärkeverdauung der Wirkung dieses Enzymes zugeschrieben werden muß.

Selbstverständlich ist es unbedingt erforderlich, bei jedem solchen Versuch den Zuckergehalt des Rohfutters zunächst genau zu bestimmen, zumal er in den einzelnen Fällen großen Schwankungen unterworfen ist. So enthält Buchweizen gar keinen oder nur Spuren mit Wasser extrahierbaren Zucker. Dagegen finden sich in Lupinen 3,4 Proz., im Wiesenheu 2 Proz., in Gerste, Roggen, Hafer ca. 0,2 bis 0,5 Proz., in Kartoffeln, Reis und Stroh 0,1 Proz.; auch schwankt der Zuckergehalt bei einem und demselben Futtermittel innerhalb weiter Grenzen (Hafer zwischen 0,2—0,5 Proz.). Bei Autodigestionsversuchen steigt er unter günstigen Bedingungen bei Mais auf das 10-fache, bei Wicken um das 5-fache, bei Pferdebohnen um das 4-fache, bei Lupinen um das 3-fache der ursprünglich in den rohen Samen enthaltenen Zuckermenge.

Ganz entsprechende „Autodigestionsversuche“ stellte später Bergmann (53) mit fein zerschnittenem Heu und Stroh an. Je 5 g gewöhnlichen und vorher im Autoklaven erhitzten Wiesenheues wurden unter Zusatz von 2 Proz. Toluol mit je 100 ccm Wasser bei 38° 4 Tage lang digeriert. Nach Filtration wurde der Gehalt an reduzierendem Zucker nach Knapp titriert. Als Glykose berechnet fanden sich in dem Extrakt von gewöhnlichem Heu 6—9 Proz., in dem von vorher erhitztem durchschnittlich 3 Proz. Zucker; bei Benutzung von Stroh waren die Unterschiede noch beträchtlich größer (14 und 3 Proz.). Leider macht Bergmann keine Angaben über den Zuckergehalt des von ihm benutzten trockenen Heues und Strohes vor der Digestion. Nach den oben stehenden Angaben Ellenbergers ist er aber wohl als sehr gering vorauszusetzen. Als Stütze der von ihm aus den Versuchen gezogenen Schlußfolgerung, „daß im Heu und Stroh zuckerbildende Enzyme vor-

handen sind, die eine kräftige Wirkung ausüben", führt Bergmann auch noch die Tatsache an, daß ein Wasserextrakt von gewöhnlichem, zerkleinertem Heu, mit dem gleichen Volumen 2-proz. Stärkekleister und 2-proz. Toluol versetzt, nach 20-stündiger Digestion im Thermostaten sich mit Jod braunrot färbt. Indessen erscheint es bei der erwiesenen Unzuverlässigkeit des Toluols keineswegs ausgeschlossen, daß nicht Bakterien für jenen Erfolg vielleicht mitverantwortlich zu machen sind.

Es ist für den Verdauungsprozeß im Magen der Pflanzenfresser von besonderer Bedeutung, daß die Amylolyse unter dem Einfluß der Nahrungsenzyme bei verschiedener Reaktion des Verdauungsgemisches erfolgt, und zwar nicht nur bei alkalischer und neutraler, sondern auch bei schwach saurer Reaktion. Zwar wird die im Hafer, Mais und Buchweizen enthaltene Amylase durch 0,2-proz. HCl unwirksam, dagegen verliert das entsprechende Enzym der Pferdebohnen, Lupinen und der Wicke hierbei keineswegs seine Wirksamkeit, und auch Hafer und Mais vertragen einen Säuregehält von 0,3—0,4 Proz., wenn es sich, wie es im Magen der Pflanzenfresser längere Zeit der Fall ist, um Milchsäure handelt. Offenbar ist diese Tatsache für die Beurteilung der Magenverdauung der Herbi- und Omnivoren von großer Bedeutung. Auch ist es wichtig, daß die Samenamylasen durch HCl bis zu 0,2 Proz. nicht zerstört, sondern nur in ihrer Wirksamkeit gehemmt werden, so daß die Möglichkeit einer Fortwirkung im Darme besteht. (Scheunert und Grimmer, 566.)

Durch eine viel größere Empfindlichkeit Säuren gegenüber sind die tierischen Amylasen, namentlich auch das Ptyalin des Speichels, ausgezeichnet, obschon auch hier eine ganz schwach saure Reaktion nicht nur als unschädlich, sondern sogar als fördernd gilt. In dieser Beziehung ist, namentlich in Hinblick auf den reichen Kohlensäuregehalt des frisch abgesonderten Speichels, der Einfluß dieser Säure, die ja auch im Innern des Magendarmkanals immer vorhanden ist, von großem Interesse.

Des günstigen Einflusses, welchen die CO_2 auf die Wirkung pflanzlicher Diastasen besitzt, wurde schon früher gedacht. Auch bezüglich der tierischen läßt sich das gleiche nachweisen. Nachdem bereits O. Nasse gefunden hatte, daß die Wirkung des Speichelptyalins auf eine Glykogenlösung in einem Strom von CO_2 eine wesentliche Förderung erfährt, stellte N. P. Schierbeck (572a) die näheren Bedingungen der Erscheinung fest. Er brachte zu gleichen Mengen (100 ccm) Stärkekleister in gleichgroßen Gefäßen gleiche Mengen (10 ccm) verdünnten Speichel (1 Gewichtsteil zu 9 Wasser); das eine Gefäß wurde mit reiner oder mit Luft verdünnter CO_2 gefüllt und der Kleister durch Umschütteln völlig damit gesättigt; nach 15—30 Minuten wurde das Enzym durch Hitze abgetötet und dann der Zuckergehalt bestimmt.

Es ergab sich, daß die CO_2 in der Mehrzahl der Fälle den meisten Stärkearten gegenüber einen hohen Grad von förderndem Einfluß auf die Zuckerbildung ausübte, so daß dieselbe in dem einen Kolben oft 4mal reichlicher ausfiel als in dem anderen. Nur bei Anwendung von Weizenstärke machte sich ein gegenteiliger (hemmender) Einfluß bemerkbar, was, wie sich herausstellte, auf Unterschieden der Reaktion beruht, indem der Weizenstärkekleister sauer reagiert. Die günstige Wirkung der CO_2 auf die Zuckerbildung tritt aber einzig und allein bei neutraler oder alkalischer Reaktion hervor, fehlt aber ganz resp. verkehrt sich in das Gegenteil bei saurer.

Bei Versuchen mit verdünnter CO_2 ergab sich, daß „von einer anfänglich möglichst CO_2-freien Atmosphäre das Reduktionsvermögen der Stärke schon unter dem Einfluß reiner atmosphärischer Luft merklich steigt, bei Laborator-Luft noch ferner zunimmt und schnell bis zu dem Maximum anwächst, welches schon durch die Wirkung einer Luftmischung mit ca. 3—4 Proz. CO_2 erreicht ist, um dann unbedeutend bei voller CO_2-Spannung wieder zu fallen“ (SCHIERBECK).

Die vorstehenden Tatsachen sind auch geeignet, die bisherigen Erfahrungen über den Einfluß der Reaktion auf die Wirkung der diastatischen Enzyme wesentlich zu ergänzen und teilweise zu berichtigen. Es liegen in der Literatur zahlreiche Angaben, besonders betreffs der Wirkung des Ptyalins bei verschiedenen Reaktionen, vor, und man ist durch diese Untersuchungen zu vollständiger Klarheit gelangt über den schädlichen Einfluß sowohl der stark sauren wie der stärker alkalischen Reaktion, obschon der Aciditäts- und Alkalinitätsgrad, wo jener beginnt, höchst verschieden bemessen wird. Die gewöhnliche Anschauung war die, daß die neutrale und schwach alkalische Reaktion der Wirkung der Diastasen gleich günstig und ihr jedenfalls günstiger ist als irgendeine saure Reaktion. LANGLEY und EWES (393) bezeichnen sogar einzig die neutrale Reaktion als die für das Speichelenzym beste. Gerade für dieses aber wurde in der Folge der günstige Einfluß schwach saurer Reaktion nachgewiesen. CHITTENDEN (123) fand einen HCl-Gehalt von 0,0001 bis 0,0006 Proz. besonders günstig. Durch KJELDAHLS (l. c.) Bestimmungen des Einflusses der verschiedenen Säuren auf die pflanzliche Diastase ist es bekannt, daß die organischen Säuren einen bei weitem minder schädlichen Einfluß ausüben, wie auch, daß die zur fördernden Wirkung notwendige Menge kleiner ist, als bei den anorganischen Säuren; dasselbe gilt, wie SCHIERBECK gezeigt hat, auch für tierische Diastasen. Bei Anwendung von Milchsäure zeigte sich stets, daß geringe Säuregrade einen sehr stark fördernden Einfluß auf die Zuckerbildung besitzen; das Maximum liegt bei 0,01 Proz., von wo ab bei Zunahme der Säuremenge die Wirkung des Enzyms stark abnimmt. Bei gänzlichem Ausschluß von CO_2 tritt die fördernde Wirkung geringer Säuremengen gegenüber der neutralen oder gar alkalischen Reaktion überaus deutlich hervor, wie die nachstehenden Werte für das Reduktionsvermögen des Kleisters unter möglichst gleichen Bedingungen erkennen lassen:

günstigster Säuregrad	475,0
neutrale Reaktion	100,0
alkalische Reaktion von 0,0006-proz. Na_2CO_3	58,4
„ „ „ 0,350- „ „	0

Man sieht, daß die Wirkung des Ptyalins selbst schon bei 0,0006 Proz. Na_2CO_3 sehr herabgesetzt ist und bei 0,35 Proz. gleich Null wird, sobald die Flüssigkeit nur ganz CO_2-frei war. Daß dieser stark hemmende Einfluß des Alkali bisher der Aufmerksamkeit hat entgehen können, ist leicht verständlich, wenn man berücksichtigt, welch geringe Mengen von CO_2 in der Flüssigkeit nötig sind, um eine fördernde Wirkung auf die Zuckerbildung bei alkalischer Reaktion hervorzurufen. Sorgt man nicht eigens für eine vollständige Entfernung der CO_2, so wird im Kleister stets genügend davon enthalten sein, um eine schützende Wirkung gegen schwach alkalische Reaktion auszuüben. Es geht also hinsichtlich des Einflusses der Reaktion auf die Wirksamkeit der tierischen Diastasen aus den Untersuchungen SCHIERBECKS hervor, daß bei schwach saurer Reaktion diese Enzyme die kräftigste Wirkung entfalten, wie schon CHITTENDEN nachgewiesen hat; im Vergleich damit ist die Wirkung bei neutraler Reaktion wesentlich schwächer und hört schon bei geringer Alkalinität ganz auf.

Nach KJELDAHL zeigt ein Gemisch von 1 ccm Speichel und 200 ccm Kleister nach Beifügung von 0,01 g HCl keinerlei Erscheinungen wirksamer Saccharifikation.

Dagegen beobachtete Ch. Richet (Du suc gastrique chez l'homme et les animaux, 1878, p. 116) bei Vermischung eines Stärkekleisters von 2 Prom. HCl-Gehalt mit frischem Speichel nicht nur keine Verminderung, sondern sogar eine erhebliche Steigerung der Zuckerbildung. Vgl. hierzu (Reaktion) besonders F. Kübel (369).

Wenn man den pflanzlichen Amylasen eine aktive Mitwirkung bei der Verdauung der Pflanzenfresser zuerkennt, so steht nichts im Wege, das gleiche auch in bezug auf die in verschiedenen Pflanzenteilen und namentlich wieder in Samen nachgewiesenen Proteasen vorauszusetzen (vgl. dieses Handbuch, p. 209). So hat denn in der Tat schon Ellenberger (190) auf die Bedeutung eines im Hafer enthaltenen proteolytischen Enzymes für die Magenverdauung der Haussäugetiere aufmerksam gemacht. Desgleichen haben Scheunert und Grimmer (l. c.) zunächst rein qualitativ festgestellt, daß die im Mais, in Pferdebohnen, Lupinen, Buchweizen und Wicken vorhandenen Proteasen unter Verhältnissen, wie sie im Magen gegeben sind, einen Teil des Sameneiweißes hydrolytisch spalten.

Während mit eiskaltem Wasser bereitete Extrakte der betreffenden Samen nach Entfernung der koagulablen Eiweißstoffe niemals eine Peptonreaktion geben, war dies immer der Fall, wenn die Körner (je 5 g mit 50 ccm) mit Wasser, verdünnter HCl (0,2-proz.) oder Na_2CO_3 (2-proz.) 24 Stunden bei 40° digeriert wurden. Mais und Lupinensamen enthalten nach den genannten Autoren nur in neutraler oder schwach alkalischer Lösung wirkende Proteasen, während bei Pferdebohnen und Buchweizen gerade die saure Reaktion des Verdaungsgemisches die Wirkung des Nahrungsmittelenzymes begünstigt; bei Wicken konnten keine durch die Reaktion der Verdauungsflüssigkeit bedingten Unterschiede in der Intensität der Peptonreaktion nachgewiesen werden. Für die Beurteilung des Umfanges, in welchem die betreffenden Fermente sich eventuell als verdauendes Agens beteiligen, sind Versuche von Grimmer (266) von großem Interesse, welche das Ziel verfolgten, die Abbauprodukte, die bei der unter ähnlichen Verhältnissen wie im Magen ablaufenden Autolyse jener Nahrungsmittel gebildet werden, quantitativ festzustellen. Betreffs der Methode darf auf die Originalarbeit verwiesen werden. Als Zusatzflüssigkeit kam, wie in den früheren Versuchen, Wasser, 0,2-proz. HCl oder 0,2-proz. Na_2CO_3 zur Verwendung. Als besonders eiweißreiche Samen wurden zunächst Pferdebohnen und Wicken untersucht. Bei den ersteren, deren Gehalt an löslichen N ursprünglich 17,44 Proz. des Gesamt-N betrug, wurden in saurer Lösung sehr bedeutende Eiweißmengen umgesetzt. Nach 6 Stunden bereits waren 23,54 Proz., nach 12 Stunden 34,34 Proz. und nach 24 Stunden 36,37 Proz. des gesamten N in gelöster Form vorhanden. Bezüglich des Optimums seiner Wirksamkeit ähnelt das in den Pferdebohnen enthaltene Enzym dem Pepsin, indem es bei saurer Reaktion die größte Fähigkeit besitzt, Eiweiß zu lösen und abzubauen. Der Art seiner Wirksamkeit nach gehört es aber zu den tryptischen Fermenten, da es befähigt ist, Nahrungseiweiß weit über Peptone hinaus zu abiureten Substanzen abzubauen. Demgegenüber trägt das in saurer Lösung wirksame Enzym der Wickensamen anscheinend peptischen Charakter, indem keine Aminosäuren gebildet werden. Auch bei der Autolyse von Hafer und Gerste ist die Einwirkung der Samenproteasen, die in beiden Fällen tryptischen Charakter zeigen, eine sehr beträchtliche. Sie entfalten ihre größte Wirksamkeit bei schwach milchsaurer Reaktion und sind gegen HCl in 0,2-proz. Konzentration nur wenig empfindlich. Sie sind demnach befähigt, Eiweißverdauung im Magen für die ganze Aufenthaltsdauer des betreffenden Futtermittels in demselben zu bewirken.

Bergmann (l. c.) stellte entsprechende Autodigestionsversuche mit gewöhnlichem und mit vorher (zur Zerstörung der Enzyme) erhitztem Heu an, wobei sich

ebenfalls ergab, daß von dem Gesamt-N ersterenfalls viel mehr in Lösung ging. Als Digestionsflüssigkeit wurde Wasser benützt; 0,2-proz. HCl zerstört anscheinend das proteolytische Enzym des Heues.

„Für die Verdauung der Herbivoren ist es entschieden von großer Bedeutung, wenn, wie dies z. B. bei den Pferdebohnen, bei Hafer und Gerste der Fall ist, ein in alkalischer bezw. milchsaurer Lösung wirksames, proteolytisches Enzym mit dem Futter verabreicht wird; ein derartiges Enzym ist um so wertvoller, je kräftiger es bei dieser Reaktion zu wirken vermag. Da beim Verzehren von Körner- und Rauhfutter sehr große Mengen Speichel sezerniert werden, damit die betreffenden Futtermittel eingespeichelt und somit schlingbar gemacht werden, ist das proteolytische Magenenzym, das Pepsin, infolge der anfangs alkalischen, dann schwach milchsauren Reaktion des Mageninhaltes zunächst nicht imstande, das ihm gebotene Eiweiß assimilierbar zu machen, d. h. zu verdauen. Es vergeht relativ lange Zeit, bis im Magen eine kräftig wirkende peptische Proteolyse stattfindet. Bis dahin würde das Nahrungseiweiß als unverdaulich nur einen unnützen Ballast bilden, wenn nicht ein Abbau desselben durch die Nahrungsmittelenzyme bewirkt würde. Ganz besondere Bedeutung gewinnen diese Verhältnisse speziell beim Pferde, dessen Magen ja nur eine relativ sehr kleine Pepsin und HCl produzierende Region aufweist und wo bis zur Bildung genügender Mengen von Pepsin und HCl demnach lange Zeit vergeht. Hier kann eine Proteolyse in der ersten Verdauungsstunde in größerem Umfange nur durch das Nahrungsmittelenzym erfolgen, da ja während dieser Zeit in der linken ösophagealen Hälfte des Magens die alkalische oder höchstens schwach milchsaure Reaktion vorherrscht und da in dieser Zeit Pepsin und HCl nur in sehr geringem Maße vorhanden sind.“ (Grimmer.)

Eine andere Frage ist es, ob die Ausnutzung des verabreichten Futters unter Mitwirkung der Enzyme eine größere ist gegenüber der eines fermentfreien, z. B. gekochten Futters. Die Befunde in dieser Beziehung sind verschieden. Weiske (647 a) konnte einen wesentlichen Unterschied nicht feststellen, während Bergmann zu dem entgegengesetzten Resultat gelangte. Der erstere stellte zwei Versuchsreihen an Kaninchen an und verabreichte in der ersten Reihe Hafer, der 24 Stunden in feuchter und dann ebenso lange in trockener Luft auf 100° erhitzt worden war, in der zweiten gewöhnlichen Hafer. Die Ausnutzung war in beiden Serien gleich gut. Er kommt demnach zu dem Schluß, „daß unter normalen Verdauungsverhältnissen im Organismus die Gegenwart von Nahrungsmittelfermenten keinen Einfluß auf deren bessere Ausnutzung ausübt“. Ellenberger (207) bemerkt demgegenüber sehr mit Recht, daß die Ausnutzung einer fermenthaltigen und einer fermentfreien Nahrung sehr wohl dieselbe sein kann, ohne daß der Ablauf der Verdauungsvorgänge derselbe war. „Es ist sehr wohl möglich und sogar wahrscheinlich (in Hinblick auf die bei Magenexstirpationen gemachten Erfahrungen), daß bei Verabreichung einer fermentfreien Nahrung die Darmverdauung kompensatorisch für die geringere Magenverdauung eintritt.“ „Die Futtermittel verweilen im tierischen Körper so lange, daß man bei normaler Funktion des Magen-Darmkanales und bei normaler Abscheidung der Körperenzyme wohl erwarten kann, daß auch ohne Mitwirkung äußerer Einflüsse eine möglichst quantitative Ausnutzung der gereichten Nahrungsstoffe erfolgt.“ (Grimmer.)

Durch die Annahme einer Mitwirkung der Nahrungsmittelenzyme bei der Verdauung roh genossener Pflanzenstoffe wird aber die eigentliche Hauptfrage der Ernährung herbivorer Tiere keineswegs gelöst, da ja jene Fermente als „Endoenzyme“ im wesentlichen intracellular wirken und es für eine rasche und möglichst vollkommene Ausnutzung der gebildeten Spaltungsprodukte (Zucker, Peptone, Aminosäuren) erforderlich scheint, daß die aus Cellulose bestehenden Zellmembranen zerstört oder wenigstens gesprengt werden. Darauf

beruht ja wohl hauptsächlich auch die von Bergmann bei seinen Versuchen konstatierte größere Verdaulichkeit gekochter Pflanzennahrung, namentlich stärkehaltiger Teile (für die Eiweißstoffe scheint allerdings das Gegenteil der Fall zu sein [wegen Koagulation?]). Da nun selbst bei gründlichstem Kauen von einer mechanischen Eröffnung sämtlicher Zellen gar nicht die Rede sein kann, andererseits aber im Kote nur wenig von den für die Ernährung wichtigsten Stoffen (Eiweiß und Kohlehydrate) ausgeschieden wird, so muß wohl der Organismus der Pflanzenfresser über Mittel verfügen, welche eine so weitgehende Ausnutzung der Nahrung ermöglichen.

Leider ist die chemische Zusammensetzung des Tierkotes, soweit es sich nicht um unverdauliche Nahrungsbestandteile handelt, nur sehr ungenügend bekannt. Dem Handbuch von Ellenberger entnehme ich darüher folgende Angaben:

Bei Haferfütterung enthalten 100 Teile Pferdekot im natürlichen Zustande	1,0	Eiweiß	9,2	Rohfaser	18,0	Kohlehydrat
Demgegenüber enthielten 100 Teile Hafer	12,0	"	10,6	"	59,5	"
100 Teile Schweine-Gerste-Kot enthielten	4,0	"	6,1	"	13,3	"
100 Teile Gerste enthielten dagegen	10,7	"	6,0	"	67,0	"

Die Ausnutzung der Eiweißstoffe und Kohlehydrate ist demnach vorzüglich. Ellenberger schließt aber weiter daraus, daß die Rohfaser (Cellulose) vom Schwein gar nicht, vom Pferd in kaum nennenswertem Maße verdaut wird, und dies wird durch die angeführten Zahlen nicht bewiesen. Denn der Rohfasergehalt von 100 Teilen der Nahrung ist nicht dem von 100 Teilen des Kotes entsprechend. Es dürfte sich bei der in diesem letzteren wiedererscheinenden Cellulose in erster Linie um die Samenschalen handeln, welche bei Hafer und Gerste aus einer so widerstandsfähigen Cellulose bestehen, daß sie Ellenberger sowohl wie auch Zuntz (665) für ganz oder nahezu unverdaulich halten. Wesentlich günstiger gestaltet sich die Ausnützung der Cellulose bei Verabreichung eines anderen Futters (Heu).

Daß dieser Vorgang sich beim Pferde sicher nicht im Magen abspielt, dürfte namentlich in Anbetracht der früher mitgeteilten Erfahrungen über die kurze Aufenthaltsdauer dieses Futtermittels im Magen kaum zu bezweifeln sein. Wenn demnach bei Verabreichung von reinem Körnerfutter schon hier reichlich Zucker und lösliche Abbauprodukte von Eiweiß gefunden werden, so erhebt sich die Frage, wie dies möglich wird, selbst wenn man annimmt, daß die Hauptmasse der Körner beim Kauen eröffnet wird. Stärke sowohl wie Proteïnkörper sind ja auch im Endosperm in Zellen eingeschlossen, deren Wände freilich im Gegensatze zu denen der Samenhüllen aus einer sehr wenig widerstandsfähigen (Hemi-)Cellulose bestehen, die auch bie dem normalen Keimungsprozeß durch besondere Enzyme (Cytasen, vgl. p. 183) gelöst werden. Es liegt nahe, zu vermuten, daß etwas derartiges sich auch im Verdauungskanal der Pflanzenfresser vollzieht. Doch sind Untersuchungen darüber noch kaum angestellt. Man weiß zwar, daß sich gerade bei Pflanzenfressern zahlreiche Reste der aufgenommenen Nahrung, wie Körnerhülsen, zum Teil auch ganze Körner, Strohteile, Holzzellen, Spiralgefäße und ganze Gefäßbündel, chlorophyllhaltige Zellen und selbst Stärkekörner und Partikel von solchen, im Kote finden, allein es fehlt noch fast völlig an mikroskopischen resp. mikrochemischen Untersuchungen der aus dem Magen in den Darm oder

nach außen gelangten Körner oder Körnerreste, und doch wäre es nur so möglich, sich über Art und Größe der Ausnützung derselben bei der Verdauung ein einigermaßen sicheres Urteil zu bilden.

Es ist mir nur eine einschlägige Untersuchung von Brown (89) bekannt geworden. Er gibt an, daß bei einem Schwein, welches kurz vor dem Tode Gerstenfutter aufgenommen hatte, die Zellwände der im Dünndarm vorfindlichen Körner fast vollständig aufgelöst waren, und konstatierte auch, daß dieser Prozeß schon im Magen sich vollzieht. Da er sich durch zahlreiche Versuche beim Schwein und Pferd davon überzeugt hatte, daß weder Speichel noch Magensaft, noch auch Bakterien jene Wirkung bedingten, so blieb nur die Annahme übrig, daß eine in den Samen selbst enthaltene „Cytase" die Lösung bewirkt hatte. Dies würde nun aber freilich nur für Körnerfutter gelten, da von einem celluloselösenden Enzym etwa im Gras oder Heu nichts bekannt ist.

Für die Frage, wie diese Art pflanzlicher Nahrungsmittel von Säugetieren verdaut und verwertet wird, ist nun die Magenverdauung der Wiederkäuer von besonderem Interesse.

d) Die Magenverdauung der Wiederkäuer.

α) Die Verdauung der Kohlehydrate (Cellulose).

Bei ihnen prägt sich schon im anatomischen Bau des mehrhöhligen Magens die Tatsache aus, daß die Nahrung, die hier im allgemeinen aus krautigen Pflanzenteilen besteht, erst einer überaus umständlichen Vorbereitung unterzogen wird, ehe sie (im vierten oder Labmagen, Drüsenmagen) der Einwirkung des Magensaftes unterliegt. Diese Vorbereitung besteht teils in einer durch das Wiederkauen bewirkten weiteren mechanischen Zerkleinerung, andererseits aber und hauptsächlich in einer ganzen Reihe chemischer Vorgänge, deren Gesamtheit eine Art Gärung oder Fäulnis darstellt, durch welche namentlich auch Cellulose zerstört und so die Pflanzennahrung erst richtig aufgeschlossen wird. Da nun, wie die histologische Untersuchung der Vormagenabteilungen bei den Wiederkäuern ohne weiteres lehrt, Drüsen hier so gut wie ganz fehlen und daher auch, abgesehen vom mitverschluckten Speichel, keinerlei vom Tier selbst gelieferte fermenthaltige Sekrete für jene Wirkungen in Frage kommen können, so ist klar, daß außer einer eventuellen Mitwirkung von Nahrungsmittelenzymen nur von außen hereingelangte Mikroorganismen verschiedener Art, welche in jenen Räumen offenbar sehr günstige Lebensbedingungen finden, als Gärungserreger fungieren können und so bei der Ausnutzung der pflanzlichen Nahrungsmittel die allerwichtigste Rolle spielen. Daß sehr bald nach der Aufnahme stärkemehlhaltiger Körnerfrüchte in der cardialen Magenabteilung des Schweines und des Pferdes Milchsäuregärung beginnt und offenbar einen wichtigen Faktor des ganzen Verdauungsprozesses bildet, wurde schon ausführlich besprochen. In viel geringerem Maße scheint Stärkeverdauung im Magen (Vormägen) der Wiederkäuer stattzufinden, was ja an sich verständlich ist, wenn man den im Vergleich zu Körnerfutter geringen Stärkegehalt ihrer normalen Nahrung in Betracht zieht. Aber auch versuchsweise verabreichte Stärke wird nach Ellenberger und Hofmeister wenig verdaut, Hafer dagegen sehr lebhaft, woraus die genannten Autoren auf die Wichtigkeit der

Nahrungsenzyme schließen. Dagegen läßt sich eine bakterielle Cellulosegärung im Magen der genannten Tiere mit einhöhligem Magen als regelmäßiges Vorkommen nicht mit gleicher Sicherheit feststellen. Gerade dieser Vorgang ist aber charakteristisch für die ersten Vormagen (namentlich den Pansen) der Wiederkäuer. Da ein Rücktritt vom Inhalt des vierten Magens in die Vormagenabteilungen ausgeschlossen ist und der Uebertritt in umgekehrter Richtung im allgemeinen nur durch Vermittlung des Wiederkauaktes erfolgen kann, so besteht hier eine völlige Sonderung der vorbereitenden Gärungsprozesse im Pansen und in der Haube und der eigentlichen (durch Drüsensekrete vermittelten) Verdauung im Labmagen. Es ist von größtem Interesse und, wie mir scheint, kaum genügend hervorgehoben worden, daß wir es hier mit einem typischen Fall von Symbiose zu tun haben, indem fremde, von außen aufgenommene Mikroorganismen durch ihren Lebensprozeß die Auswertung der aufgenommenen Nahrungsstoffe nicht nur erleichtern oder befördern, sondern überhaupt erst ermöglichen. Der zwischen den Vormägen und dem Labmagen eingeschaltete Psalter ist für den Chemismus der Verdauung von geringerer Bedeutung, er hat wesentlich mechanische Funktionen zu verrichten.

Betrachten wir nun zunächst den Inhalt des Pansens, der schon durch seine Größe verrät, daß er die Hauptstätte jener Gärungen darstellt, von denen vorhin die Rede war, so findet man unmittelbar nach dem Fressen neben frischer Nahrung auch immer noch bedeutende Reste früherer Mahlzeiten. Die frisch aufgenommenen Pflanzenteile (Blätter, Grashalme etc.), die nur ganz unvollkommen gekaut abgeschluckt werden, sind dann noch kaum verändert. Die ganze Masse ist stark mit Speichel durchfeuchtet und reagiert dementsprechend meist alkalisch. Obschon die Bedingungen für das Wirksamwerden der Speicheldiastase an sich günstig sind, so wird man in Anbetracht der geringen amylolytischen Kraft des gemischten Wiederkäuerspeichels, sowie mit Rücksicht auf den relativ geringen Stärkegehalt der Grasnahrung und die sehr unvollständige Kauarbeit, der Amylolyse hier nicht annähernd eine solche Bedeutung zuschreiben können, wie etwa bei einem mit Hafer oder Mais gefütterten Pferd oder Schwein. Dem entspricht auch, daß Milchsäuregärung sich zunächst nicht in großem Umfang entwickelt, denn man findet die Reaktion in den ersten zwei Magenabteilungen bei Fütterung mit Heu, Stroh oder Gras nach ELLENBERGER in der Regel alkalisch und nur, wenn stärkereiche Nahrungsmittel (Rübsen, Kartoffel, Hafer) dargeboten wurden, sauer. Demgegenüber fand LIEBETANZ (401 b) auch bei Fütterung mit Kartoffeln, Mohrrüben oder Leimkuchen die Reaktion alkalisch oder neutral. Auch SCHEUNERT (557) bemerkt, daß in Pansen und Haube, die bezüglich ihrer Beteiligung am Chemismus identifiziert werden können, niemals eine erhebliche Anhäufung von Gärungssäuren eintritt. Er findet „die Reaktion des Panseninhaltes meist amphoter, häufig auch ganz schwach alkalisch oder schwach sauer“. Da nun aber auch die gleich zu besprechende Cellulosegärung mit der Bildung von organischen Säuren (Essigsäure, Buttersäure, Valeriansäure) Hand in Hand geht (vgl. früher p. 197),

so wird man zu der Vermutung geführt, daß „ein sehr fein abgestimmter Regulationsmechanismus besteht, der diese Vorgänge stets in den richtigen Grenzen hält“.

Es erscheint eine solche Beschränkung der Gärungen auf ein gewisses Maß gerade für die Wiederkäuer von besonderer Bedeutung, da ja hier bei der Cellulosegärung neben Säuren fortwährend und massenhaft auch Gase entwickelt werden, deren Anhäufung unter Umständen bedenklich werden kann. In der Tat „versagt die Regulation oder vermag sie die durch besondere Umstände begünstigte Gärung nicht mehr auf ihre physiologische Ausdehnung zu beschränken, so tritt infolge massenhafter Bildung von Gasen, deren sich die Tiere durch Rülpsen nicht mehr entledigen können, unter Aufblähung Erstickung ein (Trommelsucht)“.

Worin eine solche Regulation allerdings gegeben ist, erscheint nicht recht klar, und wenn SCHEUNERT die Vermutung ausspricht, „daß hierbei dem beständigen oder periodischen Zufluß alkalischen Speichels eine große Rolle zuzuschreiben sei“, indem so eine Neutralisation der gebildeten Säuren bewirkt wird, so ist dem entgegenzuhalten, daß ja in der Mehrzahl der Fälle gerade durch Herbeiführung einer neutralen oder schwach alkalischen Reaktion die günstigsten Bedingungen für bakterielle Gärungsprozesse herbeigeführt werden. Indessen scheinen, wie gleich zu erwähnen sein wird, die Verhältnisse gerade bei der hier in Betracht kommenden Cellulosevergärung etwas anders zu liegen.

Es wurde schon früher erwähnt, daß sehr oft auch beim Pferde nach Hafer- oder Maisfütterung schon im Magen reichlich teils brennbare, teils nicht entzündliche Gase offenbar als Produkte von Gärungsvorgängen entwickelt werden. Dies ist nun die ausnahmslose Regel im Pansen der Wiederkäuer, und man kann aus der Menge derselben auf den großen Umfang und dementsprechend auf die Bedeutung der jene Gase erzeugenden Gärungen zurückschließen. Auf die Möglichkeit, daß es sich im Magen-Darmkanal der pflanzenfressenden Säugetiere um eine richtige Vergärung der Cellulose handeln könnte, hat zuerst POPOFF (511 a) aufmerksam gemacht; indem er es als erwiesen ansah, daß bei der Bildung des Sumpfgases im Kloakenschlamm Cellulose zersetzt werde, sprach er die Ansicht aus, daß auch das im Darmkanal der Tiere entwickelte Sumpfgas dieselbe Quelle habe. In Uebereinstimmung mit POPOFF gelangte auch ZUNTZ zu der Ueberzeugung, daß die Hauptstätten der Cellulosezersetzung diejenigen Orte sind, wo die Speisemassen längere Zeit stagnieren, d. h. die Vormägen der Wiederkäuer und der Blinddarm. „Es kann uns“, sagt er, „diese Beobachtung nur in der Annahme bestärken, daß die durch niedere Organismen bedingten fäulnisartigen Zersetzungsprozesse das wesentliche Lösungsmittel der Cellulose im Darmkanal darstellen.“ Er führt auch weiter aus, daß die Menge der Cellulose, welche durch die Sumpfgasgärung im Darm zersetzt wird, nicht gering sein könne, und infolgedessen die damals herrschenden Anschauungen über die Bedeutung der Celluloseverdauung für die tierische Ernährung fallen gelassen werden müßten.

Demungeachtet konnte von einem wirklichen Beweis noch keineswegs die Rede sein, und es war im Anschluß an eine genauere Untersuchung der im Verdauungskanal der Pflanzenfresser entwickelten

Gase, die noch fehlte, eine erneute experimentelle Prüfung der ganzen Frage dringend geboten. Dieser Aufgabe unterzog sich Tappeiner (621—623). Er untersuchte zunächst die aus dem Pansen verschiedener Wiederkäuer gewonnenen Gase und fand bei allen eine auffallend konstante Zusammensetzung, wie die folgenden Analysen erkennen lassen:

Rind		Ziege		Lamm, 7½ Wochen alt, noch saugend, aber auch schon Heu fressend	
CO_2, SH_2	65,27	CO_2	64,8	CO_2	45,16
O	0,19	O	0,7	O	0,71
H	0,19	H	0,6	H	4,69
CH_4	30,55	CH_4	32,0	CH_4	34,24
N	3,99	N	1,9	N	15,20

„Die Gase bestehen vorwiegend aus CO_2 und CH_4 im annähernden Verhältnis von 2:1. H ist entweder nur in ganz geringen Mengen vorhanden oder fehlt vollständig. Auch N findet sich immer nur in kleinen Mengen. Da mit dem verschluckten Heu sicherlich viel atmosphärische Luft in den ersten Magen gelangt, so weist dieser Umstand darauf hin, daß die Gasentwicklung im Pansen sehr intensiv sein muß, wodurch der atmosphärische N sehr bald stark verdünnt und auf die niedrige gefundene Größe herabgedrückt wird. Das meist gänzliche Fehlen des O aber beweist, daß derselbe bei diesen Vorgängen bald verbraucht wird." (Tappeiner, 623.)

Auch außerhalb des Magens setzt sich die Gärung des Inhaltes in gleicher Weise fort (Nachgärung), desgleichen nach dem Tode, wobei die langsame Abkühlung der meist großen Tierleichen als begünstigendes Moment wirkt. Infolge Sperrung der Wege, welche die entwickelten Gase sonst einschlagen, um den Pansen zu verlassen (Absorption durch das Blut und Entfernung durch Rülpsen), kommt es dann zu starker Aufblähung der Tiere. Die Gasentwicklung bei der Nachgärung geht bei Zimmertemperatur nur langsam vor sich, bei 38—40° C aber ist sie anfangs äußerst lebhaft, es wird in den ersten 2 Stunden ein dem Volumen des angewandten Panseninhaltes gleiches Volumen an Gas entwickelt. Sie wird dann immer langsamer und hört nach 24 Stunden fast ganz auf. In einem Punkte aber unterscheidet sich die im Pansen des lebenden Tieres ablaufende Gärung wesentlich von der „Nachgärung", nämlich in bezug auf die Reaktion. Die beim Rinde schwach alkalische oder neutrale Reaktion des Panseninhaltes schlägt bei der Nachgärung unter allen Umständen sehr bald in eine stark saure um, und bei der Ziege wird der schon frisch schwach sauer reagierende Inhalt zunehmend stärker sauer.

Tappeiner fand im Panseninhalt des Rindes neben Spuren von Ameisensäure, kleinen Mengen von Aldehyd und Propionsäure große Mengen von Essigsäure sowie auch Normal-Buttersäure, die zum weitaus größten Teil im Magen selbst gebildet werden, indem das verfütterte Heu nur sehr wenig davon enthielt (in einem Pfund Heu sind nicht ganz ½ g flüchtiger Säuren enthalten). „Daß man von dieser Säurebildung bei der Untersuchung des Panseninhaltes

eines frisch getöteten Tieres nichts merkt, sondern die Reaktion desselben immer schwach alkalisch (Rind) oder ganz schwach sauer (Ziege) findet", bezieht auch TAPPEINER (wie SCHEUNERT) darauf, „daß der konstant zufließende Speichel die gebildeten Säuren neutralisiert. Die Säure kann hingegen sogleich durch Rötung eines Lackmuspapieres nachgewiesen werden, wenn dieser Zufluß aufgehört hat, die Gärung aber fortdauert."

Sehr bemerkenswert und für die Frage der oben erwähnten Annahme einer Regulation (Hemmung) der betreffenden Gärungsprozesse im Magen des lebenden Tieres von Bedeutung ist der Umstand, daß, wie TAPPEINER fand, die Herbeiführung von stärkerer alkalischer Reaktion durch Zusatz von Magnesiumoxyd (Magnesia usta) zu frischem neutralen Panseninhalt die Gärung und damit die Gasentwicklung für Tage aufhebt. Es tritt dann zuerst Entwicklung von CO_2 und H ein, und erst wenn die Masse wieder sauer zu reagieren anfängt, beginnt aufs neue die Sumpfgasgärung. Uebersteigt die Menge der zugesetzten Magnesia 1 Proz., so dauert der Stillstand der CH_4-Gärung mehrere Wochen. (OMELIANSKY.)

Es scheint hiernach, daß unter normalen Verhältnissen (d. h. bei neutraler, schwach saurer oder ganz schwach alkalischer Reaktion) die Sumpfgasgärung der Cellulose im Pansen der Wiederkäuer die Oberhand hat und daß nur ausnahmsweise (unter abnormen Bedingungen) auch die H-Gärung zur Geltung kommt. Es ist daher um so bemerkenswerter, daß im Magen des Pferdes das Umgekehrte der Fall ist, wie aus dem früher Mitgeteilten hervorgeht. Anscheinend sind ja die Bedingungen, unter welchen das Futter im Pansen steht, die gleichen, wie in der Schlundabteilung des Einhufermagens. Dennoch sind die Gärungen in beiden Fällen ganz verschieden. TAPPEINER weist darauf hin, „daß der Pansen in der Pause zwischen zwei Futterzeiten nie leer wird, im Gegenteil ein großer Teil des früher aufgenommenen Futters sich mit dem späterer Zeiten vermischt". Es dürften aber wohl mehr die Reaktionsverhältnisse eine Rolle spielen (vgl. später).

Um nun zu entscheiden, ob die Gasentwicklung auf Kosten der Cellulose der im Pansen enthaltenen Futtermassen erfolgte, brachte TAPPEINER (l. c.) gewogene Proben des gehörig durchmischten Inhaltes von ausschließlich mit Heu gefütterten Rindern in passende, mit CO_2 gefüllte Flaschen, in welchen sich nun die bereits im Gang befindlichen Gärungsprozesse bei entsprechender Temperatur fortsetzten (im Thermostaten). Es wurden hierauf einerseits die entwickelten Gase, andererseits der flüssige Rückstand auf seinen Gehalt an Cellulose und andere organische Bestandteile untersucht. In allen Versuchen mit Panseninhalt ergab sich eine beträchtliche Verminderung des Cellulosegehaltes, und zwar um so mehr, je länger die Gärung andauerte, so daß der Schluß wohl gestattet sein dürfte, „daß im Pansen in der Tat eine Lösung der Cellulose stattfindet und daß hierbei Gärungsvorgänge beteiligt sind". Der Verlust betrug in zwei Versuchen 26 bezw. 36 Proz. N-freier Rohfaser in 14 Tagen resp. 3 Wochen. Da filtrierter Panseninhalt niemals eine merkliche Gasentwicklung erkennen ließ und speziell CH_4 auch dann nicht entstand, wenn Eiweißkörper oder Stärke zugesetzt wurden, so schien es von vornherein wahrscheinlich,

daß die Sumpfgasentwicklung mit der Gärung der Cellulose in Zusammenhang steht. Diese Annahme wird wesentlich gestützt durch weitere Versuche Tappeiners, bei welchen reine Cellulose (Papier oder Brunssche Watte) in eine sterilisierte Nährlösung (1-proz. neutralisierte Liebigsche Fleischextraktlösung) gebracht und mit etwas Panseninhalt infiziert wurde. Es entwickelte sich dann stets nach einigen Tagen eine intensive Gärung, wobei schließlich die Cellulose fast gänzlich verschwindet (nach 1—4 Wochen). Die besonders im Anfang reichlich entwickelten Gase bestehen nur aus CO_2, etwas H_2S und CH_4. In gleichgroßen Flaschen, welche nur mit Fleischextraktlösung ohne Cellulose gefüllt, aber sonst ganz ähnlich behandelt waren, bewirkte die Infektion mit Panseninhalt nur eine ganz geringe Gasentwicklung. Die Reaktion des gärenden Flascheninhaltes erwies sich stets als sauer, und es ließen sich erhebliche Mengen flüchtiger Fettsäuren daraus gewinnen, welche wenigstens zum Teil aus der Zersetzung der Cellulose herstammen (hauptsächlich Essigsäure).

Bei einem Vergleich der aus Panseninhalt entwickelten Gase mit jenen, welche bei der künstlichen Cellulosegärung entstehen, fand Tappeiner eine bemerkenswerte Uebereinstimmung:

Pansengase des Rindes bei Fütterung mit Heu		Papiergärung	
CO_2, SH_2	75,47	CO_2, SH_2	76,98
H	0,07	CH_4	23,01
CH_4	23,27		
N	1,31		

Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß im Magen des Pferdes die Cellulose-Wasserstoffgärung herrschend ist, ist es von Interesse, daß, wie Tappeiner angibt, filtrierter Panseninhalt bei Zusatz von Cellulose (feingeschnittenes Papier oder präparierte Rohfaser aus Heu) zwar Gase reichlich entwickelt, diese aber nur aus CO_2 und H bestehen. Auch in Cellulose-Fleischextraktlösungen, welche in der erwähnten Weise mit Panseninhalt geimpft wurden, trat Wasserstoffgärung ein, wenn die Reaktion alkalisch gemacht oder aber der Fleischextrakt teilweise durch künstliche Salzlösungen ersetzt wurde. Auch Asparagin-, Acetamid- oder Ammoniumacetat-Lösungen eigneten sich zur Hervorrufung der H-Gärung aus Cellulose. Es ist vorläufig nicht entschieden, worauf es beruht, daß von den beiden bekannten Cellulosegärungen die eine im Magen der Einhufer, die andere im Pansen der Wiederkäuer vorherrscht oder allein vorhanden ist, doch dürfte es sich, wie schon oben angedeutet wurde, wohl in erster Linie um bestimmte Reaktionsverhältnisse des Inhaltes handeln. Unter allen Umständen finden sich im Panseninhalt beiderlei Erreger der Cellulosegärung, und es kommt nur auf die richtigen Entwicklungsbedingungen an, ob der eine oder der andere und damit die Sumpfgas- oder H-Gärung die Ueberhand gewinnt.

Indem Tappeiner aus den vorliegenden Angaben über die Mengenverhältnisse der Sumpfgasausscheidung bei Wiederkäuern die Menge der zersetzten Cellulose berechnet, wobei die Voraussetzung gemacht wird, daß alles von den Versuchstieren abgegebene Sumpfgas durch Cellulosegärung entstanden ist, gelangt er zu der Ueber-

zeugung, „daß die Cellulose-Sumpfgasgärung wahrscheinlich der einzige Prozeß ist, durch welchen die Cellulose im Verdauungskanal der Wiederkäuer gelöst oder richtiger gesagt zersetzt wird“. Es würde, wie man leicht sieht, in diesem Falle von einer „Ausnutzung“ der „verdauten“ Cellulose im Tierkörper nicht wohl die Rede sein können und eine Gleichstellung derselben mit den wirklich assimilierten Kohlehydraten gänzlich ausgeschlossen sein. „Wenn so“, fährt Tappeiner fort, „die Verdauung der Cellulose in ihrer Bedeutung als Spannkraft liefernder Prozeß mehr oder weniger heruntersinkt, so tritt eine andere, bisher weniger beachtete Seite dieses Vorganges in den Vordergrund, nämlich die Förderung, welche die Verdauung anderer Nährstoffe durch die Zersetzung der Cellulose erfährt. Durch dieselbe werden die Zellwände der pflanzlichen Futtermittel vielfach verdünnt, durchlöchert oder auch ganz zerstört und so ...... den Verdauungssäften direkter Zugang zum Zellinhalte geschaffen.“ Doch hat, wie Tappeiner hervorhebt, der Nutzen der Cellulosegärung als aufschließendes Mittel eine obere Grenze. „Wie die Zubereitungsweise des Futters (Schneiden, Quetschen, Dämpfen) bei normalen Tieren im allgemeinen dessen Verdaulichkeit nicht erhöht (so bemerkte schon Colin, daß vorheriges Zerkleinern von Heu oder Hafer keinen Wert hat und die Magenverdauung nicht abkürzt), weil ihre Verdauungstätigkeit (chemische und mechanische) schon hinreicht, das überhaupt Lösbare zu assimilieren, so auch bei der Cellulosegärung. Der Umfang, in dem sie gewöhnlich im Verdauungskanal abläuft, genügt, um die Aufschließung so weit zu treiben, daß die Verdauungstätigkeit das überhaupt Lösbare auszulaugen vermag, eine Erhöhung der Gärung im Darmkanale selbst, wie sie nach eiweißreicher Kost eintritt, sowie eine vorbereitende Gärung, wie bei der Braunheu- und Sauerfutterbereitung, die, wie es scheint, teilweise auch auf einer Cellulosegärung beruht, zieht keine bessere Ausnutzung nach sich.“ (Tappeiner.)

Unter allen Umständen darf man aber sagen, daß die Cellulosegärung, soweit es sich um die „Vormagenverdauung“ der Wiederkäuer handelt, im Vordergrund aller sich hier abspielenden chemischen Vorgänge steht. Dies schließt nun aber keineswegs aus, daß es sich bei anderen herbivoren Tieren ganz anders verhält. Tappeiner weist hier auf die Schmetterlingsraupen (Seidenraupe) hin, bei welchen nachweislich gar keine Cellulosezersetzung stattfindet, die Ausnützung der übrigen Nährstoffe aber trotzdem denselben Umfang wie beim Wiederkäuer erreicht. (O. Kellner, Landw. Vers.-Stat., Bd. 30, p. 71.) Er glaubte dies hauptsächlich darauf beziehen zu müssen, „daß die Seidenraupe von jungen Blättern mit zarten Zellwandungen sich nährt und die zartesten Teile derselben sich aussucht. Sie verhungert, wenn sie auf älteres und derberes Pflanzengewebe angewiesen ist, und man könnte gerade diesen Umstand als Beweis anführen, daß eine Aufschließung älterer Pflanzengewebe durch Cellulosegärung notwendig ist, wenn eine ergiebige Ausnützung des Zellinhaltes stattfinden soll.“ (Tappeiner.) Ich möchte aber demgegenüber doch darauf hinweisen, daß nach meinen Beobachtungen auch das jüngste, zarteste Parenchym von den Verdauungssäften der Schmetterlingsraupen nicht merklich

angegriffen wird und daß immer nur die mechanisch eröffneten Zellen ausgenützt werden. Gärungsprozesse scheinen hier keine Rolle zu spielen und scheinen auch schon durch die sehr kurze Zeit des Verweilens im Darm ausgeschlossen.

So wenig zurzeit die Frage, ob Cellulose im Organismus der pflanzenfressenden Säugetiere wirklich nur durch bakterielle Gärungsprozesse zerstört und gelöst wird, als absolut sicher entschieden gelten kann, so wenig herrscht Uebereinstimmung in bezug auf die andere damit eng zusammenhängende Frage, ob der Cellulose ein erheblicher Nährwert zukommt oder nicht.

Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Herbivoren einen nicht unbeträchtlichen Teil der Kohlehydrate der Nahrung in Form von Cellulose beziehen, erscheint diese Frage als eine außerordentlich bedeutungsvolle. Die Antwort, welche auf Grund von Experimentaluntersuchungen gegeben wurde, lautet sehr verschieden. v. Knieriem (358) stellte Versuche an Kaninchen an. Dieselben erhielten zunächst rohfaserfreie Nahrung (Milch), hierauf bestimmte Mengen Rohfaser zur früheren Nahrung und schließlich wieder cellulosefreie Nahrung. Die erhaltenen Resultate schienen v. Knieriem entschieden zugunsten der Annahme zu sprechen, „daß durch die bei der Lösung der Cellulose sich bildenden Produkte sowohl Eiweiß als Fett gespart wird“. Dem widersprechen jedoch durchaus die Versuche, welche Weiske (647) an einem Hammel anstellte, aus denen hervorzugehen scheint, daß „die Cellulose keine dem Stärkemehl und anderen verdaulichen Kohlehydraten analoge eiweißsparende Wirkung besitzt“. Das Versuchstier erhielt in der ersten Zeit ein sehr eiweißreiches, rohfaserfreies oder doch wenigstens rohfaserarmes Futter mit abnorm engem Nährstoffverhältnis, alsdann in einer zweiten und dritten Periode zu diesem Futter eine bestimmte Menge Stärke und hierauf ein gleiches Quantum verdaulicher Cellulose (Haferstroh) unter Weglassung der Stärke, um auf diese Weise aus dem Nahrungsumsatz im Körper des Versuchstieres weitere Schlüsse auf den eventuellen Nähreffekt der Cellulose im Vergleich mit der Stärke ziehen zu können. Ist die Cellulose ein der Stärke analog wirkender Nährstoff, so müßte sie auch imstande sein, wie es von dieser bekannt ist, bei Verabreichung zu einem abnorm eiweißreichen Futter mit zu engem Nährstoffverhältnis den zu starken Eiweißumsatz im Organismus zu hemmen und dafür Ansatz zu bewirken, was nicht der Fall war. Auch E. Wolff gelangte bei Pferdefütterungsversuchen zu dem Ergebnis, daß „die verdaute Rohfaser für die Ernährung des Pferdes anscheinend gar keinen Wert hat, weder für die Erhaltung des Tieres bei völliger Ruhe, noch auch für die Leistungsfähigkeit bei der Arbeit“. In dem ganz neuerdings erschienenen Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere (1910) vertreten Ellenberger und Scheunert dagegen wieder den Standpunkt, „daß der Cellulose unter Umständen derselbe Nährwert wie Stärke zugeschrieben werden muß“. „Wir müssen also annehmen, daß im Verdauungskanal ein Teil der Cellulose auf noch unbekannte Weise (wobei Mikroorganismen, Bakterien, Infusorien u. dgl. sehr wohl mitwirken können) in Produkte umgewandelt wird, die ähnlich wie die Endprodukte resorbiert und zur Ernährung verwendet werden.“

Es geht aus dem allen hervor, daß, wie bei den Wirbellosen, so auch bei den Wirbeltieren das ganze große Problem der Cellulose-

verdauung und Auswertung dringend einer erneuten gründlichen Untersuchung bedürftig ist, wobei aller Voraussicht nach die wirbellosen Tiere die wichtigsten Fingerzeige geben dürften.

Seit lange weiß man, daß im Inhalt der beiden ersten Vormägen (Pansen und Haube) bei allen Wiederkäuern außer Bakterien verschiedenster Art auch ganz regelmäßig ungeheure Massen von Infusorien vorkommen, die sich sonst nirgends finden und, wie es scheint, für den normalen Ablauf der Verdauungsvorgänge unentbehrlich sind.

Die ersten Mitteilungen hierüber gehen bis in das Jahr 1843 zurück, wo GRUBY und DELAFOND (269) einige der häufigsten Formen vom Rind beschrieben haben. Später lieferte STEIN ausgezeichnete Beschreibungen der Gattungen *Ophryoscolex, Entodinium* und *Isotricha,* zu welchen in der Folge noch die Gattungen *Diplodinium, Dasytricha* und *Bütschlia* hinzukamen. Zurzeit kennt man drei Arten *Ophryoscolex* (*inermis, caudatus* und *Purkynei*), sechs Arten der Gattung *Diplodinium* (*magii, bursa, caudatum, dentatum, rostratum, ecaudatum*), fünf Entodinien (*bursa, caudatum, dentatum, rostratum, minimum*), zwei Arten der Gattung *Isotricha* (*prostoma, intestinalis*), eine Art *Dasytricha* (*ruminantium*) und zwei Bütschlien (*parva* und *neglecta*). Außer diesen sämtlich zu den Wimperinfusorien gehörigen Formen sind in letzter Zeit von LIEBETANZ (401 b) auch eine Anzahl Flagellaten-Formen beschrieben worden, welche in nicht minder großen Mengen mit jenen Infusorien zusammen vorkommen. Es handelt sich um drei Arten von *Sphaeromonas* (*communis, minima* und *maxima*), zwei *Oicomonas* (*communis* und *minima*), drei *Cercomonas* (*rhizoidea communis, rhizoidea minima* und *maxima*) und drei *Piromonas* (*communis, minima* und *maxima*). Endlich fand LIEBETANZ noch eine Amöbe (*A. bovis*) im Pansen von drei aus der Schweiz stammenden Rindern und noch seltener eine *Mastigamoeba* (*M. bovis*). Von Dinoflagellaten (gleichfalls nur sehr spärlich) konnte das Vorkommen von *Peridinium tabulatum* und *Amphidinium lacustre* nachgewiesen werden. Wie es für alle Endoparasiten gilt, sind auch die genannten Protozoen durchaus an die in ihrem Aufenthaltsorte herrschenden physikalischen und chemischen Bedingungen angepaßt; und es sind demgemäß bestimmte Vorsichtsmaßregeln zu beachten, wenn man die Tiere wenigstens einige Zeit lebend beobachten will. Man gewinnt Panseninhalt am besten durch Anstechen des Vormagens mit einem spitzen Messer beim eben geschlachteten Tiere. Es ist dann, namentlich beim Transporte, vor allem stärkere Abkühlung zu verhüten, im Laboratorium werden die mit Panseninhalt gefüllten Gefäße im Wärmeschrank bei etwa 35—37° C gehalten und dadurch ermöglicht, die Infusorien etwa 24—36 Stunden, die Flagellaten bis zu 5 Tagen am Leben zu erhalten. Der Tod der Infusorien in den Futtermassen wird — abgesehen von etwaigen Temperaturschwankungen — hauptsächlich dadurch bedingt, daß, wie schon oben erwähnt wurde, die normale schwach alkalische, neutrale oder sehr schwach saure Reaktion infolge der „Nachgärung“ sehr bald in eine stark saure übergeht (vielleicht auch durch den Sauerstoff der Luft?).

Ohne auf eine nähere Beschreibung der einzelnen Formen einzugehen (ich verweise in dieser Beziehung auf die Arbeiten von EBERLEIN, 169, und GÜNTHER, 280), gebe ich beistehend nur eine kleine Auswahl der häufigsten Arten der parasitischen Infusorien (Fig. 430). Die Cuticula der Ophryoscoleciden und namentlich auch die stachelförmigen Fortsätze bei *Ophryoscolex caudatus* sind durch Einlagerung von Kieselsäure hart und spröde. Wie man sieht, sind es zum Teil sehr bizarr gestaltete große Formen, die sämtlich einen wohlentwickelten Schlund aufweisen und daher für die Aufnahme geformter Nahrungskörper eingerichtet sind. Was die Flagellaten betrifft, so zeigen die parasitischen Arten keine erheblichen Verschiedenheiten von den entsprechenden freilebenden Formen.

Von der ungeheuren Menge der im Panseninhalt der Wiederkäuer vorhandenen Infusorien gibt eine Berechnung von Gruby und Delafond (269) eine Vorstellung, derzufolge ein gesundes Schaf in seinen beiden ersten Magenabteilungen dem Ge-

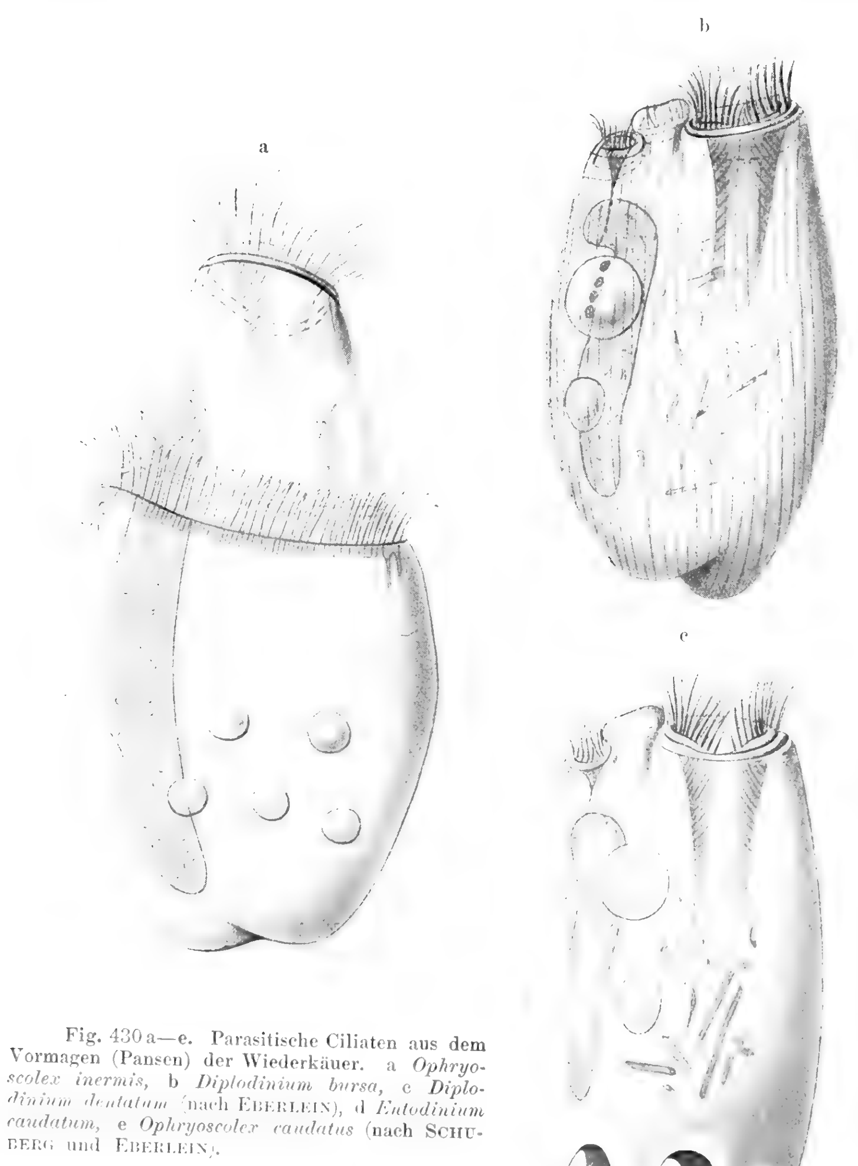
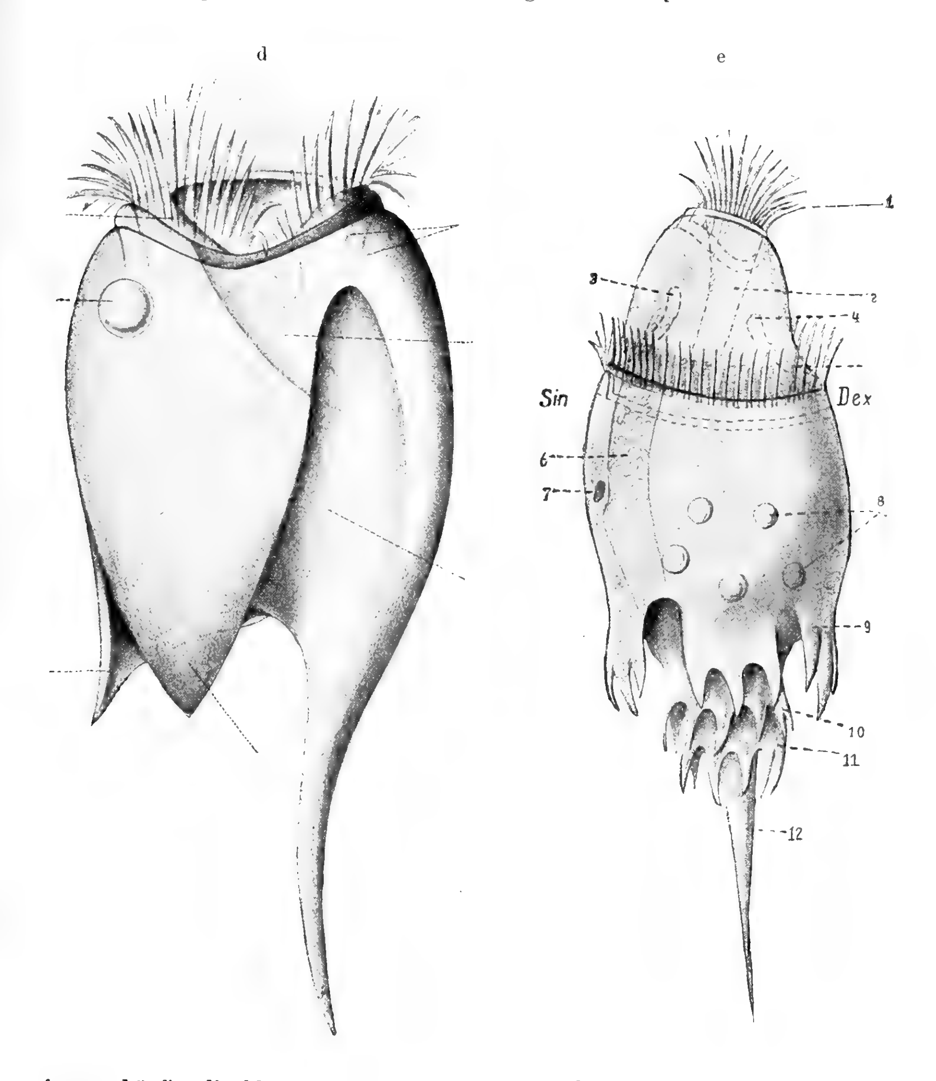


Fig. 430 a—e. Parasitische Ciliaten aus dem Vormagen (Pansen) der Wiederkäuer. a *Ophryoscolex inermis*, b *Diplodinium bursa*, c *Diplodinium dentatum* (nach Eberlein), d *Entodinium caudatum*, e *Ophryoscolex caudatus* (nach Schuberg und Eberlein).

wichte nach etwa 600—1000 g enthält. Wenn diese Zahlen auch wohl sicher als viel zu hoch gegriffen gelten müssen, so ist doch immerhin die Masse der Protozoen

sehr bedeutend. Die einzelnen Tiere beherbergen in der Regel alle Genera der genannten Ciliaten. Allerdings sind gewisse Arten immer reichlicher vertreten als andere. Die großen Ophryoscoleiden sowie die großen Exemplare der Isotrichen



fressen häufig die kleineren Tiere ihrer eigenen oder anderer Gattungen auf. In besonderem Maße sind dem namentlich die Flagellaten und die kleinen Bütschlien ausgesetzt. Auffallend gefräßig sind namentlich die Diplodinien. Eberlein beschreibt, daß sich oftmals im Innern derselben mehrere Entodinien oder Bütschlien befanden, die immer noch eine Zeitlang im Innern des Räubers lebten. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß sich bei keinem einzigen Saugkalb Wimperinfusorien finden, was sich allerdings zum Teil schon durch die Reaktion erklärt, die hier immer stark sauer gefunden wurde. Nach Eberlein war der Mageninhalt meist gelb, ziemlich dickflüssig und war teilweise mit weichen Gerinnseln durchsetzt. Er zeigt alle Eigenschaften des Milchchymus. Nur selten fanden sich in den Präparaten pflanzliche Teile, die sich in der Regel als von Streu-

stroh herrührend erkennen ließen. Während Flagellaten im Inhalt aller untersuchten Wiederkäuer gefunden wurden, können die Infusorien, wenn auch nur in ganz seltenen Fällen, fehlen oder doch nur in geringer Individuenzahl vorhanden sein. Liebetanz, der 114 Rinder, 37 Schafe, 10 Ziegen, 2 Rehe und 12 Kälber untersuchte, fand nur bei 3 mäßig gut genährten Ziegen keine Infusorien, bei 6 Rindern waren nur wenige vorhanden. In solchen Fällen waren dann die Flagellaten nur um so zahlreicher vorhanden. Amöben wurden nur bei 3 Rindern, Mastigamöben und Dinoflagellaten bei 4 gefunden. Eberlein, dessen Untersuchungen sich nach Abzug von 15 Saugkälbern auf 87 Tiere erstrecken, konnte bis auf einen einzigen Fall immer die Anwesenheit von Infusorien nachweisen. In dem einzigen Falle, wo sie fehlten, handelte es sich „um ein durchaus kachektisches Tier.“ Man darf also wohl sagen, daß Infusorien in 100 Proz. der gesunden Tiere vorhanden waren. „Dieser Prozentsatz in Verbindung mit der Tatsache, daß das Material nie von ausgesuchten Tieren, sondern in der Reihenfolge, wie sie der Zufall bot, entnommen wurde, und daß die Tiere als Schlachtvieh sich meistens in gutem Ernährungszustande befanden, rechtfertigt die Schlußfolgerung, daß die Infusorien (und Flagellaten) einen normalen Bestandteil des ersten und zweiten Magens der Wiederkäuer bilden und absolut nicht als pathologische Erscheinung zu betrachten sind.“ Es kommt noch weiter in Betracht, daß sich Tiere aus den verschiedensten Ländern Europas in dieser Beziehung ganz übereinstimmend verhielten und daß auch bei fremdländischen, wildlebenden Wiederkäuern (wenigstens bei Exemplaren aus europäischen zoologischen Gärten) immer die gleichen Protozoenformen gefunden wurden. Eberlein entnahm mittels einer Schlundsonde Panseninhalt bei einem Kamel, 2 Lamas, 2 Rentieren und 2 Kamerunschafen und fand nicht, wie man vielleicht hätte erwarten können, neue Infusorien, sondern stets die altbekannten Arten. Hierbei ist nun freilich zu berücksichtigen, daß, abgesehen vom Rentier, welches hauptsächlich mit Moos gefüttert wird, die Tiere sämtlich die gleiche Nahrung (Heu) erhalten, wie auch einheimische Wiederkäuer. Es wäre von großem Interesse, zu untersuchen, ob nicht entsprechend der ganz verschiedenen Flora der Heimatländer jener Tiere auch die parasitischen Protozoen im Anschluß an die andersartige Ernährung andere sind. Günther (280) fand im konservierten Panseninhalt eines in Boston (Amerika) geschlachteten Schafes dieselben Wimperinfusorien, wie sie bei unseren Hauswiederkäuern vorkommen, in großer Anzahl.

Ehe ich nun auf die wahrscheinliche physiologische Bedeutung dieser eigenartigen Symbiose von Protozoen und Wiederkäuern näher eingehe, muß noch die Frage berührt werden, wie und auf welchem Wege sich die Tiere eigentlich mit jenen Infusorien und Flagellaten infizieren.

Es wurde schon erwähnt, daß speziell die Infusorien im Magen der Wiederkäuer immer erst dann auftreten, wenn an Stelle der Milchnahrung Vegetabilien (Heu und Gras) treten, womit regelmäßig eine Aenderung der Reaktionsverhältnisse eintritt, indem die stark saure Reaktion im Säuglingsmagen in eine schwach saure, neutrale oder schwach alkalische übergeht. Wird eine schon heufressende Ziege ausschließlich auf Milchnahrung gesetzt, so verschwinden schon nach einigen Tagen die Infusorien im Pansen, um ebenso schnell und zahlreich wieder aufzutreten, wenn man wieder zur Heufütterung übergeht. (Eberlein.) Dies macht es schon bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich, daß die Infektion durch das Heu (Gras) und möglicherweise durch das Wasser erfolgt.

Systematische Versuche in dieser Richtung sind von Eberlein, Günther und Liebetanz (l. c.) angestellt worden. Handelt es sich, wie ja nicht zu bezweifeln ist, um eine Infektion von außen, so kann sie, da keine einzige der parasitischen Formen jemals außerhalb des Tierkörpers beobachtet worden ist, sicher nur so er-

erfolgen, daß die Protozoen im Dauerzustande (encystiert) mit der Nahrung oder dem Getränk aufgenommen resp. wieder ausgeschieden werden. Daran ist um so weniger zu zweifeln, als schon im dritten und vierten Magen sich keine lebenden Infusorien mehr nachweisen lassen, sondern nur noch Leichen derselben. GÜNTHER gelang es nur ein einziges Mal, in frisch dem Labmagen eines Schafes entnommenem Inhalt neben vielen toten Individuen auch noch eine ganze Anzahl lebender Infusorien mit allerdings schon ziemlich matter Cilienbewegung nachzuweisen. Seine Bemühungen, im Inhalte des Magen-Darmtraktus irgendwelche Formen zu entdecken, die als Dauerformen der Infusorien hätten gelten können, blieben erfolglos. Es ist bekannt, daß sich alle saprophytischen Infusorien und Flagellaten einkapseln (encystieren), wenn plötzlich ungünstige Lebensbedingungen eintreten. Der Plasmakörper schrumpft zusammen, verliert den größten Teil seines Wassers, umgibt sich mit einer festen, gegen äußere Einflüsse widerstandsfähigen Hülle und trägt auf diese Weise dazu bei, die Art zu erhalten. Dies ist nun, wie LIEBETANZ zeigte, auch bei den parasitischen Infusorien und Flagellaten des Wiederkäuermagens der Fall. Er konnte nachweisen, daß ein solcher Vorgang sich regelmäßig abspielt, wenn warme Pansenflüssigkeit auf dem Objektträger langsam eintrocknet. Indem sich die Tiere mehr und mehr zusammenziehen, entstehen schließlich Cysten (Kapseln) mit einer dicken, durchsichtigen, glasartigen Hülle, deren Größe und Gestalt, je nach der Art der Infusorien sehr verschieden ist. Im Innern läßt sich meist der eingetrocknete gelbliche oder bräunliche Protoplasmakörper erkennen. Neben diesen Cysten finden sich gelegentlich auch andere, deren Außenzone nicht glasartig durchsichtig, sondern schwarzbraun ist und eine ebenfalls tief dunkelbraune Innenzone umschließt. Die chemische Untersuchung ergab, daß die glasartige Hülle (Entocyste), welche dem Ektoplasma der Infusorien entspricht, aus Kieselsäure besteht. LIEBETANZ fand solche Cysten oder Kapseln nicht nur im Panseninhalt von Ziegen, sondern konnte sie auch reichlich aus lange mazeriertem Heu darstellen.

Der strikte Beweis, daß es sich hier wirklich um eingekapselte Infusorien handelt, müßte nun auch noch dadurch geführt werden, daß man aus den einzelnen Kapseln die verschiedenen Infusorien züchtete. Trotz vieler Bemühungen ist es aber bisher nicht gelungen, aus Heu die Parasiten des Wiederkäuermagens künstlich zu züchten.

GÜNTHER fand in Infusen von Heu mit Wasser nach 3—4 Tagen niemals etwas anderes als mehr oder weniger zahlreiche Exemplare von *Colpoda cucullus*; in Infusen, welche mit Rektalinhalt vom Schaf und gekochtem Regenwasser in vorher sterilisierten Gefäßen hergestellt wurden, entwickelten sich nach einigen Tagen eine Menge Colpidien, niemals aber auch nur ein einziges der im Magen derselben Schafe zahlreich vorhandenen parasitischen Infusorien. Um den im Tierkörper gegebenen Bedingungen möglichst nahezukommen, versetzte LIEBETANZ zerkleinertes und mit der Kaffeemühle gemahlenes Heu mit Pferdespeichel, der unter aseptischen Kautelen aufgefangen wurde, dann wurde Wasser zugesetzt und die Mischung in bedeckten Gefäßen in den Wärmeschrank gebracht. Bis zum 4. Tage blieb die Reaktion alkalisch, außer Bakterien und Schimmelpilzen traten aber keine lebenden Organismen auf. Daran änderte sich auch nichts, wenn das in Stücke geschnittene Heu mit Parotidenspeichel vom Pferd oder Ziege versetzt und dann zwischen zwei Steinen mit rauhen Reibflächen zerquetscht wurde; das Resultat blieb auch negativ, wenn zur Verdünnung des so gewonnenen Heu-Speichelbreies statt Wasser filtrierte und zur Abtötung aller vorhandenen Infusorien und Flagellaten auf 5° C abgekühlte Pansenflüssigkeit benützt wurde. Es ist auffallend, daß bei allen diesen Versuchen ein Moment außer acht gelassen wurde, welches vielleicht von ausschlaggebender Bedeutung sein könnte, nämlich der Umstand, daß es sich ja doch bei allen den in Rede stehenden parasitischen oder richtiger in Symbiose

lebenden Protozoenformen offenbar um anaërob lebende Organismen handelt. Es sind mir keine Versuche bekannt geworden, welche dem Rechnung getragen hätten.

Immerhin muß es aber als höchst wahrscheinlich gelten, daß die Infektion der Wiederkäuer mit den parasitischen Protozoen durch das verfütterte Heu vermittelt wird. Um hierfür einen exakten Beweis zu liefern, erscheint es notwendig, den Panseninhalt der Versuchstiere derart zu beeinflussen, daß die vorhandenen Infusorien absterben und nicht wieder auftreten. Schon Eberlein machte einen solchen Versuch mit Sublimat, doch gelangte er nicht zum Ziele, da die Tiere (Ziegen) sich als sehr empfindlich gegen das Gift erwiesen. Günther hat reine HCl und Zitronensäure angewandt und gefunden, daß das Allgemeinbefinden der Tiere dabei ungestört bleibt. Um die starken Säuren ohne Verätzung der Schleimhäute in den Pansen einzuführen, bediente er sich mit Paraffin überzogener Gelatinekapseln, von denen jede 1 g HCl enthielt. An jungen Ziegenlämmern (von 4 Wochen), die nur wenig Grasnahrung aufgenommen hatten, gelang die Desinfektion nach Verabreichung von 10—12 Kapseln innerhalb zweier Tage ohne schädliche Nebenwirkungen. Der Panseninhalt erwies sich frei von Infusorien. Nicht ganz so sicher wie HCl wirkt die Zitronensäure, von der je 25 g mit Althaea-Wurzel, zu einem Bolus angerührt, dem Tier mindestens 3mal am Tage eingegeben werden. Es erscheint, um eine wirklich sichere Wirkung am 3. Tage zu erzielen, unbedingt nötig, das Tier einige Zeit hungern zu lassen, um den Panseninhalt auf ein Minimum zu reduzieren. Ist der Mageninhalt nun „neutral", mit welchem Ausdruck Günther das Freisein von Infusorien bezeichnet, so kommt es hauptsächlich darauf an, ein geeignetes Futter zu finden, bei dem er ohne weitere Desinfektion neutral (azoisch) bleibt. Er empfiehlt zu diesem Zweck Leinkuchen, die er mit gekochtem Wasser verfütterte, auch geschälte Zuckerrüben und Kartoffeln wurden mitverwendet. Liebetanz fügte diesen Nahrungsmitteln auch noch gekochte Haferschrotsuppe hinzu. Die Reaktion des Panseninhaltes ist bei dieser Art der Fütterung alkalisch. Um die Tiere bei Kräften zu erhalten, wurden ab und zu rohe Eier verabreicht. Selbstverständlich wurde stets für strengste Desinfektion des Tieres selbst sowie der Gerätschaften und des Stalles Sorge getragen.

Wurde nun einem solchen protozoenfreien Tier Heu verabreicht, welches vorher gekocht und dann vorsichtig getrocknet worden war, so war das Ergebnis je nach der Dauer des Kochens verschieden. $^1/_2$—1 Stunde genügte nicht zu einer völligen Sterilisierung, denn es ließen sich an dem damit gefütterten Tier nach 2 Tagen zahlreiche Entodinien (*minimum*) im Pansen feststellen. Erst wenn das Heu 2mal hintereinander je $1^1/_2$ Stunde gekocht wurde, erwies es sich als steril, und die Tiere blieben wochenlang protozoenfrei. Es ist durch diese Versuche Günthers zwar bewiesen, daß man ein Tier infusorienfrei machen und erhalten kann, doch geht daraus noch keineswegs hervor, daß die Infektion ausschließlich durch das Heu geschieht, denn es ist, wie Günther selbst bemerkt, auch noch denkbar, „daß Heufütterung einen Zustand im Pansen schafft, bei dem von einem anderen Orte in irgendwelcher Form eindringende Infusorien sich entwickeln können". Er erwähnt auch, daß ein Schaf, in dessen Panseninhalt die verschiedensten bekannten Wimperinfusorien vorkamen, $^1/_4$ Jahr lang neben Kraftfutter nur Hafer und Bohnenstroh erhalten hatte. Liebetanz hat außerdem gezeigt, daß auf einem Nährboden, wie er durch die oben erwähnten Futtermittel (bei welchen ein Tier azoisch bleibt) erzeugt wird, weder die parasitischen Flagellaten noch auch die Infusorien existieren können. „Sie brauchen unbedingt Heu zu ihrer Ernährung, Cellulose und vor allem Chlorophyll."

Es gelingt daher auch, ein Tier protozoenfrei zu machen, wenn man ihm einfach Heu für längere Zeit entzieht. Liebetanz fütterte eine große, kräftige Ziege einen Monat lang ausschließlich mit Kartoffeln, Rüben, Leinkuchensuppen und rohen Eiern. Die Untersuchung ergab schließlich weder Flagel-

laten noch Infusorien. Der Panseninhalt zeigte neutrale Reaktion. Die Ziege erhält dann wieder rohes Heu und Wasser, „worauf sie sich zuerst mit großer Begierde stürzt. Erst am 4. Tage der Heufütterung wird der vorher hundeähnliche, grauweiße bis graugelbliche weiche Kot wieder ziegenähnlich, d. h. die ersten Kaffeebohnen treten auf. Die Ziege ist durch den Versuch sehr schwach und ganz mager geworden. Sie entwickelt aber einen guten Appetit, so daß sie sich nach einigen Wochen wieder völlig erholt hat.“

Um schneller und ohne schwerere Schädigung des Tieres den Pansen zu sterilisieren, fand es LIEBETANZ am zweckmäßigsten, ein größeres Quantum von 6-proz. Essigsäure direkt durch Einstich in den Magen zu injizieren. Die Fütterung der so vorbehandelten Tiere war die schon oben erwähnte. Das dann zu verabreichende Heu wurde durch Kochen mit 0,5-proz. Essigsäure sterilisiert, gewaschen und getrocknet und erwies sich tatsächlich als keimfrei. Der Mageninhalt der damit gefütterten Tiere blieb azoisch, während frische rohe Proben desselben Heues, an eine entsprechend vorbehandelte Ziege verfüttert, schon nach 2 Tagen das Auftreten zahlreicher Infusorien und Flagellaten zur Folge hatte. Schon GÜNTHER hatte erfolglos den Versuch gemacht, in den Magen protozoenfreier Tiere (Ziegen) getrockneten Inhalt des Rectums zu bringen. LIEBETANZ benützte zu dem gleichen Zweck getrockneten sowie auch frischen Kuhdung, doch konnte er nur einziges Mal bei gleichzeitiger Verabreichung von sterilisiertem Heu ein *Diplodinium* finden. Bei Fütterung mit (durch Abkühlen auf 3° C) azoisch gemachtem Panseninhalt vom Rind ließen sich Flagellaten und einmal zwei lebende Entodinien nachweisen.

Man darf es auf Grund aller dieser Versuche wohl für ziemlich sicher halten, „daß das Heu- und Grünfutter die alleinige und gewöhnliche Art der Infektion der Wiederkäuer mit den parasitischen Protozoen darstellt“ (LIEBETANZ). Zweifelhaft bleibt nur, wann und wo sie sich encystieren, denn die weitaus größte Menge stirbt offenbar beim Uebergang in den Psalter und Labmagen ab und wird daselbst verdaut.

Alles weist darauf hin, daß es sich hier nicht um Parasitismus im strengen Sinne des Wortes, sondern um eine Symbiose handelt, indem die Protozoen ihren Wirten offenbar von Nutzen und wahrscheinlich unentbehrlich sind. Diese Meinung ist schon von den älteren Autoren vertreten worden. GRUBY und DELAFOND weisen darauf hin, daß den Infusorien irgendeine Bedeutung für die Verdauung zukommen müsse, welche Auffassung auch COLIN teilt. Auf keinen Fall wird man der Ansicht ZÜRNS (zit. bei EBERLEIN, l. c.) beipflichten können, welcher meint, daß, wenn die Infusorien in zu großer Anzahl vorkommen, sie zu pathologischen Erscheinungen führen können (Magen- und Darmkatarrh). Dem widerspricht einerseits die Tatsache, daß gerade die bestgenährten Wiederkäuer die meisten Protozoen beherbergen, und andererseits der Umstand, daß dieselben jenseits der beiden ersten Magenabteilungen schnell absterben und daß bisher kein Fall bekannt geworden ist, wo durch diese Protozoen eine Krankheit verursacht worden wäre. Wenn man in Betracht zieht, daß das Vorkommen der genannten Infusorien und Flagellaten auf den Pansen und die Haube der Wiederkäuer beschränkt erscheint und daß, wie wir noch sehen werden, ähnliche (nicht identische) Formen nur noch in gewissen Darmabschnitten der Pferde, die funktionell jenen Vormägen entsprechen, vorkommen, also an Orten, wo erwiesenermaßen hauptsächlich Cellulose verdaut bezw.

gelöst wird, so liegt der Gedanke nicht fern, gerade diesen Vorgang mit den Protozoen in Verbindung zu bringen.

Schon Eberlein beobachtete, daß speziell die Infusorien in ihrem Innern fast immer Cellulosebestandteile enthalten; er sah oft, wie diese Tiere die kleinen, durch Mazeration entstandenen Cellulosebestandteile fressen, aber nur höchst selten konnte er die Wahrnehmung machen, daß die Pflanzenteile in ihrer typischen Stäbchenform wieder ausgestoßen wurden. „Der Infusorienkot bildet im Gegenteil in der Regel eine formlose, gekörnte Masse. Es geht also daraus mit Evidenz hervor, daß die Cellulosebestandteile im Innern des Infusorienleibes eine Veränderung erleiden, die besonders ihre Gestalt und vermutlich auch ihre Zusammensetzung betreffen, d. h. die Cellulose wird von den Infusorien verdaut.“ Auch Liebetanz (l. c.) fand die Ophryoscoleciden, Diplodinien und Entodinien in der Regel mit grünen Pflanzenteilchen vollgepfropft. Man wird nun freilich der Verdauung dieser im Verhältnis zur ganzen Masse verschwindend kleinen Menge von Cellulose keine allzu große Bedeutung beimessen können, um so mehr als Diplodinien und Entodinien, welche als heu- und grasfressende Infusorien im Panseninhalt der Rinder allein in Betracht kommen, sich hier nur spärlich finden. (Liebetanz.) Was aber die Iso- und Dasytrichen sowie die Flagellaten betrifft, so ernähren sie sich, soviel man weiß, nur von gelösten Stoffen und sind demnach eigentlich als richtige Parasiten zu betrachten. Wenn Liebetanz meint, daß sie später im Labmagen und Darm größtenteils verdaut werden und dadurch „dem Wirt von einem gewissen Nutzen sind“, so kann davon wohl kaum ernstlich die Rede sein. Man braucht deswegen noch nicht die parasitischen Infusorien lediglich als „Kommensalen“ aufzufassen, wie Doflein meint, doch sind weitere Untersuchungen durchaus erforderlich, um über die Bedeutung derselben Klarheit zu gewinnen.

β) Die Verdauung der Eiweißkörper.

Wenn es sich auch bei den in den Vormagenabteilungen der Wiederkäuer ablaufenden chemischen Prozessen, die im wesentlichen als Gärungen zu bezeichnen sind, ganz vorwiegend um eine Beeinflussung der Kohlehydrate und vor allem der Cellulose der Nahrungsmittel handelt, so erscheint es doch keineswegs ausgeschlossen, daß auch Eiweißstoffe hier bakteriellen Einwirkungen unterliegen, soweit sie nicht durch noch unversehrte Zellmembranen davor geschützt sind. Die Bedingungen hierfür sind, soweit Reaktions- und Temperaturverhältnisse dabei in Betracht kommen, zweifellos die allergünstigsten. Die mit der Vergärung der Kohlehydrate sonst Hand in Hand gehende Entstehung reichlicher Mengen von Säuren kommt als störendes Moment kaum in Frage, da die Reaktion, wie gezeigt wurde, bei den Wiederkäuern in ganz bestimmter Weise (durch den abgeschluckten Speichel) reguliert wird. Die in Pansen und Haube ständig und reichlich sich entwickelnden Gase (CH_4, H, CO_2) tragen außerdem dazu bei, die mit der Nahrung abgeschluckte Luft rasch wieder nach außen zu befördern (durch Rülpsen), so daß die in jenen Magenabteilungen vorfindlichen Gase fast immer frei von Sauerstoff gefunden werden. So darf man also, wie Scheunert bemerkt, wohl sagen,

daß die Kohlehydratgärung, welche sonst in der Regel die Lebensbedingungen anaërober Fäulniserreger stört oder ganz aufhebt, in dem gegebenen Falle infolge der besonderen Umstände die Vegetationsbedingungen der Anaërobier schafft und ihr Wachstum befördert. „Andererseits bewirkt die ständig fortlaufende Kohlehydratgärung eine Neutralisation der bei der Eiweißfäulnis entstehenden basischen Produkte und verhindert durch ihr Bestehen auch wieder eine allzu große Ausdehnung der Fäulnis. Wir tun hier einen Blick in das wunderbar zweckmäßig geordnete Getriebe des Organismus, der auch scheinbar einander ausschließende Vorgänge sich gleichzeitig dienstbar machen kann.“ (SCHEUNERT.) Das Bestehen einer richtigen Eiweißfäulnis in den Vormägen der Wiederkäuer verrät sich bisweilen schon durch den üblen Geruch des Panseninhaltes (Kamel) und wird auch durch das Vorhandensein von H_2S in den Pansengasen wahrscheinlich gemacht, ist aber außerdem noch durch den Nachweis von Eiweißfäulnisprodukten in demselben einwandfrei dargetan worden. TAPPEINER (620) hat im Pansen des Rindes Phenol und Skatol, welches letztere bis dahin nur als Produkt der Darmfäulnis beim Menschen bekannt war, konstatiert und SCHEUNERT konnte diesen Befund bestätigen; in 2 Litern Panseninhalt betrug in einem Versuch die Phenolmenge 0,0062 g. „Nehmen wir nun den Inhalt des Pansen und der ihm funktionell entsprechenden Haube zu 100 Liter an und weiter den Aufenthalt des Futters in ihnen zu 18 Stunden, so würde die täglich in diesen Vormägen gebildete Phenolmenge 0,413 g betragen“, ein Wert, der der tatsächlich beobachteten täglichen Phenolausscheidung, die J. MUNK im Harn einer mit Heu und Kleie gefütterten Kuh ermittelte (0,25—1 g), ziemlich nahekommt. Es muß betont werden, daß es sich bei diesen Vorgängen fraglos um einen Eiweißverlust handelt, dessen Größe allerdings nur schwer zu bestimmen ist, immerhin dürfte es sich um Mengen handeln, die keineswegs zu vernachlässigen sind, und TAPPEINER schätzt den Verlust auf etwa 10 Proz. der pro Tag aufgenommenen Eiweißmenge.

Ueber das Vorkommen anaërober Fäulniserreger in den Vormägen der Wiederkäuer sind erst in der letzten Zeit Angaben gemacht worden. NEUBAUER (470), welcher die Verbreitung anaërober Bakterien im Rinderdarm untersuchte, fand solche darin nur spärlich. Dagegen gelang es ANNA HOPFFE, die auf Veranlassung SCHEUNERTS sich mit dem Gegenstand beschäftigte, aus dem Panseninhalt der Wiederkäuer (es gelangten 2 Schafe und ein Dromedar zur Untersuchung) regelmäßig anaërobe Fäulniserreger, namentlich den *B. putrificus*, zu züchten (bezüglich der Methodik vgl. SCHEUNERT, 557, p. 617). Es besteht übrigens die Möglichkeit, daß an der Eiweißfäulnis auch aërobe oder fakultativ anaërobe Bakterienformen beteiligt sein können (vgl. oben p. 101 ff.).

Obschon der Ablauf einer peptischen Verdauung in den Wiederkäuervormägen völlig ausgeschlossen erscheint, da das Sekret der Drüsen des vierten Magens niemals in die ersten Abteilungen gelangt, so war doch auf das eventuelle Vorkommen von primären Spaltungsprodukten der Eiweißkörper (Albumosen, Peptone, Aminosäuren) zu achten, da eine Bildung von solchen auch noch auf anderem Wege denkbar war (Nahrungsmittelenzyme, Bakterien). Bei Untersuchung des Panseninhaltes von einem Schaf und einem Dromedar, die beide mehrere Tage ausschließlich mit Heu gefüttert worden

waren, fand SCHEUNERT (l. c.) nur so wenig unkoagulablen N (in 1000 g 0,1874 resp. 0,1567), daß eine Eiweißspaltung im ersten Magen sicher nur in ganz geringem Umfange stattfindet. „Berechnet man die gesamte Menge des unkongulablen N auf Eiweiß, so sind in 1000 g Panseninhalt bei einem Wassergehalt von 85—90 Proz. kaum 1 g Eiweiß in löslicher Form enthalten. Da zweifellos ein Teil der N-haltigen Substanzen aus der Nahrung und dem Speichel stammt, so fällt die Geringfügigkeit der Eiweißspaltung nur noch mehr in die Augen. Das relativ reichliche Vorhandensein abiureter Substanzen ist wohl eine Folge der Eiweißfäulnis, der Tätigkeit proteolytischer Nahrungsmittelfermente und des ursprünglichen Gehaltes der Nahrung an solchen.

Wir gelangen also zu dem Schlusse, daß im Vormagen der Wiederkäuer eine nennenswerte Spaltung der Eiweißkörper der Nahrung nicht zustande kommt, da die Tätigkeit der Nahrungsmittelenzyme und der Fäulnisbakterien hierzu nicht genügt."

Es war schon mehrfach davon die Rede, daß die kutane, drüsenfreie Vormagenabteilung des Hamstermagens funktionell durchaus dem Pansen der Wiederkäuer vergleichbar ist. Auch hier findet keine peptische Verdauung statt, da die Enge der Kommunikation mit dem Drüsenmagen einen Uebertritt von Magensaft fast völlig ausschließt, während andererseits der Ablauf von Fäulnisprozessen festgestellt werden konnte. Bei Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse erscheint es ohne weiteres klar, daß sich in bezug auf die letzteren im Pferdemagen kaum jemals günstige Bedingungen finden werden. Ganz abgesehen von der Kürze der Aufenthaltszeit der Nahrung im Magen, kommt vor allem die rasche und kräftige, teils durch Milchsäure, teils durch HCl bewirkte Durchsäuerung des Inhaltes in Betracht, die einer beginnenden Fäulnis ein schnelles Ende setzt. In Uebereinstimmung hiermit hat man auch Fäulnisprodukte im Pferdemagen bisher noch nicht beobachtet.

Aus Pansen und Haube des Wiederkäuermagens gelangt nun die durch die vorbereitenden Mazerations- und Gärungsprozesse in einen wasserreichen weichen Brei verwandelte Nahrung auf dem Umwege des Wiederkauens in den Psalter (Blättermagen), von dessen vorwiegend mechanischer Bedeutung schon früher die Rede war. Hier werden die Nahrungsbestandteile einerseits noch weiter zerkleinert, andererseits wird reichlich Wasser abgepreßt, so daß der Wassergehalt von ca. 85 Proz. auf 60—70 Proz. sinkt. Die aus seinem Inhalt ausgepreßte Lösung fließt in den Labmagen, um dann sofort in den Darm befördert zu werden. „Gärungsprozesse laufen im Psalter gar nicht oder nur in sehr geringem Umfange ab; über die in ihm stattfindenden Verdauungsvorgänge ist nichts bekannt." (SCHEUNERT und ELLENBERGER.) In seinen Nischen findet man „eine krümelige, trockene, gut zerkleinerte, zuweilen pulverige, aber kuchenartig zusammengepreßte Masse; sie erscheint in der der Haube zugekehrten (proximalen) Hälfte und in den ventralen Partien wasserreicher als labmagenwärts (distal) und dorsal; in der proximalen Hälfte ist der Inhalt gröber, weniger fein zerkleinert als in der distalen. In dem freien Raume über der Brücke (ventral von den Blättern) findet man oft eine nur ganz grob zerkleinerte, sehr wasserreiche Masse. Die sonstige Beschaffenheit des meist sauer reagierenden Psalter-

inhaltes ist nach der Nahrung verschieden. Bei Milchnahrung findet man gelblichgraue Käsekuchen, bei Grasnahrung dunkelgraue, teigartige, bei Strohfütterung hellbraune, trockene, bei Haferfütterung sehr trockene, konsistente, derbe, graubraune, aus Mehl und Hülsen bestehende Kuchen in den Psalternischen.“ (Ellenberger.)

„Im Labmagen, dem Drüsenmagen der Wiederkäuer, tritt zu dem bei dem Wiederkauakt in ihn eintretenden Vormageninhalt salzsäure- und pepsinhaltiger Magensaft hinzu. Es tritt also noch Eiweißabbau durch Pepsin ein, während die bakteriellen Prozesse durch die HCl beeinträchtigt werden. Da beim Wiederkauen die abgeschluckten und in den vierten Magen gelangenden Bissen alkalische Reaktion durch den Speichel besitzen und der HCl-Gehalt des Magensaftes der Wiederkäuer nur gering ist, so ist ein Fortdauern der bakteriellen Prozesse wenigstens zu Beginn der Labmagenverdauung nicht ausgeschlossen. Der Inhalt reagiert allerdings immer sauer, doch betrug bei Ellenbergers und Hofmeisters Untersuchungen der Säuregrad, auf HCl berechnet, nach 12-stündiger Verdauung nur 0,05—0,12 Proz. Zu bedenken ist aber hierbei, daß es hauptsächlich Milchsäure ist, die die Acidität bedingt. Infolge dieser verwickelten Verhältnisse ist es daher sehr schwer, die Bedeutung des Labmagens für die Eiweißspaltung genau zu erkennen und einzuschätzen. Erschwert wird diese Beurteilung noch dadurch, daß der Labmagen normalerweise niemals leer wird, darin also stets peptische Proteolyse abläuft, und daß in ihm infolge des großen Wasserreichtums seines Inhaltes eine Vermischung der neueintretenden Massen mit altem Inhalt regelmäßig stattfinden dürfte, von einer Abtrennung einzelner Magenregionen also abgesehen werden muß. Ferner ist die Dauer des Aufenthaltes der Nahrungsbestandteile im Labmagen infolge der Beschickung mit neuem Material bei jeder der häufigen Wiederkauperioden sehr schwer zu beurteilen. Wenn man annimmt, daß ein Rind täglich in 6—8 Perioden 40—50 kg Vormageninhalt wiederkaut, sein Labmagen aber höchstens 20 Liter zu fassen vermag, so könnte dies einen ständigen Wechsel des Labmageninhaltes anzunehmen veranlassen. Bedenkt man aber hingegen, daß die 40—50 kg Vormageninhalt zu 80 bis 90 Proz. aus Wasser bestehen, dieses im Psalter ausgequetscht wird und dem Labmagen entlang der kleinen Kurvatur durcheilt, so ist schließlich ein ebenso langes Verweilen des Mageninhaltes, wie bei anderen Tieren, nicht ausgeschlossen.“ (Scheunert.) Was die Beschaffenheit des Labmageninhaltes betrifft, so findet man darin nach Ellenberger stets „einen wasserreichen, weichen, sauer reagierenden Chymus, der schon hochgradig verdaut erscheint. Bei Milchnahrung ist es eine sauer riechende, geronnene Milch mit Käseklumpen, bei Grasnahrung eine gelbraune flüssige Masse, bei Haferfütterung ein dünnflüssiger, übelriechender Brei mit Haferhülsen und einem mehligen, pulverigen Bodensatz von gelbweißer Farbe, bei Strohfütterung eine dickliche Masse aus Strohfasern und einer bräunlichen Flüssigkeit.“

Von vornherein würde man ja erwarten dürfen, in dieser Magenabteilung größere Mengen von Eiweißspaltungsprodukten, wie in den drüsenfreien Vormägen, zu finden. Dies ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall. Nach den von Scheunert (557) veröffentlichten Analysen ist der Gehalt des Labmageninhaltes an unkoagulablem N nicht wesentlich größer als im Pansen (in 100 g 0,02309—0,05394 g). „Jedenfalls darf man die Bedeutung

des Labmagens für die Eiweißspaltung nicht der einhöhliger Mägen an die Seite stellen. Im Labmagen wird die sich sicherlich auch auf die Eiweißkörper erstreckende Vorbereitung der Nahrung für die Darmverdauung, die in den Vormägen mit Hilfe der Gärungs-, Fäulnis-, Mazerations-, Quellungs- und mechanischer Vorgänge begonnen ist, durch HCl- und Pepsinwirkung nur vollendet. Der Magensaft, seine Salzsäure und seine Fermente sind es also beim Wiederkäuer nicht allein, die diese Vorbereitung zu bewerkstelligen haben. Da vielmehr ein Teil dieser Vorbereitung in den Vormägen bewirkt wird, ist natürlich die Bedeutung des Labmagens geringer als die der einhöhligen Mägen, der Endeffekt ist aber derselbe.“ (Scheunert.) Ich kann nichts besseres tun, als das Resumé, welches Scheunert auf Grund seiner Untersuchungen gibt, wörtlich anzuführen. Es findet sich darin alles ausgedrückt, was wir zurzeit über die so verwickelten Verhältnisse der Eiweißverdauung bei verschiedenen Säugetieren wissen.

„Bei jeder Tierart verläuft derselbe in ganz charakteristischer Weise, wenn auch stets Aehnlichkeiten mit dem Ablauf bei anderen Tierarten bestehen. Es erhellt daraus, daß es ganz falsch sein würde, die bei einer Tierart erkannten Normen zu verallgemeinern und sie ohne weiteres auf andere Tierarten zu übertragen. So ähnelt die Fleischverdauung im Magen des omnivoren Schweines teils dem analogen Vorgang im Hundemagen, teils zeigt sie Anklänge an die im Pferdemagen herrschende Eigenart der Eiweißverdauung bei pflanzlicher Nahrung. Das Schwein nimmt also eine Mittelstellung zwischen dem reinen Carnivoren und dem reinen Herbivoren in dieser Beziehung ein. Im Pferdemagen sehen wir die Besonderheiten, die im Schweinemagen gewissermaßen nur angedeutet waren, deutlich hervortreten, wir finden in ihm eine beinahe vollständige Verwischung aller quantitativen Beziehungen, die infolge regionärer Verschiedenheiten zwischen den Abbauprodukten im Carnivorenmagen bestehen, und können auch schon auf die Möglichkeit bakterieller (Fäulnis-)Prozesse hinweisen, denen das Nahrungseiweiß (teilweise) zum Opfer fällt. Hierin und in der Verwischung der quantitativen Beziehungen erblicken wir ein Hinneigen zu dem im mehrhöhligen Herbivorenmagen herrschenden Verdauungsmodus. In der Tat läßt sich in dem sonst dem Pferdemagen höchst ähnlichen, aber zweihöhligen Hamstermagen die Anwesenheit bakterieller Eiweißspaltung in einem durch seine anatomische Eigentümlichkeit hierzu vorzüglich geeigneten Vormagen durch die Isolierung und Züchtung gewisser hierbei in Frage kommender Bakterienarten dartun. Ferner ist beim Studium der Proteïnverdauung im zusammengesetzten Wiederkäuermagen die bakterielle Eiweißspaltung in den Vormägen erwiesen und außerdem gezeigt worden, daß im eigentlichen Drüsen-(Lab-)magen die Eiweißspaltung in einer Weise abläuft, die von dem im Carnivorenmagen gefundenen Modus wesentlich abweicht und in der Unregelmäßigkeit der quantitativen Verteilung aller Abbauprodukte und in dem reichlichen Vorhandensein niederer, abiureter, N-haltiger Substanzen eine entfernte Aehnlichkeit mit den im Pferdemagen herrschenden Verhältnissen aufweist. Alles in allem genommen werden wir also genötigt, den Ablauf der Eiweißspaltung im Magen als einen für jede Tierart eigen-

artigen, charakteristischen Vorgang anzusprechen. Natürlich wird der Endeffekt, die Vorbereitung des Nahrungseiweißes, für die weitere Spaltung im Darm im wesentlichen immer der nämliche sein, nur die Wege sind verschieden, auf dem es erreicht wird." (SCHEUNERT.)

IV. Darm und Darmverdauung.

A. Anatomisches.

Wenn man in früherer Zeit den Darm und speziell den Anfangsteil desselben (Dünndarm) in der Hauptsache nur als Resorptionsorgan auffaßte, so wissen wir jetzt, daß er dem Magen auch als Verdauungsorgan nicht nur nicht nachsteht, sondern sogar eine viel größere Bedeutung besitzt, denn hier kommt vor allem die Wirkung des Pankreassaftes zur Geltung, die nicht nur eine vielseitigere, sondern auch eine viel eingreifendere ist als die des Magensaftes. Es finden im Darm außerdem die bei den Pflanzenfressern schon im Magen beginnenden Gärungs- und Fäulnisprozesse eine weitere Fortsetzung und sind in manchen Fällen (Einhufer) hier fast ausschließlich lokalisiert. Im Gegensatze zum Magen sind es aber im Darm nicht sowohl die Sekrete der in seiner eigenen Wand gelegenen Drüsen, als vielmehr von außen her einfließende Absonderungen (Pankreassaft, Galle), welche bei den sich hier abspielenden Verdauungsprozessen die wichtigste Rolle spielen.

1. Amphibien.

Sehr einfach gebaut ist der Darm der Amphibien. Er erscheint bei ihnen als ein fast durchweg gleich dickes Rohr, an dem sich äußerlich meist keine deutliche Gliederung nachweisen und welches bei mehr in die Länge gestreckten, schlangenähnlichen Formen (Gymnophionen) nur wenig Windungen aufweist, sich aber bei gedrungener gebauten Anuren schon stark aufknäult. Der Darm der Salamandrinen hält die Mitte zwischen diesen beiden Extremen.

Beim Frosch beginnt der Dünndarm (Mitteldarm) an der Pyloruseinschnürung des Magens, biegt dann sofort unter scharfer Abknickung kopfwärts um. „Er bildet so mit dem Magen zusammen eine Schlinge, in der die Pars duodenalis des Pankreas liegt, und geht unter einer zweiten, kranialwärts und nach links konvexen Krümmung (Flexura duodenalis secunda) in den übrigen Teil des Darmrohres über, der in der rechten Hälfte der Leibeshöhle eine Anzahl von Schlingen bildet, um dann in den Enddarm einzumünden" (GAUPP). Den Anfangsteil des Dünndarmes vom Magen bis jenseits der zweiten Kurvatur pflegt man wohl auch als Duodenum zu bezeichnen. Eine scharfe Grenze gegen den übrigen Dünndarm besteht aber nicht. Der Enddarm bildet dagegen eine immer scharf abgesetzte Erweiterung des ganzen, sonst fast gleichdicken Rohres.

Von großem Interesse sind die Längenverhältnisse der einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktus bei verschiedenen Froschspecies. Wie bei wirbellosen Tieren, finden wir auch im allgemeinen bei den Wirbeltieren die Regel bestätigt, daß die Darmlänge bei Pflanzenfressern wesentlich beträchtlicher ist als bei Fleischnahrung. Um so bemerkenswerter ist daher die von GAUPP (248) bemerkte Tatsache, daß ein sehr auffallender Längenunterschied trotz ganz entsprechender Er-

nährungsweise auch bei *Rana esculenta* und *R. fusca* im entwickelten Zustande vorhanden ist. So betrug in einem Falle bei einem 8 cm langen Exemplar der ersteren Art die Länge vom

Kopfdarm	30	mm
Oesophagus	19	„
Magen	37	„
Dünndarm	130	„
Enddarm	25	„

Bei einer *R. fusca* dagegen von 7,5 cm Rumpflänge maß der

Kopfdarm	23	mm
Oesophagus	13	„
Magen	23	„
Dünndarm	95	„
Enddarm	30	„

Eine Anzahl von Messungen ergaben als Verhältnis der Rumpflänge zur Länge des Dünndarmes bei *Rana esculenta* ca. 1 : 1,9, bei *Rana fusca* nur 1 : 1,02. Als „Kopfdarm“ ist die Entfernung von der Kieferspitze bis zum hinteren Ende des Aditus laryngis und als „Oesophagus“ die Entfernung von hier bis zum Magen gegeben. Am auffallendsten tritt die Längendifferenz am Dünndarm hervor, der bei *R. fusca* im Gegensatz zu *R. esculenta* immer nur in wenige Schlingen gelegt ist. Als Ursache möchte Gaupp „die größere Kraft und vitale Energie“ der letztgenannten Species und den schwächlicheren Habitus von *R. fusca* ansehen. Schon Nuhn (480) hat darauf hingewiesen, daß diejenigen Wirbeltiere, welche in gegebener Zeit infolge des größeren relativen Bedarfes mehr Nahrung aufnehmen, einen längeren Mitteldarm haben. Es handelt sich also hier offenbar um eine Beziehung zwischen dem Quantum der Nahrung und der Beschaffenheit des Verdauungskanales.

Ein höchst auffallendes und vielleicht das merkwürdigste Beispiel für den Einfluß verschiedener Nahrung auf die Darmlänge liefern die froschartigen Amphibien (Anuren) im Laufe ihrer Entwicklung.

Bei Eröffnung einer normal ernährten Kaulquappe fällt sofort die enorme Länge des in der Leibeshöhle in Form einer eng gewundenen Spirale aufgerollten Darmes auf (Fig. 431). „Auf der Höhe seiner Ausbildung bei Larven mit ca. 10—12 mm langen Hinterbeinen erreicht der Mitteldarm eine Länge von 80 mm und stellt dann eine Doppelspirale dar, die in $2^1/_2$—3 Windungen vom Pylorus aus von rechts nach links sich windet. Diese Windungen liegen nicht in einer Ebene, sondern steigen ventralwärts auf. Von da an verlaufen ebensoviele Windungen in umgekehrter Richtung zwischen den ersteren und gehen in den Enddarm über.“ (Maurer.) Im weiteren Verlauf der Entwicklung beginnt dann eine allmähliche Rückbildung des Darmes, er wird kürzer und weiter. „Unmittelbar vor dem Durchbruch der vorderen Extremitäten zeigt er zunächst eine Länge von 45 mm, dann schließlich nur noch 25 mm. Mit der Verkürzung geht eine Aufrollung der Spirale einher und eine Bildung von Schlingen. In einem gewissen Stadium findet man den einen Teil des Darmes noch spiralig, den anderen schon in Schlingenform. Nach Ratner erfolgt die Reduktion von beiden Enden her und schreitet nach der Mitte zu fort. Sie ist durch Zusammenschiebung der Muskelelemente bedingt.“ (Maurer.)

Wenn nun auch die Froschlarven vorwiegend Pflanzennahrung aufnehmen, so sind sie doch nicht rein phytophag, sondern eher als omnivor zu bezeichnen. „Wird ihnen außer Pflanzenkost Fleisch vor-

gelegt, so fressen sie von beiderlei. Wird in das Aquarium ein frisch enthäuteter Froschschenkel geworfen, so versammeln sich rasch fast alle Larven um denselben, augenscheinlich durch die hervorquellenden Säfte angelockt. Später wird der Schenkel wenig besucht; aber um ein faulendes Fleischstück sieht man immer gewaltige Versammlungen; in Kürze werden die Muskeln verzehrt, dann wird auch der Knorpel abgenagt.“ (BABÁK, 26—28.) Schon YUNG (659, 660) hat Kaulquappen mit verschiedener Nahrung gefüttert und beobachtet, daß dieselben bei Fleischfütterung mehr als doppelt so groß wurden wie bei reiner

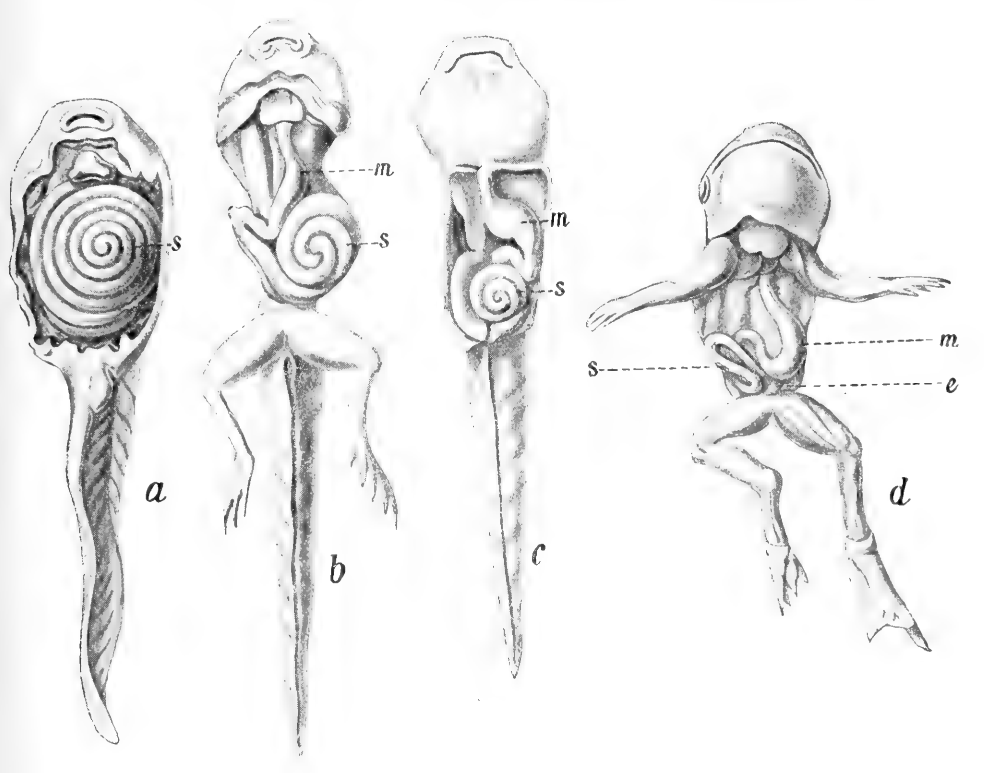


Fig. 431. *Alytes obstetricans.* Rückbildung der Darmspirale während der Metamorphose. *m* Magen, *s* Mitteldarm, *e* Enddarm. (Nach REUTER.)

Pflanzenkost; es gelang ihm sogar nicht, letzterenfalls die Entwicklung bis zum Ende zu führen, was aber BABÁK, der neuerdings sehr interessante Versuche über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanales angestellt hat, ausdrücklich bestreitet. Er fand, daß die Larven am besten bei gemischter Kost gedeihen. Bei der Untersuchung von solchen Quappen, die ausschließlich Pflanzen oder ausschließlich Fleischnahrung erhalten hatten, ergab sich nun sofort ein sehr auffallender Unterschied, indem der Darmkanal letzterenfalls nur einige wenige Spiraltouren bildete, während er bei den pflanzenfressenden Individuen aus sehr zahlreichen dichtgedrängten Windungen besteht. Es ist weiter der Durchmesser des Darmrohres der

Pflanzenfresser wenigstens um die Hälfte kleiner, während der kurze Darm der Fleischfresser manchmal geradezu sackförmig aussieht (Fig. 432). Im Durchschnitt beträgt die Länge des Darmkanales (vom Oesophagus bis zum After) einige Wochen vor der Metamorphose bei den pflanzenfressenden Larven 8,6 Körperlängen (vom vorderen Körperrand zum After gemessen), bei den fleischfressenden 6 Körperlängen." (Babák.)

Mit diesen Längendifferenzen gehen auch Verschiedenheiten im histologischen Aufbau Hand in Hand. Es erscheint nämlich die Muscularis (Ring- und Längsmuskelschicht) bei mit Fleisch ernährten Kaulquappen bedeutend verdickt, während sie bei den nur mit Pflanzenkost gefütterten eine äußerst dünne Schicht vorstellt. Bei Vergleichung des kubischen Inhaltes und der Oberflächenentwicklung ergab sich auf die Einheit der inneren Darmfläche bei den fleischfressenden Larven ein ungefähr 2mal größerer Inhalt als bei den pflanzenfressenden. Es erscheint dies verständlich, wenn man berücksichtigt, daß die schwerer verdauliche Pflanzennahrung zu ihrer Ausnützung eine größere Verdauungsfläche erfordert. Man kann die Frage aufwerfen, ob diese „morphogenetische Reaktion" des Darmkanales auf verschiedene Nahrung lediglich durch den mechanischen Reiz der Pflanzenkost bedingt wird oder ob auch chemische Einwirkungen dabei mit im Spiele sind. In ersterer Hinsicht konnte man an Druckwirkungen seitens der voluminöseren Nahrung denken oder der Reibung der zerkleinerten Pflanzenteile auf die Darmwand eine Bedeutung zumessen, zumal es ja bekannt ist, daß Froschlarven gleich Regenwürmern ihren Darm mit Schlammerde füllen und damit Infusorien, Rädertiere, Daphniden und Diatomeen in Menge aufnehmen. Babák stellte Versuche an, bei welchen Froschlarven einerseits mit reinem zerriebenen Froschfleisch, andererseits mit einem Gemenge von solchem und reinen Cellulosefasern gefüttert wurden. Dabei ergab sich, daß sich die Darmlänge der fleischfressenden Larven zu derjenigen der mit Cellulosefleisch gefütterten verhielt wie 6,0 : 6,4. In einer weiteren Versuchsreihe wurde die Cellulose durch Glaspulver ersetzt, dabei ergab sich ein Verhältnis der Darmlänge wie 5,8 : 6,0. Wenngleich also diese Versuche eine geringe Verlängerung des Darmes bei übertriebener mechanischer Reizung durch den Inhalt ergaben, so scheint doch daraus hervorzugehen, daß die großen Längenunterschiede bei fleisch- und pflanzenfressenden Larven kaum allein durch mechanische Beeinflussung des Darmes hervorgerufen sein können. Dagegen ließ sich durch eine andere Versuchsanordnung zeigen, daß man viel eher an eine chemische Wirkung der Nahrung denken darf. Wurde dem zur Fütterung benutzten Froschfleisch eine in bezug auf das Volumen unbedeutende Menge zerriebenen Keratins beigemischt, so ergab sich eine auffallende Verlängerung des Darmkanales: 7,0 gegen 6,0 bei den mit reinem Fleisch gefütterten Tieren. Die Fütterung mit Pflanzenproteïnen (aus Kürbissamen dargestellt mit etwa 45 Proz.

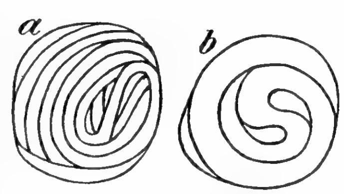


Fig. 432. Darmknäuel von zwei Froschlarven, von denen die eine (a) mit Pflanzenkost, die andere (b) mit Fleisch ernährt wurde. 3mal vergr. (Nach Babák.)

leicht löslichen Vitellins) führte zu einer noch größeren Verlängerung: 7,2 : 6,0. BABÁK (26) untersuchte dann auch noch den Einfluß verschiedener Muskeleiweißkörper, und es zeigte sich dabei, daß regelmäßig die mit Fleisch von Wirbellosen gefütterten Tiere hinsichtlich der Darmlänge sehr wesentlich abwichen von den mit Wirbeltierfleisch gefütterten. „Und zwar entwickelt sich der Darm bei den mit Muschelfleisch ernährten Larven weit weniger in die Länge als bei den mit Wirbeltierfleisch gefütterten Tieren, höchstens auf 6,1 Körperlängen, im großen Durchschnitt sogar nur 5,9. Dagegen wächst bei den mit Krebsfleisch ernährten der Darmkanal bedeutend in die Länge, bis auf 8,2 Körperlängen, im großen Durchschnitt auf 7,6; allerdings immer noch weniger als bei den mit Pflanzeneiweiß gefütterten (8,9, im Durchschnitt 8,3 Körperlängen).“ Daß nun in der Tat chemische Unterschiede zwischen den Eiweißkörpern verschiedener Muskeln bestehen, ist durch neuere Untersuchungen zweifellos festgestellt (v. FÜRTH, H. PRZIBRAM), und es scheint, daß diese Differenzen bei den einzelnen Klassen der Wirbellosen größer sind als bei denen der Wirbeltiere. Wie nun allerdings

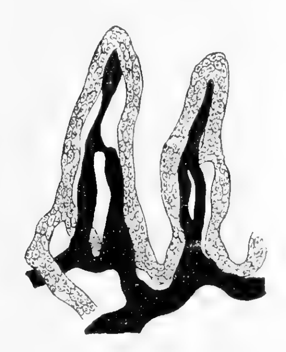




Fig. 433. *Salamandra maculata.* Zottenartige Verlängerungen der Darmschleimhaut mit Lymphgefäßen (schwarz). (Nach LEOSCHIN.)

die erwähnten morphogenetischen Reaktionen zustande kommen, darüber lassen sich zurzeit höchstens Vermutungen hegen. Man kann auf die mehrfach behauptete geringere Verdaulichkeit pflanzlicher Eiweißkörper hinweisen, mit der möglicherweise eine stärkere Sekretion oder Sekretion von stärker wirkenden Verdauungssäften einhergeht, auch kommen vielleicht qualitative und quantitative Verschiedenheiten der Spaltungsprodukte in Betracht, wodurch die Darmwand beeinflußt werden könnte; endlich weist BABÁK auch auf die Möglichkeit hin, daß die so auffällige Längenentwicklung des Darmes der mit Pflanzen- und Pflanzenproteïnen ernährten Froschlarven „als zweckmäßige Reaktion auf die allzu fremden Eiweißkörper der Nahrung“ aufzufassen sind. Wie dem nun auch sein mag, auf alle Fälle sind die Experimente BABÁKS als ein erster Versuch, die verschiedene Längenentwicklung des Darmrohres bei Fleisch- und Pflanzenfressern dem kausalen Verständnis näher zu bringen, von größtem Interesse.

Sehr charakteristisch ist das Innenrelief des Froschdarmes (*R. esculenta*). Wie bei den Fischen, fehlen auch hier eigentliche Zotten, während bei *Salamandra maculata* Gebilde vorhanden sind, die man wohl als „Zotten“ bezeichnen kann und die ein zentrales Lymphgefäß enthalten (Fig. 433). An ihre Stelle tritt beim Frosch ein System von Leisten und blattähnlichen Falten („Zotten-

blätter“ oder „Zottenleisten“ nach Langer). „In den Anfang des Drüsendarmes strahlen die Längsfalten des Pylorus ein und gehen in ein Netz von anfangs niedrigen Leisten, weiterhin höheren blattförmigen Erhebungen der Schleimhaut über, die unregelmäßig untereinander zusammenhängen und ein System von grubenartigen Einsenkungen zwischen sich fassen.“ Eine Strecke weit hinter dem Pylorus ordnen sich die Schleimhautblätter zu zwei nebeneinanderliegenden Systemen von Querleisten (vgl. Gaupp, 248). Jede derselben bildet eine halbmondförmige, mit der Konvexität magenwärts gerichtete Falte, und ist mit der nächst benachbarten durch zahlreiche sekundäre, der Längsachse des Darmes parallel gerichtete kleine Falten verbunden. Man sieht leicht, daß dieses ganze System von „Semilunarklappen“ in sehr wirksamer Weise die Rückstauung des Darminhaltes verhindern muß. Einige Zentimeter vor der Mitte des Dünndarmes verliert das eben beschriebene Faltensystem seinen regelmäßigen Charakter, indem die Querfalten allmählich niedriger und spärlicher werden und schließlich ganz verschwinden. Schließlich findet man nur noch dichtstehende Längsfalten, die unter mannigfachen Schlängelungen und Kräuselungen bis gegen den Enddarm hin verlaufen. Jedes der „Zottenblätter“ enthält eine doppelte Schicht von Blutkapillaren, je eine längs einer Blattfläche; beide münden in ein gemeinsames Randgefäß. Eine ähnliche Anordnung zeigen auch die tiefer liegenden Lymphgefäße, die in den Falten ein sehr engmaschiges Netz (Fig. 434) bilden. Drüsen fehlen der Darmschleimhaut gänzlich. Ob die Gebilde, die von einigen Autoren bei Urodelen (*Proteus, Salamandra, Necturus*) als Analoga der Lieberkühnschen Drüsen höherer Wirbeltiere beschrieben wurden (vgl. Oppel, l. c. II, p. 319 ff., Figg. 171—175) wirklich als Drüsen im gewöhnlichen Wortsinne anzusprechen sind, scheint mir höchst zweifelhaft. Bizzozeros (73) Deutung derselben als Keimstätten für das Oberflächenepithel („nidi“) hat wohl ungleich mehr Wahrscheinlichkeit für sich. Das Oberflächenepithel besteht aus Zylinderzellen, die die wichtigsten resorbierenden Elemente darstellen, und ferner aus Becherzellen, welche als einzellige Schleimdrüsen fungieren. Ganz abweichend vom Frosch besitzen die Kröten wieder wahre Zotten. Sie sind gleich unter dem Pylorus klein, werden aber später so hoch, daß ihre Länge die Breite beinahe um das Doppelte übertrifft; sie besetzen aber kaum mehr als nur das obere Drittel des Dünndarmes. (Oppel, l. c. II, p. 270.)

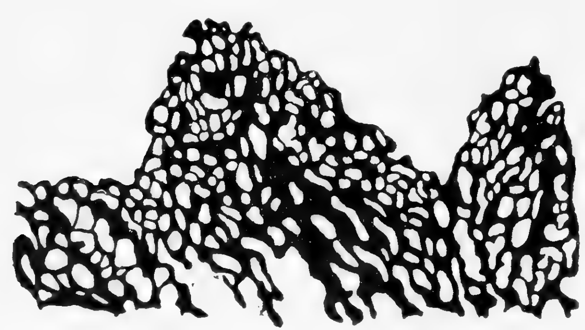


Fig. 434. *Rana temporaria.* Zwei zusammenhängende sogenannte Zotten aus dem Dünndarm mit injizierten Lymphgefäßen (nach Langer).

Verhältnismäßig einfach gestaltet ist der Darm auch bei den Reptilien. Die langgestreckten Formen (Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphisbänen) zeigen einen nur wenig gewundenen Darm, während er bei den Lacertiliern reicher gewunden ist, ein Verhalten, das sich noch mehr bei den gedrungen gebauten, breitrumpfigen Schildkröten und Krokodilen steigert. Der in eine Kloake sich öffnende Enddarm (Dickdarm) hat einen geraden Verlauf und zeigt oft eine beträchtliche Ausdehnung. Er kann in dieser Beziehung dem Dünndarm gleichkommen oder eine zweifache Biegung erfahren (Schildkröten). Sehr auffallend ist die Dicke des Enddarmes bei pflanzenfressenden Landschildkröten (*Testudo graeca*) im Vergleich zu fleischfressenden Formen (*Emys europaea*).

Andererseits ist aber die Darmlänge letzterenfalls viel größer als dort. In einem Falle betrug bei zwei etwa gleichgroßen Exemplaren der genannten Arten die Darmlänge bei *Emys* 65 cm, bei *Testudo* nur 37 cm. Offenbar ersetzt auch hier die Weite des (Dick-) Darmes die fehlende Länge. Bei den Eidechsen zeigt der Dickdarm eine wurstförmige Gestalt und nimmt den Raum zwischen Magen und Becken ein. Infolge der seitlichen Einmündung des Dünndarmes kommt es zur Bildung einer vorderen blinden Erweiterung der Andeutung eines Blinddarmes. Da seine Wände sehr dünn sind, so sieht man meist die dunkel gefärbten Exkremente durchschimmern, die er enthält. An der Uebergangsstelle in den Dickdarm bildet die stark entwickelte Ringmuskulatur eine mächtige Klappe (vgl. OPPEL, II, p. 551 f.). Eigentliche Zotten fehlen in den meisten Fällen, in der Regel erhebt sich die Schleimhaut nur in längsverlaufenden Falten, die besonders bei Geckonen (*G. fimbriatus*) sehr zahlreich und stark entwickelt sind. Selten finden sich auch Querfalten (Tubinambis). Bei einigen Ophidiern kommt ein zellenartiger Bau zur Entwicklung, dessen Entstehung nach MECKEL auf einer Kräuselung der Längsfalten beruhen soll. Nach SCHLEGEL (zit. bei OPPEL, l. c. II, p. 271) erscheint bei Schlangen die Oberfläche der Schleimhaut sammetartig durch zahlreiche kleine Fransen; bisweilen sind diese Zotten so entwickelt, daß sie ein büschelförmiges Aussehen erhalten (*Python bivittatus*). Bei *Eryx* bilden sie dichtstehende, blattförmige Papillen. Alle diese Bildungen verschwinden gegen das Ende des Dünndarmes, wo sich Längsfalten zeigen; nur bei *Python* finden sich hier Querfalten (OPPEL, l. c. II). Drüsen scheinen in der Mehrzahl der Fälle in der Schleimhaut zu fehlen (vgl. OPPEL, l. c. II, p. 323).

2. Vögel.

Ueber die allgemeinen Gestaltungsverhältnisse des Darmes der Vögel sind wir hauptsächlich durch die Arbeiten von GADOW (242) unterrichtet. Unmittelbar an den Pylorus schließt sich das Duodenum an, welches eine Schlinge bildet, die zwischen ihrem ab- und aufsteigenden Ast das Pankreas umfaßt und in der Regel bis in die Nähe des Afters herabsteigt. Die Ausführungsgänge des Pankreas und der Leber münden an sehr verschiedenen Stellen in diesen Darmabschnitt, bald nahe zusammen in dem aufsteigenden Teil gegenüber dem Pylorus, bald in der Mitte der Schlinge und weit voneinander entfernt. Es ist nicht näher untersucht, ob die Verschiedenheiten mit der Ernährungsweise zusammenhängen (vgl. später). Der lange Dünndarm ist immer in Schlingen gelegt, deren Anordnung im einzelnen eine große Mannigfaltigkeit zeigt. Während in manchen Fällen die Schlingen gerade und der Längsachse des Körpers parallel nebeneinander geordnet liegen (Fig. 435 A, Schwimmvögel und gewisse Sumpfvögel), erscheinen sie in anderen Fällen in eine oder mehrere linksgewundene Spiralen aufgerollt (Fig. 435 B, Grallae, Laridae, Columbae, Passerinae, viele Raubvögel und Papageien). Die Rasores bezeichnet GADOW als „krausdarmig“, „weil die beiden mittelsten der vier überhaupt vorhandenen Hauptschlingen, je nach der Länge des Darmes mehr oder weniger mit ihren Enden umschlagend, hufeisenförmige Doppelbogen bilden, so daß der Dünndarm sehr kraus gefaltet ist“ (besonders deutlich beim Huhn, Fig. 435 C). (GADOW.) Der Stelle entsprechend, wo der Dünndarm in den Enddarm übergeht, finden sich fast regelmäßig zwei Blinddärme (Coeca), die nur selten ganz fehlen (Papageien, Nashornvögel, Lerchen), im übrigen aber eine

außerordentlich verschiedene Entwicklung aufweisen, sowohl was ihre Länge betrifft, wie auch hinsichtlich ihrer Weite (Dicke).

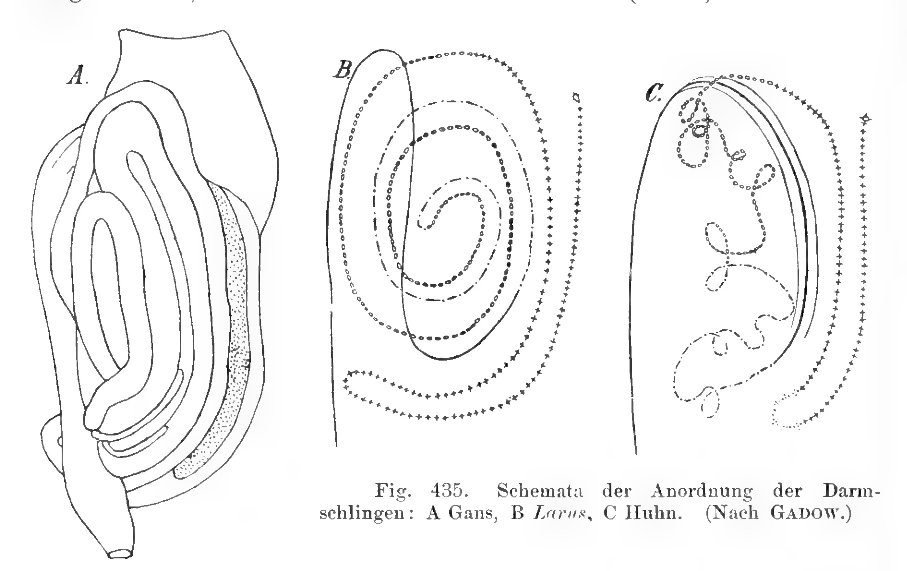


Fig. 435. Schemata der Anordnung der Darmschlingen: A Gans, B *Larus*, C Huhn. (Nach GADOW.)

GADOW nennt die Coeca stark entwickelt, wenn ihre Längssumme höchstens 5mal, dagegen schwach, wenn sie von der gesamten Darmlänge wenigstens 20mal übertroffen wird. „Bei den Adlern und Geiern sind sie äußerst klein, bei den

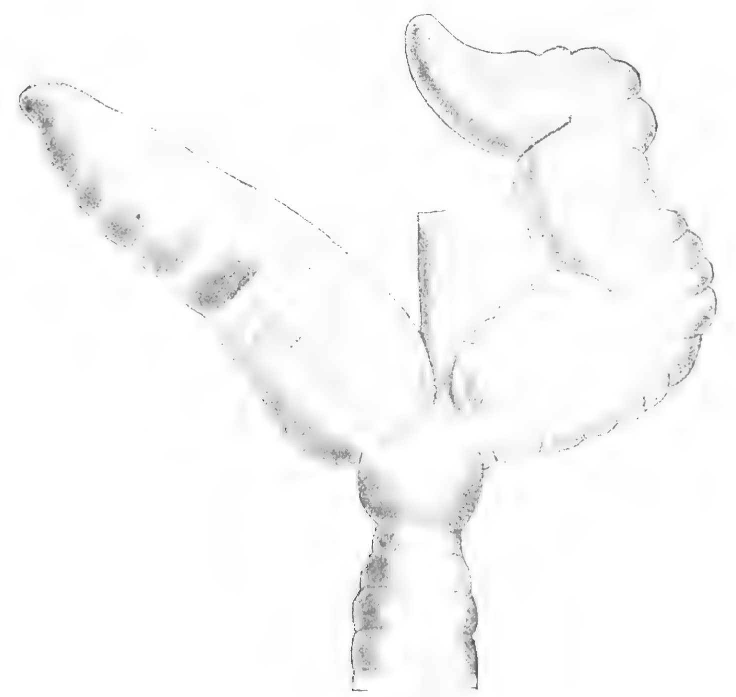


Fig. 436. *Chauna derbiana*. Blinddärme (nach GARROD).

Tauben kurz, bei den Hühnern meist ansehnlich, beim Birkhuhn sogar enorm entwickelt, und während der Kasuar keine Blinddärme besitzt, erreichen sie beim Strauß eine Länge von 2 Fuß.“ (Marshall.) Im Inneren verläuft hier eine Spiralklappe. Durch sehr entwickelte Coeca zeichnen sich auch die Grallae aus. Bei *Chauna derbiana* (Fig. 436) sind sie durch zwei Längsbänder ausgesackt und sehr geräumig. Solche Haustra zeigen sonst nur noch die Blinddärme von *Struthio* und *Rhea*. Gadow glaubte bei seinen vergleichenden Untersuchungen nachweisen zu können, daß die Größenentfaltung dieser Organe mit der Nahrung in Zusammenhang steht, indessen lehrt ein genaues Studium seiner Arbeit, daß sich vorläufig wenigstens durchgreifende Regeln nicht aufstellen lassen. Einigermaßen trifft noch die Regel zu, daß sehr lange Blinddärme eine fast ausschließliche Eigentümlichkeit pflanzenfressender oder doch vorwiegend pflanzenfressender Vögel sind und bei reinen Fleischfressern nie in solcher Entwicklung vorkommen. Mittellange finden sich aber auch bei solchen. Es ist bemerkenswert, daß auch schon bei Reptilien die pflanzenfressenden Eidechsen sich durch stärkere Entwicklung des Blinddarmes auszeichnen als fleischfressende Formen. Pagenstecher weist darauf hin, daß eine starke Ausbildung der Blinddärme „nicht bei Vegetabilienfressern im allgemeinen, sondern nur bei solchen zu erwarten ist, die diese Nahrung nicht auf Bäumen zu suchen haben und so besonders in warmen Klimaten beständiger zu finden vermögen . . . die starke Entwicklung der Blinddärme erschwert den Flug und ersetzt, indem sie bessere Ausnutzung der Nahrung gestattet, hinwieder das, was für die Nahrungsgewinnung dem Vogel durch das verringerte Flugvermögen abgeht. Blinddarmvögel sind Nutzvögel. . . . Um im einzelnen Falle die Einrichtungen mit den Leistungen in genügende Beziehung zu bringen, muß man das Ganze des Verdauungskanales und der Lebensweise berücksichtigen.“ Allein auch dann stößt man auf Schwierigkeiten. Der Kuckuck, Ziegenmelker (*Caprimulgus*) und die Nachtraubvögel haben lange Blinddärme, den ebenfalls insektenfressenden Spechten und einem Teil der Kuckucksvögel fehlen sie ganz, bei den Tagraubvögeln sind sie rudimentär. Der Dickdarm ist fast immer nur durch ein kurzes Rectum vertreten und nur beim Strauß länger. Er mündet mit einer Kreisfalte in die viel weitere Kloake, in welcher auch die Oeffnungen der Harnleiter und der Geschlechtswege liegen und die an der Rückwand eine Anhangstasche (Bursa Fabricii) besitzt, deren Bedeutung noch unklar ist.

Der Enddarm mündet nach außen in einen queren Schlitz (After), der von einem muskulösen Sphinkter umgeben ist. „Da die Vögel kein Zwerchfell und nur eine sehr schwache Bauchmuskulatur besitzen, so erfolgt die Entleerung des Kotes nicht, wie bei den Säugetieren, unter Anwendung der Bauchpresse, sondern in anderer Art durch die Respiration. Ehe das Tier seinen Kot lassen will, atmet es stark ein und die Luft tritt in die sogenannten Luftsäcke (vgl. Respiration), die ja zum Teil, und zwar in ansehnlicher Größe, in der Bauchhöhle sich befinden. Diese luftgefüllten Säcke drücken ihrerseits auf das Darmrohr und wird der Kot in demselben nach unten und, nachdem die Aftermuskeln in Tätigkeit gesetzt sind, nach außen geschoben.“ (Marshall.) Mit dem Kot wird auch der in den Harnleitern befindliche weiße breiige Harn entleert und bildet meist einen weißen, kalkähnlichen Ueberzug der Exkremente.

Was die Längenverhältnisse des Darmes im ganzen betrifft, so läßt sich im allgemeinen feststellen, daß auch hier die Pflanzenfresser gegenüber den Fleischfressern durch einen längeren Darm ausgezeichnet sind.

So verhält sich die Länge des Körpers zur Länge des Darmes beim Kauz wie 10 : 19, bei der Krähe wie 10 : 33, beim Buchfinken wie 10 : 37,5 und beim

Haushuhn wie 10:40,7. Bisweilen findet man bei nahe verwandten Arten auffallend große Unterschiede; so besitzt unter den Ratiten der Strauß die absolut wie auch die relativ größte Darmlänge unter allen Vögeln, indem sie mehr als das 20-fache der eigentlichen Rumpflänge beträgt; bei *Rhea* dagegen ist der Darm nur 7—8mal, bei *Casuarius indicus* gar nur 3—5mal länger als der Rumpf. Charakteristisch für *Struthio* ist die außerordentliche Länge und Enge des Enddarmes, für *Casuarius* die Kürze und Weite desselben. Auch individuelle Schwankungen der Darmlänge machen sich oft sehr geltend. So fand Custos (zit. bei Marshall) bei Untersuchung an 30 demselben Schlag entnommenen Tauben gleicher Rasse folgende Werte:

Darmlänge in Zentimentern	Zahl der Tauben
96—100	1
100—102	1
102—105	6
105—110	9 (Maximalzahl)
110—115	5
115—120	4
120—125	3
125—130	1
	30

Durch einen sehr kurzen, aber ziemlich weiten Darm bei fehlenden oder rudimentären Blinddärmen sind die insekten-, früchte- und cerealienfressenden Vögel ausgezeichnet. Reine Cerealienfresser besitzen dagegen in der Regel einen langen und engen Darm (ohne Blinddärme); ein langer und weiter Darm neben großen Blinddärmen findet sich bei Vögeln, welche grüne Pflanzenteile aufnehmen (Lamellirostres, Rasores, Ratitae). Ihnen kommt daher die größtmögliche Entfaltung der Darmschleimhaut zu. Auffallend und für einen ganz speziellen Einfluß der Nahrung sprechend ist es, daß die Fisch- und Aasfresser wie die Cerealienfresser einen langen, engen Darm ohne Blinddärme haben und sich dadurch scharf von den eigentlichen Raubvögeln unterscheiden, deren Darm von mittlerer Länge und dann ohne Blinddärme oder kurz und weit und dann mit langen Coecis ausgestattet ist.

In bezug auf den feineren Bau der Darmwand bei den Vögeln ist zu bemerken, daß die äußere Längsmuskelschicht nur schwach entwickelt ist, so daß man eine Zeitlang glaubte, sie fehle ganz oder vielmehr sie läge nach innen. Es hat sich aber herausgestellt, daß diese innere Längsmuskelschicht die Muscularis mucosae darstellt. Die Schleimhaut des Darmes bildet zum erstenmal bei den Vögeln echte Zotten, doch finden sich solche keineswegs in allen Fällen und werden oft durch Faltenbildungen ähnlicher Art ersetzt, wie sie bei Amphibien und Reptilien vorkommen. Wir besitzen über das Innenrelief des Darmes der Vögel und namentlich der Säugetiere eingehende Arbeiten von Bujard (96a), welche das Ziel verfolgen, Beziehungen zwischen der Beschaffenheit desselben und der Nahrung festzustellen. So wenig dies aber, wie Eggeling gezeigt hat (vgl. den Abschnitt über die Fische) für die niederste Wirbeltierklasse möglich ist, so wenig berechtigt scheinen mir auch die Verallgemeinerungen Bujards für die höheren Klassen zu sein. Es soll damit nicht gesagt sein, daß derartige Beziehungen überhaupt nicht bestehen, sondern nur, daß neben der Art der Nahrung noch eine ganze Reihe anderer Momente mit in Betracht kommen, die sich vorläufig einer genaueren Analyse entziehen.

In den meisten Fällen wird die Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche des Darmes auch bei den Vögeln noch in gleicher Weise erreicht, wie bei den Amphibien und Reptilien, nämlich durch einfache Faltenbildung. Nur sehr selten

finden sich zylindrische, fingerförmige, eigentliche Zotten, meist handelt es sich um Längsfalten, die häufig zickzackförmig verlaufen (namentlich im Enddarm) und oft durch querstehende Lamellen verbunden sind (Fig. 437 A, B). Als Beispiele für

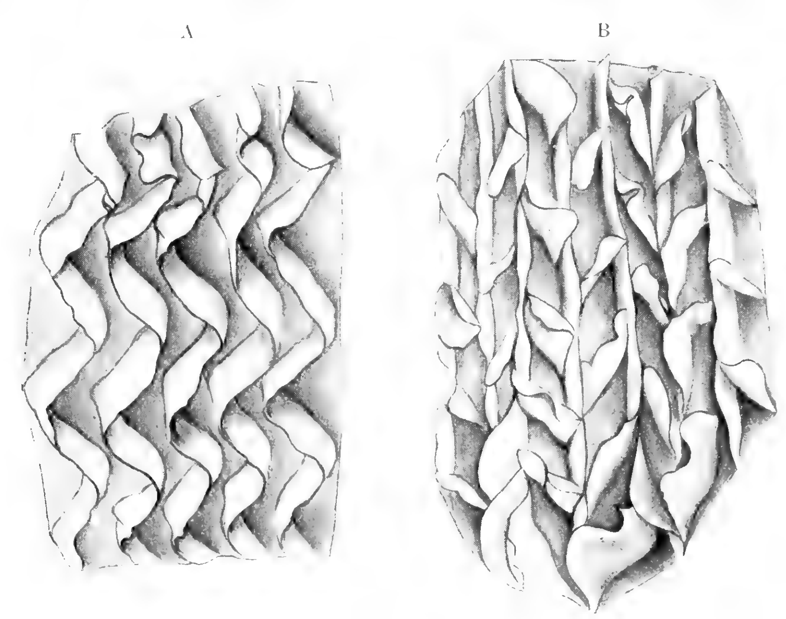
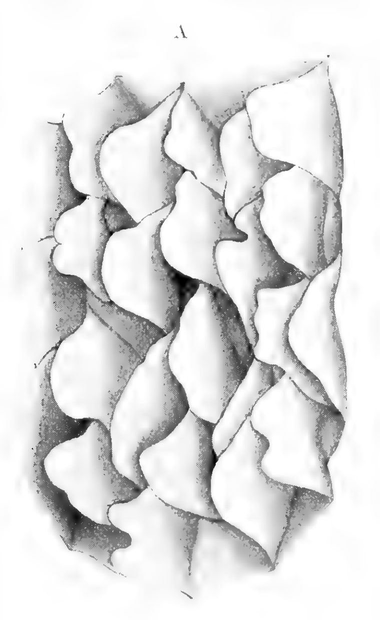


Fig. 437. Elster. Innenrelief des Darmes. A oberer Abschnitt, B unterer Abschnitt. (Nach BUJARD.)

ein solches Verhalten seien Elster, Sperling, Star, Eichelhäher und Schwalbe genannt. Bei Tauben und Hühnervögeln finden sich quergestellte, dreieckige oder zungenförmige Zotten (Fig. 438 A) von durchaus lamellösem Cha-



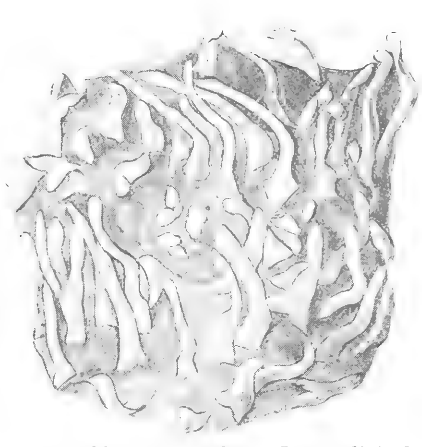


Fig. 438. A Huhn, Innenrelief des Darmes (oberer Abschnitt). B *Mergus albula*, Innenrelief des Darmes mit fingerförmigen Zotten. (Nach BUJARD.)

rakter, ein Typus, der seine höchste Entwicklung anscheinend beim Strauß erreicht, dessen Dünndarm blattförmige, sehr dünne, aber fast 0,5 cm lange, wellig wogende Zotten trägt, die in den Blinddärmen und im Enddarm fehlen. Nach Bujard hätte man diesen Typus als charakteristisch für Körnerfresser anzusehen, während fingerförmige Zotten lediglich carnivoren Vögeln zukommen sollen. In der Tat scheint dies häufig der Fall zu sein und ich gebe beistehend ein Bild der Innenfläche des oberen Dünndarmes von *Mergus albula* (Fig. 438 B) sowie die Seitenansicht der außerordentlich langen Zotten vom Falken (Fig. 439). Unter keinen Umständen kann aber die Fleischnahrung mit dieser Zottenform in unmittelbaren Zusammenhang gebracht werden, denn es fehlt nicht an typischen Körnerfressern, welche fingerförmige Zotten besitzen. So trägt nach Vogt und Yung die Schleimhaut des Duodenums und des übrigen Dünndarmes bei der Taube „zahlreiche fingerförmige Zotten, welche oft bis in die Mitte der Darmhöhle reichen“ und „sehr lang und schmal“ erscheinen. In den Blinddärmen sind sie dagegen sehr breit und in solcher Menge vorhanden, daß sie die Höhle der Coeca fast vollständig ausfüllen; andererseits wird angegeben, daß beim Weißschwanzadler (*Haliaetos albicilla*) die Zotten blattförmig gestaltet sind, und endlich finden sich bei der Gans im Dünndarm neben zylindrischen auch breitgedrückte, lamellöse, sowie kegel- und keulenförmige Zotten (vgl. Oppel, II, p. 273).

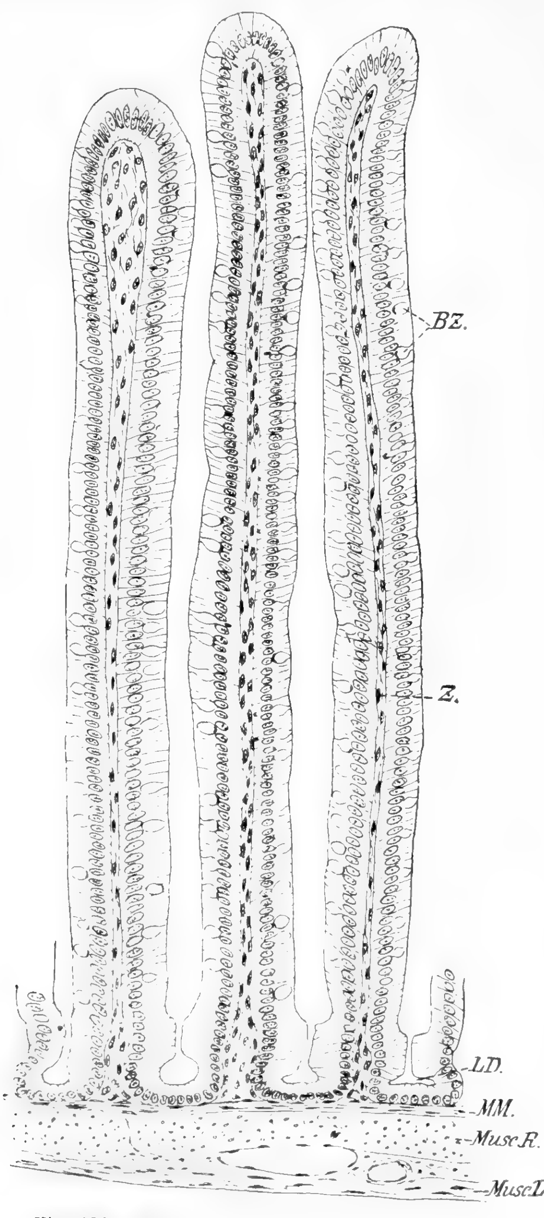


Fig. 439. Zotten aus dem Dünndarm des Falken. *BZ* Becherzellen, *LD* Lieberkühnsche Krypten. (Nach Oppel.)

Lieberkühnsche Drüsen (Krypten) sind im Darm der Vögel wohl ziemlich allgemein entwickelt, sie stellen bei der Taube nach Vogt und Yung lange, feine Schläuche dar, welche mit ihrem Grunde auf der Muscularis mucosae auf-

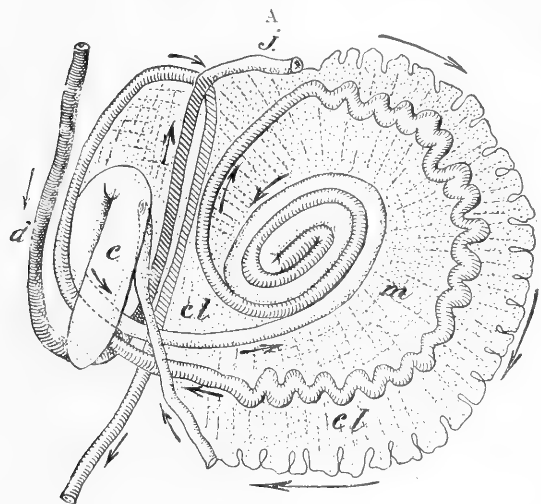
sitzen, beim Falken ganz kurze Einsenkungen zwischen den Zotten, die kaum den Namen Drüsen verdienen (Fig. 339). Das Epithel wird von großen Zylinderzellen gebildet, deren Oberfläche mit einer „Grenzschicht" überkleidet ist.

3. Säugetiere.

a) Allgemeine Anordnung und Länge des Darmes.

Die Entwicklung des Darmkanales erreicht bei den Säugetieren insofern einen höheren Grad als bei allen übrigen Wirbeltieren, als in sehr vielen Fällen auch der Enddarm an den Verdauungsprozessen im weiteren Sinne und namentlich an der Aufschließung der Pflanzennahrung in höherem Maße teilnimmt und demgemäß oft eine sehr bedeutende Längenzunahme erfährt.

Der gerade Verlauf des kurzen Enddarmes der Amphibien, Reptilien und Vögel macht dann mehr oder weniger zahlreichen Windungen des immer auch durch seine größere Dicke („Dickdarm") scharf vom Dünndarm gesonderten Enddarmes Platz. Man unterscheidet demnach zwei Abschnitte an demselben, von welchen der



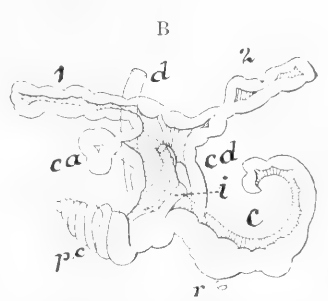


Fig. 440. A *Cervus canadensus (neonatus)*. Halbschematische Darstellung der Lage des Darmkanales. Die Pfeile deuten den Verlauf desselben in der Richtung vom Magen zum Anus an. *d* Duodenum, *j* Anfang des Dünndarmes, der weiterhin abgeschnitten ist vom Mesenterium commune (*m*) bis zur Einmündung in das Coecum (*c*). Im Mesenterium liegt das Colon (*cl*), das mit dem Coecum (*c*) beginnt. Das rücklaufende Stück des Colon sowie das C. ascendens ist gestrichelt. Letzteres biegt hinter dem Jejunum (*j*) um, um zum Becken herabzulaufen. (Nach M. WEBER.) B *Lemmus*. *c* Coecum, *pc* Paracöcalschlingen, *ca* Colon ascendens, *cd* Colon descendens, *d* Duodenum, *i* Ileum, *1* und *2* Schlingen des Colon transversum (Mesenterium gestrichelt). (Nach TULLBERG.)

erste als Colon (Dickdarm), der zweite gerade verlaufende als Rectum bezeichnet wird. Davon bildet ersteres in der Regel eine von der rechten Seite der Bauchhöhle nach vorn und von da nach links und wieder nach hinten umbiegenden Schlinge (Colonschlinge), die dann ins Rectum sich fortsetzt. Je nach der geringeren oder größeren Längenentfaltung, kann dann entweder von dem rechtsseitig gelegenen Anfang aus das Colon kopfwärts emporsteigen als C. ascendens, um dann als C. descendens direkt in der Flexura coli umzubiegen und ins Rectum überzugehen (Monotremen, manche Insectivora, einzelne Marsupialier, *Tarsius* unter den Prosimiae), oder es geschieht der Uebergang gestreckt, so daß das C. ascendens durch die Flexura coli dextra in das C. transversum und dieses durch

die Flexura coli sinistra in das C. descendens übergeht. Diesem Schema, seit langem vom Menschen bekannt, begegnen wir bei der Mehrzahl der Carnivora, Rodentia, Bartenwalen, fast allen Prosimiae und Affen. „Weiteres Längenwachstum kann dann von der Flexura coli dextra ausgehen, indem von ihrer Höhe aus das Colon eine schwanzwärts gerichtete Schlinge bildet. Häufig bildet es bei Nagern selbst mehrere parallele Schlingen nebeneinander. Auch kann es geschehen, daß die Colonschlinge bei fortgesetzter Längenzunahme durch spiralige Aufrollung Platz in der Bauchhöhle suchen muß (*Propithecus*). Ein ähnliches Colonlabyrinth findet sich auch bei den Wiederkäuern (Fig. 440 A). Hier handelt es sich aber um Schlingenbildung des aufsteigenden Teiles des Colon etwa in der Art wie bei den Dipodinae unter den Nagern, wo dieser Darmteil gleich oberhalb des Coecum eine uhrfederartig aufgerollte Schlinge bildet." (Fig. 440 B.)

So kann es geschehen, daß schließlich der Enddarm den Mitteldarm beträchtlich an Größe übertrifft. Mit der Längenzunahme geht aber in der Regel auch eine größere Weite des Lumens Hand in Hand, sowie auch eine bedeutende Vergrößerung der Oberfläche durch Bildung sogenannter „Haustra", die dadurch entstehen, daß die Längsmuskulatur sich auf mehrere schmale Bänder (Taeniae) beschränkt, zwischen denen die Haustra blasig hervortreten. Haustra

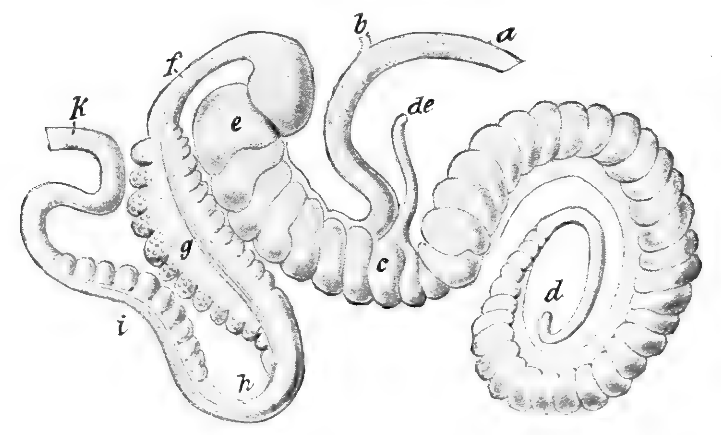


Fig. 441. *Lagomys pusillus.* *a* Dünndarm, *c* Blinddarm, *d* Ende desselben, *de* das kleine dickwandige (lymphoide) Blinddärmchen, *e* Dickdarm, *f* die folgende sich verengende Stelle des Dickdarmes, *g*, *k*, *i* weitere Fortsetzung desselben. (Nach PALLAS.)

und Tänien fehlen durchaus den Carnivoren. Auch der Blinddarm (Coecum) trägt in vielen Fällen ganz wesentlich zur Oberflächenvergrößerung bei. Er bildet bekanntlich am Uebergang des Mitteldarmes in den Enddarm eine Ausstülpung des letzteren. Sein Ende kann eine Verengerung erfahren und als Wurmfortsatz erscheinen (Appendix vermiformis, Mensch, anthropoide Affen). Der lymphoide Charakter des letzteren kann auch dem ganzen Coecum, das überhaupt sehr variabel ist, zukommen, wenn es klein bleibt und keinen Darminhalt aufnimmt. Es fehlt vollkommen den Manidae, Bradypodidae, unter den Nagern den Myoxidae, einigen Dasypodidae, den meisten Chiroptera, von den Ungulaten nur *Hippopotamus*, allen odontoceten Cetaceen, unter den Carnivoren den Procyonidae, Ursidae und Mustelidae. Man sieht, daß keine durchgreifende Beziehung zur Nahrung besteht, obwohl freilich ein großes Coecum fast allen Säugetieren zukommt, welche eine cellulosereiche Nahrung aufnehmen. Auch wird zuzugeben sein, daß eine gewisse Wechselbeziehung mit der Ausbildung des Magens bei Pflanzenfressern gegeben ist, indem beispiels-

weise bei den Ruminantia, Bradypodidae, Sirenia, Hippopotamus der komplizierte Magen ein umfangreiches Coecum ausschließt, während umgekehrt beim Pferd sich mit einfachem Magen ein mächtig entwickelter Blinddarm kombiniert. Hier wie bei vielen Nagern erscheint das Coecum als ein dem Colon ähnlicher, sogar mit Haustra versehener und manchmal spiralig gewundener Darmteil (Fig. 441). Zur Vergrößerung der Oberfläche trägt bei manchen Rodentia (Duplicidentata) noch eine Spiralfalte bei. Beim Kaninchen übertrifft das Coecum den Magen wenigstens 10mal an Inhalt (vgl. OPPEL, l. c. II, p. 575, und ELLENBERGER, 201).

„Das Coecum kann durch eine Falte vom Colon abgegrenzt oder in weitester Verbindung mit ihm sein. Diese Falte ist wohl zu scheiden von der aus der Anatomie des Menschen bekannten Darmklappe (Valvula Bauhini). Es handelt sich zwar stets um Einstülpung des Dünndarmendes in den Anfang des Enddarmes, diese kann aber statthaben in das Colon (Valvula ileo-colica) oder in das Coecum (Valvula ileo-coecalis). Endlich kann die Einstülpung an der Grenze selbst zwischen Coecum und Colon liegen. Dieselbe ruft eine zirkuläre Falte oder ein Paar Lippen hervor, wodurch die runde oder spaltförmige Oeffnung umfaßt wird.“ (M. WEBER.)

Tritt der Einfluß der Nahrung auf die morphologische Ausgestaltung des Darmes schon in der bei pflanzenfressenden Säugetieren oft enormen Entwicklung des Enddarmes ganz unverkennbar zutage, so prägt er sich nicht minder in dem Längenverhältnis des ganzen Darmkanales aus, indem auch hier im allgemeinen die Carnivoren einen kürzeren, die Herbivoren einen längeren Darm haben. Es ist aber dabei, wie MAX WEBER richtig hervorhebt, nicht zu vergessen, daß die Darmlänge durchaus nicht immer auch ein klares Bild der Darmoberfläche gibt, auf die es bei der Resorption in erster Linie ankommt. Die Entwicklung des Magens, der Umfang des Coecums und die Weite des Darmes spielen hier eine wichtige Rolle und bedingen so Ausnahmen von der Regel. So verhält sich die Länge des Darmes zu der des Körpers beim Rind wie 20:1, beim Pferd (mit großem Coecum und auffallend weitem Dickdarm) wie 12:1. Bei der carnivoren *Phoca* ist das Verhältnis wie 12:1, bei einzelnen insektivoren Chiroptera nur wie 2:1. Letzteres ist das für den Darm ungünstigste Verhältnis. Dagegen soll es unter den fleischfressenden Cetaceen bei *Pantoporia* 32:1 sein. Gerade innerhalb dieser Familie variiert es aber zwischen 15 : 1 und 4 : 1, „ohne daß es etwa mit Fressen von Fischen oder Cephalopoden, sogenannter Ichthyo- oder Tenthophagie, in Verbindung zu bringen wäre. (M. WEBER.)

b) Falten und Zotten.

Zur Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche, namentlich des Dünndarmes, tragen auch bei den Säugetieren Zotten- und Faltenbildungen mannigfacher Art bei, deren Form BUJARD (96a) wieder mit der Beschaffenheit der Nahrung in Zusammenhang bringt. Im allgemeinen herrscht bei den Herbivoren ein lamellöser Charakter, bei den Carnivoren mehr die Fingerform vor, doch besteht im einzelnen eine sehr große Mannigfaltigkeit nicht nur hinsichtlich der einzelnen Tierspecies, sondern auch bezüglich der verschiedenen Darmabschnitte eines und desselben Individuums.

Speziell bei den Wiederkäuern hängen die sehr mannigfach gestalteten blattförmigen, zum Teil mit schmalen Fortsätzen versehenen Zotten vielfach an der Basis miteinander zusammen. Beim Pferd finden sich dagegen mehr konisch gestaltete kurze und dicke Zotten mit abgeplatteter Basis. Typische Beispiele lamellöser Zotten liefern, wie die beistehenden Figuren (Fig. 442 A, B) zeigen, das Kaninchen und das Meerschweinchen. Im unteren Ileum nehmen sie sehr an Größe ab und stellen nun kleine, dreieckige Fortsätze dar, während sie im Duodenum zu Querfalten verschmelzen. Im ganzen Verlauf des Dünndarmes sehr gleichförmig gestaltete blattförmige Zotten haben auch die omnivoren Nager (Ratte). Fingerförmige Zotten in typischer Form bieten die Raubtiere (Hund, Katze). Sehr selten und, wie es scheint, nur bei niederen Formen (Insectivora: Maulwurf) finden sich an Stelle von Zotten im Zickzack verlaufende Längsfalten. Als eine bemerkenswerte Tatsache darf nicht unerwähnt bleiben, daß während des Säuglingsalters die Form der Zotten bei Vertretern der verschiedenen Säugetierordnungen durchaus übereinstimmt; es handelt sich dann immer um fingerförmig gestaltete Fortsätze der Schleimhaut, wobei allerdings, z. B. beim Meerschweinchen, die Blattform schon durch eine Verbreiterung der Basis angedeutet erscheint (Fig. 443 A, B). Bujard macht darauf aufmerksam, daß gerade in diesem Falle die Laktationsperiode sehr kurz ist und die Tierchen schon in sehr entwickeltem Zustande geboren werden.

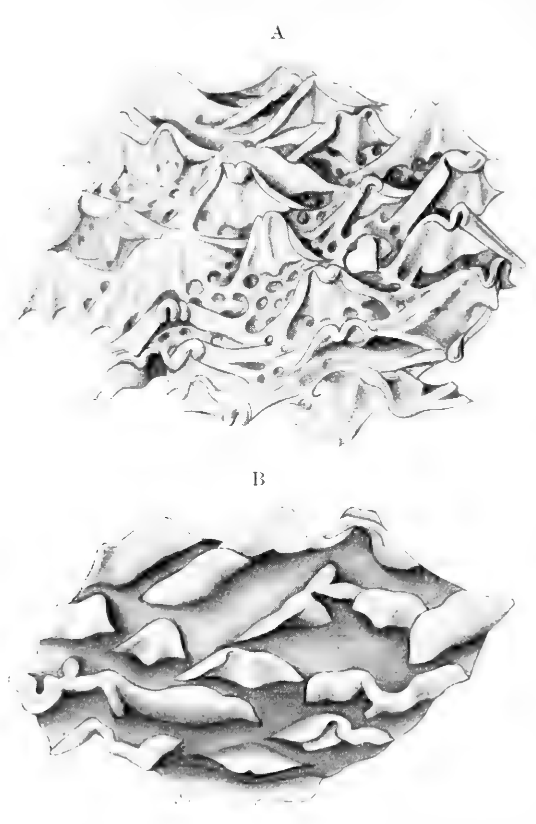


Fig. 442. Darmzotten des Duodenums: A vom Meerschweinchen, B vom Kaninchen. (Nach Bujard.)

Was den feineren Bau der Zotten betrifft, so läßt sich in allen Fällen ein gemeinsamer Grundplan erkennen. Immer finden wir im Inneren ein oder mehrere Chylusgefäße, umgeben von Bindegewebe und glatten Muskelzügen und umflochten von einem dichten Netz von Blutkapillaren, die dicht unter dem Oberflächenepithel liegen. Auf eine sehr bemerkenswerte Verschiedenheit der Entwicklung von Zottenstroma und Zottenepithel bei Fleischfressern und Pflanzenfressern hat Heidenhain (296a) aufmerksam gemacht. Bei den ersteren, deren Nahrung vorzugsweise Eiweißkörper und Fette bilden, wird das Epithel von dem Stroma an Mächtigkeit erreicht oder ein wenig übertroffen; bei den Herbivoren dagegen, die hauptsächlich Kohlehydrate verzehren, bleibt das Stroma hinter dem Epithel weit zurück. Die Anfänge der Chylusgefäße gestalten sich in den einzelnen Fällen sehr mannigfaltig. Beim

Meerschweinchen z. B. findet sich innerhalb jeder Zottenfalte ein ihre äußere Form ungefähr nachahmender Lymphbehälter, dessen außerordentliche Weite den Vergleich der Falte mit einer flachen dünnwandigen Tasche rechtfertigt. Schnitte zeigen, daß $^2/_3$ der ganzen Zottensubstanz vom Epithel gebildet werden, während

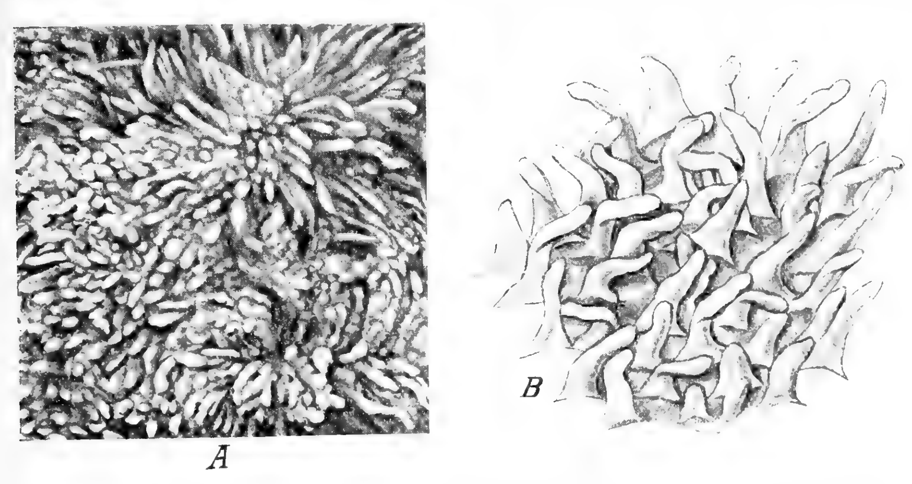


Fig. 443. Darmzotten (Ileum) vom neugeborenen Kaninchen (A) und (Duodenum) Meerschweinchen (B). (Nach BUJARD.)

das letzte Drittel das adenoïde Gewebe, die Gefäße und Muskeln umfaßt. (Graf SPEE.) Auch beim Kaninchen ist der zentrale Chylusraum sehr groß, von der Form einer in der Spitze gelegenen Ampulle (oft auch hufeisenförmig) und durch mehrere Ausläufer mit den tieferen Lymphgefäßen verbunden (Fig. 444). Bei der Maus findet sich umgekehrt an der Basis jeder Zotte eine Ampulle, aus der 3—8 Lymphkapillaren entspringen, die untereinander anastomosieren und in fingerförmige Blindsäcke endigen. Die Zotten des Kalbes sind weniger breit, das Chylusgefäß nicht von solcher Weite wie bei den Nagern, doch finden sich sonst kaum wichtige Unterschiede. Es ist klar, daß Zotten, wie die der Nager, ganz außerordentlich erweiterungsfähig sind, wenn ihr kürzerer Querdurchmesser wächst, indem die flachen Wände auseinanderrücken und der Querschnitt unter geringer Verkürzung seines längeren Durchmessers aus einer flachen in eine breitere Ellipsenform übergeht.

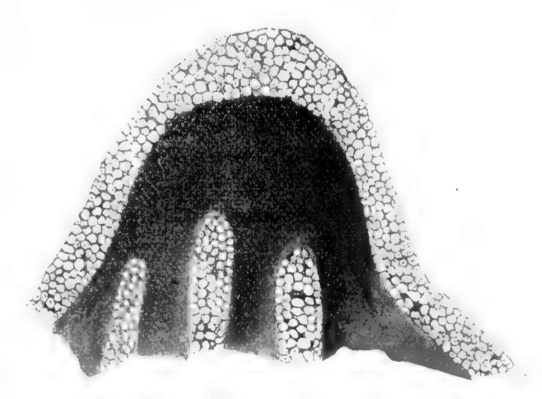


Fig. 444. Kaninchen. Eine Darmzotte mit injizierten Chylusgefäßen (nach WINIWARTER).

Für die Bedeutung der Zotten als wesentlichste Resorptionsorgane erscheint das Vorhandensein von längsverlaufenden Zügen glatter Muskeln in denselben gewiß nicht ohne Bedeutung. Sie verleihen den Zotten die Fähigkeit, aktiv ihre Gestalt zu verändern, sich zu verkürzen und wieder auszudehnen, ein Verhalten, welches

Lacauchie sowie Gruby und Delafond (Literatur findet sich zusammengestellt bei Trautmann, 629a) schon 1843 beobachtet hatten. Brücke entdeckte daraufhin glatte Muskelzellen im Zottenstroma bei Mensch, Hund, Huhn und Gans. Die späteren Untersuchungen beziehen sich fast ausschließlich auf Säugetiere, besonders den Hund. Für die übrigen Haussäugetiere liegt eine sehr eingehende Untersuchung von Trautmann (629a) vor, der zufolge der Ursprung der Zottenmuskulatur bei allen Tieren in der Muscularis mucosae liegt, von der sich Muskelfasern abzweigen, die interglandulär in der Propria mucosae in die Höhe ziehen und am Grunde jeder Zotte eine Anzahl Bündel bilden, die in der Längsrichtung und ungefähr parallel der Zottenachse verlaufen und bis dicht über den Anfang des zentralen Chylusgefäßes, also bis nahe zum freien Ende der Zotte nachweisbar bleiben. Sie liegen bei Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Hund und Katze teilweise um den Zentralkanal, teilweise sind sie im Stroma der Zotte verteilt. Die regelmäßigste Anordnung der Muskelbündel findet sich beim Hund, wo die stärkeren das zentrale Chylusgefäß umhüllen und die schwächeren im Stroma liegen. In der Regel bekommt man die Zotten in mehr oder weniger kontrahiertem Zustande zu sehen. Graf Spee erhielt ganz gestreckte Zotten nur aus Darmstücken, die erst mehrere Stunden nach dem Tode geöffnet wurden. Sie erscheinen dann als fadenähnliche lange Gebilde, die in einer Flüssigkeit wie feine Fasern flottieren. Nach Brücke soll sich bei Streckung der Zotten das zentrale Chylusgefäß erweitern und in demselben ein negativer Druck entstehen, wodurch es sich, da der Rückstrom aus tiefer liegenden Chylusgefäßen durch die Klappen verhindert ist, mit Chylus aus dem Darm fülle; dann sollte bei Kontraktion der Längsmuskeln der Inhalt in die abführenden Bahnen entleert werden. Demgegenüber vertritt Graf Spee (607b) auf Grund von Messungen der Weite des zentralen Chylusraumes der Zotten die Ansicht, „daß derselbe während der Kontraktion relativ zum Volumen der Zotte an Kubikinhalt zunimmt", woraus zu folgern wäre, „daß das Chylusgefäß während der Kontraktion der Zotte aus dem Gewebe der letzteren Resorptionsmasse aufnimmt", um dieselbe bei der Extension an die tieferen Lymphgefäße abzugeben. Für die Streckung der Zotten macht er einerseits den Blutdruck, andererseits eine gewisse Elastizität der Epithelschicht verantwortlich. Den wichtigsten Faktor für die Streckung der Zotten erblickt aber Graf Spee in der Wirkung der peristaltischen Kontraktion der Darmmuskulatur. Da die Zotten auf der Schleimhaut so dicht stehen, daß kaum ein Zwischenraum zwischen ihnen bleibt, so werden sie sich bei Verengerung des Darmrohres gegenseitig komprimieren. In der Tat konnte Graf Spee eine regelmäßige Abhängigkeit zwischen der Länge der Zotten und dem Kontraktionszustand des Darmes feststellen. Auch R. Heidenhain schloß sich der Auffassung an, daß die Zotten ihre saugende Wirkung durch Kontraktion ausüben und durch Extension den Chylus weiterbefördern, und gibt eine ausführliche Schilderung dieses Mechanismus. In der neuesten Auflage des Lehrbuches der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere von Ellenberger und Scheunert (1910) wird von der Tätigkeit der Zotten die folgende Darstellung gegeben: „Die erschlaffte und gestreckte Zotte taucht in den Darminhalt ein und beladet sich mit dem resorptionsfähigen Material. Hierauf kontrahiert sich die Zottenmuskulatur, die Zotte wird kleiner und runzelig; im Bereich des epithelialen Mantels entsteht dabei ein erhöhter Druck, während gleichzeitig im axialen Hohlraum, der sich erweitert, ein geringerer Druck herrscht. Es findet demgemäß ein Abfluß der resorbierten Lösung von dem Epithelmantel nach dem Zotteninneren statt." Man sieht, daß hier noch keineswegs genügende Klarheit herrscht und daß weitere Untersuchungen erforderlich sind, wobei vor allem auf den Bewegungsvorgang selbst zu achten wäre, den direkt zu beobachten bisher anscheinend nicht gelungen ist (vgl. auch G. Vernoni, 633b).

Bujard teilt in einer neueren Arbeit eine große Reihe von Versuchen mit,

welche darauf abzielten, durch verschiedene Fütterung an Ratten künstlich Veränderungen der Form der Darmzotten herbeizuführen. Er will in der Tat beobachtet haben, daß nach mehrmonatiger ausschließlicher Fleisch- und Milchdiät die Zotten im mittleren und unteren Ileum sich verschmälert und verlängert hatten, während sie umgekehrt bei rein pflanzlicher oder gemischter (Milch-Cellulose) Ernährung die Tendenz zeigten, breiter und kürzer zu werden. Ich muß gestehen, daß die beigegebenen photographischen Abbildungen der betreffenden Schleimhautpartien die fraglichen Verschiedenheiten nicht gerade sehr deutlich hervortreten lassen. Es dürften hier die Verhältnisse ähnlich liegen, wie beim Muskelmagen der Vögel, und ohne einen gewissen Einfluß der Nahrung leugnen zu wollen, möchte ich doch glauben, daß er sich kaum in so grob mechanischer Weise äußert, wie es Bujard annimmt. Sicher wird man ja auch die innere Oberflächengestaltung der Darmschleimhaut als eine Anpassungserscheinung an die jeweilige Ernährungsweise aufzufassen haben, aber sowenig es gelingt, einem Fleischfresser den so mächtig entwickelten Enddarm eines herbivoren Säugetieres anzuzüchten, so wenig dürfte es auch möglich sein, im individuellen Leben eingreifendere Veränderungen der resorbierenden Schleimhautfläche künstlich durch Nahrungswechsel zu erzielen. Auf alle Fälle hat aber Bujard das Verdienst, auf gewisse allgemeine Beziehungen zwischen dem Bau der Darmschleimhaut und der Art der Ernährung hingewiesen zu haben, deren Weiterverfolgung sehr erwünscht wäre.

c) Muskeln des Darmes.

Ein Wort muß noch über die Muskulatur des Darmes gesagt werden, die bei den Säugetieren, je nach der Art der Nahrung, in sehr verschiedener Weise entwickelt erscheint. Von der sehr rudimentären Ausbildung der äußeren Längsmuskelschicht bei den Vögeln war schon früher die Rede. Was die Säugetiere betrifft, so läßt sich im allgemeinen sagen, daß mit Rücksicht auf die Größenverhältnisse und die relative Kürze des Darmkanales die Fleischfresser bei weitem die stärkste Muscularis besitzen, auch kommt bei denselben (Hund, Katze) zu der äußeren Längs- und inneren Ringfaserschicht noch eine dritte, aus schräg verlaufenden Fasern bestehende Lage hinzu, welche zwischen Submucosa und Kreisfaserschicht liegt.

Genaue Messungen der Dicke der einzelnen Lagen hat bei Haussäugetieren neuerdings Trautmann (l. c.) vorgenommen. Unter den Pflanzenfressern fällt das Pferd durch seine außerordentlich starke Mitteldarmmuscularis auf, dann folgen Hund und Katze, an welche sich Rind, Schwein, Schaf und schließlich die Ziege anreihen, die die dünnste Muscularis aufweist. Sie ist hier etwa 10mal so schwach als beim Pferde. Es erscheint wohl fraglich, ob man die Ausnahmsstellung des letzteren mit der relativ geringen Entwicklung des Magens in Beziehung bringen darf. Entsprechend der Hauptbedeutung der Ringmuskeln für die Vorwärtsbewegung der fester gewordenen Darmcontenta erscheinen sie in der Mehrzahl der Fälle in den unteren Abschnitten des Dünndarmes (Ileum) bedeutend kräftiger entwickelt (Pferd, Hund, Katze und Schwein); nur eine geringe Zunahme zeigen Schaf und Ziege, während im Ileum beim Rind (dessen Exkremente breiig entleert werden) sogar eine Abnahme der Kreisfaserschicht zu beobachten ist.

Brücke verdanken wir die Entdeckung einer besonderen Muskelschicht, welche der Schleimhaut selbst angehört (Muscularis mucosae). Er beschreibt sie für den Hund in folgenden Worten: „In der ganzen Darmschleimhaut breitet sich ein Muskelsystem aus, dessen letzte Ausläufer in den Zotten endigen und dessen Hauptlager unter den Darmeigendrüsen liegt. Es besteht aus einer äußeren Längs- und

einer inneren Ringschicht; nach innen von den Ringfasern folgen unregelmäßige Faserzüge, die sich bis unmittelbar unter die Oberfläche der Darmschleimhaut erstrecken und sich auch bis in die äußersten Spitzen der Zotten verfolgen lassen." Im Gegensatz zur eigentlichen Muscularis ist die M. mucosae durch eine im Vergleich zur Ringfaserlage stärker entwickelte Längsfaserschicht ausgezeichnet. (Trautmann.) Im übrigen geht ihre Ausbildung bei den einzelnen Haussäugetieren durchaus parallel der Entwicklung der Muscularis externa, und es besteht daher ein bedeutender Unterschied zwischen den Carnivoren und Einhufern einerseits und Rind, Schaf, Ziege und Schwein andererseits. Wenn, wie aus Trautmanns Zusammenstellungen hervorgeht, Rind und Katze eine fast gleichstarke M. mucosae besitzen, so ist doch zu berücksichtigen, daß die Katze ein vergleichsweise sehr kleines Tier mit kurzem und engem Darm ist, so daß ihr eine relativ sehr dicke M. mucosae zukommt.

Bezüglich der Bedeutung der Schleimhautmuskeln sind sehr verschiedene Ansichten geäußert worden. So hat man sie mit der Ausscheidung des Sekretes der Darmdrüsen in Zusammenhang gebracht; dann wäre aber wohl zu erwarten gewesen, daß ihre Mächtigkeit in einem gewissen Verhältnis zur Dicke der Drüsenschicht steht, was nicht der Fall ist. Dagegen hat Trautmann darauf hingewiesen, daß zwischen der Zahl der Becherzellen, also dem Grade der zähen Beschaffenheit des Darmsekretes und der Stärke der M. mucosae, eine gewisse Beziehung besteht, indem die Carnivoren, die den größten Reichtum an Becherzellen haben, auch eine starke M. mucosae besitzen, während die Wiederkäuer mit einer gering entwickelten M. mucosae auch nur wenig Becherzellen besitzen.

Zieht man das Verhältnis der M. mucosae zur Dicke der Tunica muscularis externa in Betracht, so drängt sich die Vermutung auf, „daß die M. mucosae die Tunica muscularis bei der Ausübung ihrer Tätigkeit unterstützt, d. h. an den Stellen, wo die Tunica muscularis schwächer ist, also einer Unterstützung bei der Beförderung, der Durchmischung und der feineren Zerkleinerung des Darminhaltes bedarf, die M. mucosae dieses Bedürfnis erfüllt, also stärker ist und umgekehrt" (Trautmann).

Alfred Exner (222c) und Bienenfeld (69a) haben der Schleimhautmuskulatur eine wichtige Rolle als Schutzeinrichtung gegen die Verletzung durch mitverschluckte harte und spitze Körper zugeschrieben. Solche werden ja vielfach normalerweise eingeführt. Exner erwähnt einen Fall, wo bei einem Auerhahn der Kropf prall mit Kiefernadeln erfüllt war, die, bekanntlich scharf wie Nähnadeln, die Schleimhaut doch nicht verletzt hatten. Raubvögel und carnivore Säugetiere verschlucken ohne Schaden mit ihrer Nahrung spitze Knochensplitter, und Katzen und Fischottern fressen bekanntlich die Fische samt den Gräten. Auch für den Menschen sind zahlreiche Fälle bekannt, wo verschluckte Nadeln oder andere spitze Gegenstände den Darmkanal ohne Schaden passierten. Wie nun A. Exner durch Versuche am lebenden Tier gezeigt hat, kontrahiert sich die durch eine Nadelspitze gereizte Muskulatur der Schleimhaut derart, daß die gereizte Stelle anämisch wird, eine Delle bildet und dem Druck der Spitze ausweicht; die Delle ist von einem harten Wall kontrahierter Muskelbündel umgeben. Schon Brücke hatte analoge Beobachtungen gemacht, indem er beschreibt, wie beim leisen,

aber raschen Hinstreichen über die Schleimhaut mit einer geknöpften Sonde die berührte Stelle langsam einsinkt und (infolge der Zottenkontraktion) granuliert wird. EXNER gibt ausdrücklich an, daß er bei Vögeln (Taube), Reptilien (Schildkröte) und Amphibien (Frosch) ähnliche Erfolge unter gleichen Bedingungeu nicht zu erzielen vermochte. Sehr interessant ist die weiter mitgeteilte Tatsache, daß in Gelatinekapseln verfütterte Nadeln fast immer so ausgeschieden werden, daß sie mit dem Kopf voran liegen, also offenbar im Verdauungstrakt in die vorteilhafteste Lage gebracht werden können. Er stellt sich die eventuelle Umdrehung so vor, daß die in der Schleimhautstelle fixierte Spitze, die in einer relativ ruhenden Randschicht des Darminhaltes liegt, im Vorrücken behindert ist und so allmählich zu einer Wendung führt.

Zugunsten der Auffassung EXNERS scheint auf den ersten Blick der Umstand zu sprechen, daß Säugetiere, die naturgemäß Verletzungen durch verschluckte spitze Körper am meisten ausgesetzt sind (Carnivoren), auch eine relativ stark entwickelte Muscularis mucosae besitzen. Auch ließe sich darauf hinweisen, daß das gleiche für Einhufer gilt, welche spitze Körner, Disteln u. dergl. aufnehmen, die teilweise in den Darm gelangen könnten. (TRAUTMANN.)

„BIENENFELD führt zur Stütze der EXNERschen Anschauung weiterhin noch an, daß die enddarmseitigen Darmpartien eine viel schwächere M. mucosae besitzen als die magenseitigen, und führt diese angebliche Tatsache darauf zurück, daß die Ileumschleimhaut weniger einer Läsion durch spitze Gegenstände ausgesetzt sei, weil dieselben durch die Sekrete des Verdauungskanales erweicht und auf diese Weise abgestumpft oder in feste Skybala eingeschlossen werden." Diese Angabe trifft aber, wie TRAUTMANN bemerkt, für die Haussäugetiere nicht zu: „Man kann keineswegs allgemein sagen, daß die M. mucosae coecumwärts an Dicke abnimmt. Ihre Stärke nimmt im Gegenteil bei verschiedenen Tierarten zu, und bei anderen bestehen durchaus wechselnde Verhältnisse. Uebrigens ist auch die Annahme, daß die Fremdkörper im Dünndarm erweicht oder in feste Inhaltsmassen eingeschlossen würden und daß deshalb die Ileumschleimhaut mechanischen Insulten weniger ausgesetzt sei, eine recht willkürliche und wenig begründete."

Bei den Carnivoren liegt an der Basalseite der Propria mucosae im ganzen Dünndarm ein dichtes elastisches Netzwerk und Geflecht bezw. eine „Lamina elastica subglandularis", die in Schnitten bei schwacher Vergrößerung als ein homogenes gleichartiges Band erscheint. Pferd, Rind und Schwein besitzen an gleicher Stelle nur dünne Lagen elastischen Gewebes, die gegen Ende des Mitteldarmes sogar fast ganz verschwinden und bei schwacher Vergrößerung als feine Linie erscheinen. Bei Schaf und Ziege ist diese elastische Lage noch dünner und bei schwacher Vergrößerung gar nicht zu sehen. Auch diese von OPPEL als „Stratum compactum" bezeichnete Schicht, die auch im Darm verschiedener Raubfische (Hecht, Huchen, Forelle, Fig. 139, p. 240 aus OPPEL, II) sowie bei *Manis* und *Dasyurus* bekannt ist, und deren Bedeutung nach OPPEL darin liegt, „daß in ihr das gesamte Stützgewebe des Darmes seine stärkste Entwicklung, gewissermaßen sein Fundament, seine Grundlage, sein Zentrum, seinen Hauptstützpunkt findet", wird von BIENENFELD zugunsten der EXNERschen Auffassung gedeutet. Es scheint, wie er sagt, „als würde der Darm nicht nur durch die Muscularis mucosae vor Verletzungen geschützt, sondern daß, im Falle eine solche durch

Eindringen eines spitzen Körpers doch eingetreten wäre, das Durchdringen desselben bis an das Peritoneum oder gar in die Bauchhöhle durch die aponeurotische Schicht hintangehalten würde". Wie dem nun auch sein mag, jedenfalls ist die Tatsache sehr bemerkenswert, daß in den Fällen, wo die Muscularis mucosae stark entwickelt erscheint, auch das „Stratum compactum" sich durch besondere Dicke auszeichnet.

d) Darmdrüsen.

In den so mannigfaltigen Falten und Zottenbildungen des Darmes prägt sich die besondere Funktion desselben als Resorptionsorgan auf das deutlichste aus, und es muß demgegenüber scharf betont werden, daß die Bedeutung der Drüsen, soweit sie der Schleimhaut selbst angehören, sehr zurücktritt. Dies ergibt sich besonders deutlich, wenn man die Verhältnisse, wie sie bei den Vögeln und namentlich bei den Säugetieren gegeben sind, mit den bei den niederen Wirbeltierklassen vorliegenden Befunden vergleicht. Hier fehlen Darmdrüsen entweder ganz oder sie sind doch so rudimentär entwickelt, daß man die Bedeutung der als solche angesprochenen Gebilde als Drüsen nicht ohne Berechtigung bezweifelt hat. Ein solcher Zweifel kann nun freilich speziell für die Säugetiere kaum bestehen, wo sie im ganzen Verlauf des Dünndarmes nicht minder zahlreich vorkommen, als etwa im Magen. Dennoch ist auch hier der Unterschied des auskleidenden Epithels gegenüber dem Oberflächenepithel keineswegs so scharf und charakteristisch wie dort, und namentlich das oft reichliche Vorhandensein von Becherzellen innerhalb der Drüsenschläuche ließ den Gedanken aufkommen, daß es sich doch wohl nur um Einstülpungen des Oberflächenepithels (Krypten) handelt, die nach Bizzozero (73, 74) als Keimstätten (Ersatzherde) des letzteren aufzufassen wären. Die von R. Heidenhain (296a) betonte stärkere Tinktionsfähigkeit der Zottenepithelien kann ebensowenig als durchgreifender Unterschied gegenüber dem Kryptenepithel in Betracht kommen, wie die geringen Differenzen des Basalsaumes. Es lassen sich diese Verschiedenheiten ebensogut als Altersunterschiede deuten, für welche Auffassung vor allem das häufige Vorkommen von Mitosen (Zellteilungen) namentlich im Grunde der „Drüsen" spricht.

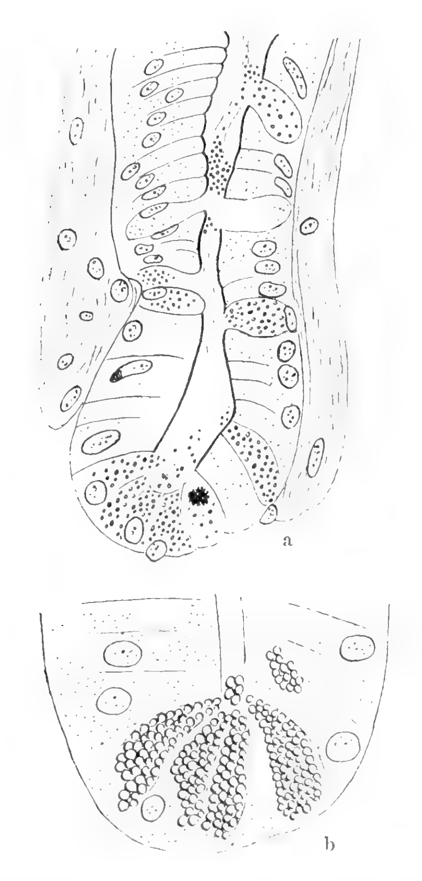
Seit Flemming, Bizzozero und Vasale (73, 74) ist auf die Lieberkühnschen Drüsen als Fundstätte für Mitosen oft und speziell auch von Heidenhain selbst aufmerksam gemacht worden. Gelungene Präparate vom Darm der Maus, welcher die schönsten Bilder liefert, „zeigen in manchen Drüsenschläuchen oft mehr in Karyokinese begriffene als ruhende Epithelkerne". Es kann, wie Heidenhain betont, nicht davon die Rede sein, diese rege Zellneubildung in den Krypten mit dem Absonderungsvorgang in Zusammenhang zu bringen. Denn Tiere (Hunde), welche mehrere Tage gefastet hatten, zeigen noch ebenso zahlreiche Mitosen, wie regelmäßig ernährte oder überfütterte. Dann bleibt aber gar keine andere Möglichkeit übrig, als daß die jungen Zellen allmählich nachrücken und zum Ersatze dienen. Dazu kommt noch, daß man auch beim Frosch und *Triton*, wo eigentliche Darmdrüsen fehlen, im Grunde der Vertiefungen zwischen den Darmfalten oder Zotten häufig ganze Nester von Mitosen im Epithel findet, während sie auf der Höhe der Schleimhautverlängerungen sehr selten sind (Fig. 175, p. 322 aus Oppel, II). Aehnlich verhält es sich bei *Salamandra*. Berücksichtigt man demnach bloß die niederen Wirbeltiere und namentlich auch gewisse schon früher besprochene Befunde im Darmkanal wirbelloser Tiere (Insekten), so dürfte die Berechtigung der Lehre Bizzozeros kaum anzu-

zweifeln sein, und wenn auch bei den Säugetieren durch die Entdeckung gewisser, gleich noch zu erwähnender Zellen in den LIEBERKÜHNschen Krypten der drüsige Charakter derselben auch im gewöhnlichen Wortsinn sehr wahrscheinlich geworden ist, so bezieht sich dies doch nur auf einen sehr kleinen Abschnitt in der Tiefe der Schläuche. Im übrigen sieht man sich aber um so mehr gezwungen, ihnen auch hier im Sinne BIZZOZEROs die Bedeutung als Ersatzherde des Oberflächenepithels zuzuschreiben, als es ja lange bekannt ist, daß dieses letztere beständig abgestoßen wird und in Menge zugrunde geht. Ich verkenne keineswegs die Schwierigkeiten, welche sich namentlich dem Verständnis des „Wanderns" der Zellen vom Drüsengrunde nach der Oberfläche entgegenstellen, indessen bestehen dieselben ja auch für die Wirbellosen, wo ein Zweifel kaum möglich ist, auch meines Wissens nicht ernstlich geäußert wurde. Es kommt dazu, daß die „Dickdarmdrüsen" sicher nur als „Krypten" aufzufassen sind, denen man höchstens insofern eine sekretorische Funktion zuschreiben darf, als sie in der Hauptsache Becherzellen enthalten und daher der gerade für diesen Abschnitt des Darmes so wichtigen Schleimproduktion dienen. Einen immerhin beachtenswerten Einwand gegen BIZZOZEROs Lehre hat OPPEL (l. c. II) erhoben, indem er darauf hinweist, daß beim Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) die LIEBERKÜHNschen Drüsen in großer Zahl in weite Räume münden, von denen aus nur ein enger Kanal zur Oberfläche führt.

Von rein physiologischen Gesichtspunkten scheint für den Drüsencharakter der LIEBERKÜHNschen Schläuche vor allem der Umstand zu sprechen, daß es ja einen „Darmsaft" gibt, dessen Entstehung das Vorhandensein von Drüsen zur notwendigen Voraussetzung zu haben scheint. „Die Epithelien der LIEBERKÜHNschen Drüsen liefern", wie OPPEL bemerkt, „in erster Linie den Darmsaft, während die Oberflächenepithelien in erster Linie resorbieren." Indessen scheint mir dieses Argument keineswegs so zwingend, wie es auf den ersten Blick zu sein scheint, denn man muß sich erinnern, daß bei sehr vielen wirbellosen Tieren (Insekten) die Absonderung eines verdauenden „Darmsaftes" nicht von mehrzelligen Drüsen, sondern vom Oberflächenepithel selbst besorgt wird, welches hier demnach nicht nur der Resorption, sondern zugleich auch der Sekretion dient. Es liegt so wenigstens im Bereiche der Möglichkeit, daß auch das Dünndarmepithel der Wirbeltiere eine ähnliche Doppelfunktion besitzt, und will man nicht eine Absonderung seitens der Mehrzahl der niederen Wirbeltiere ganz leugnen, so bleibt hier (Fische, viele Amphibien und Reptilien) in der Tat gar keine andere Annahme übrig.

Im Jahre 1888 entdeckte PANETH (489aa) im Grunde der LIEBERKÜHNschen Schläuche bei einigen Säugetieren (Maus, Ratte) eine besondere Art von Zellen, die sich durch ihren körnigen Inhalt scharf von den übrigen unterscheiden und durchaus den Eindruck sezernierender Elemente machen (Fig. 445a, b). „Die Körnchen (Granula) sind mäßig lichtbrechend, von verschiedener Größe, meistens viel größer als die Tröpfchen in den Becherzellen der Maus und selbst des *Triton*. In jeder Krypte sind manchmal mehrere, manchmal nur 1—2 Zellen von solchen Körnchen erfüllt, oder es liegen, wie es scheint, nur wenige Tröpfchen in einer Zelle." Gegen Wasser und Kalilauge sind sie resistent, lösen sich aber langsam in Alkohol und Aether, viel rascher in verdünnten Säuren. Osmiumsäure konserviert die Tröpfchen und färbt sie braun. Nach Fixierung in Pikrinsäure nehmen sie alle üblichen Farbstoffe an. NICOLAS (470a), der die Befunde PANETHs bestätigte, fand die „cellules à grains" außer bei Maus und Ratte auch bei der Fledermaus, dem Eichhörnchen und dem Menschen, desgleichen in den Furchen zwischen den

Falten des Dünndarmes bei der **Eidechse**. Stets sind diese Zellen vom Oberflächenepithel ganz verschieden. Ein Stäbchensaum fehlt immer. Mit PANETH faßt er diese Zellen als eine eigene Art Drüsenzellen auf, verschieden von den Becherzellen. Sie entleeren ihren Inhalt nachweislich in das Lumen der Schläuche. OPPEL (l. c.) fand ähnliche Zellen auch im Fundus der LIEBERKÜHNschen Krypten von *Echidna* (Fig. 445c). „Die Körnchen nehmen mit Eosin eine intensive Färbung an, so daß eine gekörnte Innenzone entsteht, die an Deutlichkeit hinter der, welche sich an den Pankreaszellen darstellen läßt, nur wenig zurücksteht.“ Das untere Ende der Drüsenschläuche setzt sich dadurch gegen das mit Becherzellen untermischte Zylinderepithel des übrigen Drüsenkörpers ziemlich scharf ab. Auch bei manchen



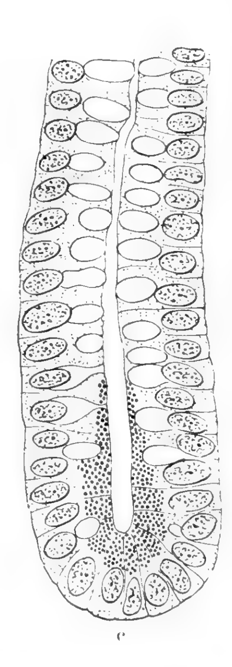


Fig. 445. a *Echidna*. Unteres Ende einer LIEBERKÜHNschen Drüse. (Nach OPPEL.) b und c Maus. PANETHsche Zellen im Grund LIEBERKÜHNscher Drüsen. b frisch, a mit Pikrinsäure fixiert. (Nach PANETH.)

Beuteltieren ist der Unterschied zwischen Oberflächen- und Drüsenepithel ein viel schärferer als bei den meisten höheren Säugern. Bei *Dasyurus hallucatus* und *Perameles* findet man in den Drüsenschläuchen niedrige Zellen, deren Plasma besonders in dem dem sehr engen Lumen zugewendeten Teil fein zerkörnt ist, so daß sie den Elementen der serösen Speicheldrüsen gleichen. Die geringe Zahl der PANETHschen Zellen, deren Verbreitung bei den Säugetieren noch näher zu untersuchen bleibt, macht es nicht wahrscheinlich, daß sie die einzigen sezernierenden Elemente der Krypten darstellen.

Wenn sich so bei den LIEBERKÜHNschen Schläuchen des Säugetierdarmes der drüsige Charakter viel schärfer ausgeprägt zeigt als

bei den niederen Wirbeltieren, so gilt dies erst recht von den sogenannten BRUNNERschen Drüsen, welche, im obersten Dünndarm gelegen, eine spezielle Eigentümlichkeit der Säugetierklasse darstellen. Sie schließen sich unmittelbar den Pylorusdrüsen an, mit denen sie wenigstens morphologisch Aehnlichkeit haben, und finden sich schon bei den niedersten Formen der Klasse (Monotremen, Marsupialier) stark entwickelt.

Bei *Ornithorhynchus* erscheinen sie am Anfang des Darmes zu einem Ringe geordnet, der eine deutliche Wulstung bildet (Fig. 412). In ähnlicher Anordnung finden sich die BRUNNERschen Drüsen auch beim Igel (OPPEL, l. c. II, p. 368, Fig. 212) und beim Maulwurf. Beim Pferd und Rind erstreckt sich ihr Verbreitungsgebiet auf mehrere Meter; beim Schaf und Schwein auf $^3/_4$ m des Dünndarmes, bei Hund und Katze nur auf 1—2 cm. Es ist daher auch, wie SCHEUNERT und GRIMMER (567) bemerken, von vornherein nicht wahrscheinlich, daß dem Sekret der Drüsen eine große Bedeutung für die Eiweißverdauung zukommt. Im allgemeinen sind daher die BRUNNERschen Drüsen bei Pflanzenfressern und Omnivoren stärker als bei Carnivoren entwickelt. Bei diesen sowie bei den Insectivoren und wohl auch einigen Chiroptera und Rodentia reichen sie nicht bis zur Einmündungsstelle des Gallenganges, und es zerfällt demnach hier das Duodenum in zwei Abschnitte, in einen zwischen Magen und Gallengang gelegenen und den Rest. Nur im ersteren finden sich BRUNNERsche Drüsen. (Vgl. die Literatur über BRUNNERsche Drüsen bei OPPEL, II, p. 338—375.)

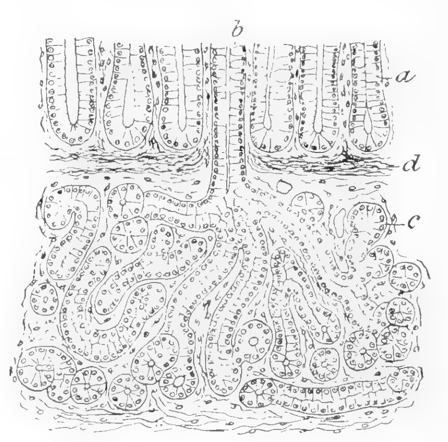


Fig. 446. Pferd. Schnitt durch den äußeren Teil der Mucosa und Submucosa des Duodenums. *a* LIEBERKÜHNsche Drüsen, *c* BRUNNERsche Drüsen, *d* Muscularis mucosae. (Nach ELLENBERGER.)

Noch heute entspricht die Beschreibung, welche seinerzeit R. HEIDENHAIN (296) vom feineren Bau der BRUNNERschen Drüsen gegeben hat, am besten den tatsächlichen Befunden. Es handelt sich um „verzweigte, sich schlängelnde, oft um ihre Längsachse gewundene und vielfach geknickte Schläuche, deren jeder seitliche Ausstülpungen bildet und in einige blind geschlossene Endsäckchen ausläuft“. Es bilden diese Drüsen daher einen gemischten Typus und stellen sozusagen Zwischenformen zwischen acinösen und tubulösen Drüsen dar, worauf auch schon SCHWALBE hinwies, der die BRUNNERschen Drüsen beim Schwein sehr genau untersucht hat (Fig. 446). Die Drüsenzellen zeigen nach fast allen Beobachtern große Aehnlichkeit mit denen der Pylorusdrüsen des Magens und enthalten wie diese in einer helleren Grundsubstanz zahlreiche Körnchen (Granula); (vgl. Fig. 203, p. 361 aus OPPEL, II.) Während sonst die die Schläuche auskleidenden Zellen durchwegs von gleicher Beschaffenheit sind, sollen die betreffenden Drüsen beim Kaninchen zweierlei verschiedene Zellen enthalten, von denen die einen in ihrem Bau den Pankreaszellen gleichen (vgl. OPPEL, II, Fig. 204, p. 363).

e) Lymphzellen und Lymphgewebe des Darmes.

Wie im Darm mancher Wirbellosen (besonders Echinodermen) Lymphzellen (Wanderzellen) oft in außerordentlicher Menge vorkommen, so findet man sie auch in der Schleimhaut des Wirbeltierdarmes in weitester Verbreitung, ja es kommt hier bei den höheren Formen auch zur Bildung von Lymphfollikeln (Noduli), die sich zu umfangreicheren sogenannten „Peyerschen Drüsen" gruppieren können (Vögel, Säugetiere). Bei der großen Wichtigkeit, welche diese Elemente aller Wahrscheinlichkeit nach für die assimilatorische Tätigkeit des Darmes besitzen, dürfte es nicht überflüssig sein, an dieser Stelle zusammenfassend über deren Verhalten im Darm der Wirbeltiere zu berichten.



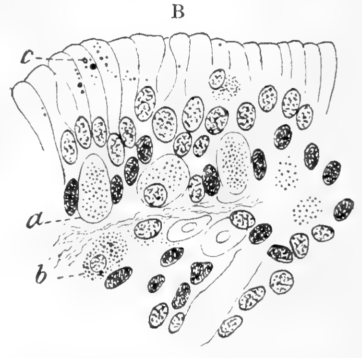


Fig. 447. *Proteus anguineus.* A Schnitt aus dem Mitteldarm; im Gewebe zahlreiche pigmentierte Wanderzellen (*a*, *b*). B Schnitt aus dem Mitteldarmpigment. Wanderzellen *a* im und *b* unter dem Eiepithel. (Nach Oppel.)

In bezug auf die Fische sei nur erwähnt, daß schon Edinger in der Schleimhaut des Fischdarmes und speziell in der Spiralklappe der Selachier reiche Lymphzellenanhäufungen beschrieben hat, aus welchen die kleinen Zellen massenhaft durch das Bindegewebe nach dem Darmlumen hin wandern sollen. Dasselbe gilt auch von den Amphibien, bei welchen es bisweilen (Frosch) zur Entstehung von Gebilden kommt, die vielleicht den solitären Darmnoduli der höheren Wirbeltiere homolog sind (vgl. Oppel, l. c. II, p. 408). Bei *Proteus* konnte Oppel (485, II) im subepithelialen Bindegewebe sowie auch im Epithel selbst zahlreiche Wanderzellen nachweisen, und zwar immer reichlicher bei wohlgenährten, namentlich in Verdauung begriffenen Tieren (Fig. 447 A, B). Viele derselben enthielten Einschlüsse verschiedener Art, wie solche auch schon von Leydig und R. Heidenhain beim Frosch und anderen Tieren beschrieben wurden. Ohne Zweifel handelt es sich um eine phagocytäre Tätigkeit der betreffenden zelligen Elemente, wofür auch schon der von Oppel hervorgehobene Umstand spricht, „daß bei *Proteus* in den Partien des Darmes, in welchen die Epithelien viel Fett enthielten, auch der Fettreichtum dieser Zellen ein sehr großer war, so daß andere Einschlüsse, welche auch hier vorhanden

waren, zurücktraten". Sowohl bei *Proteus* wie auch beim Frosch und bei manchen Reptilien (*Testudo graeca, Emys*) finden sich in der Schleimhaut des Mitteldarmes auch pigmenthaltige Wanderzellen, deren Bedeutung zunächst zweifelhaft erscheint. Bei Schildkröten ist die Mucosa oft in so hohem Grade von lymphoiden Zellen durchsetzt, daß die Struktur dadurch völlig verhüllt wird (OPPEL, l. c. II, p. 409). Während bei den niederen Wirbeltieren (Fische, Amphibien, Reptilien) die Leukocyten in der Regel zerstreut liegen, sammeln sie sich bei den Vögeln und Säugetieren vielfach in größeren und kleineren Gruppen (Noduli, Solitärfollikel), die sich ihrerseits wieder zu größeren „Inseln" vereinigen können. Bei der Gans fand BASSLINGER (39) die solitären Follikel über die ganze Peripherie des Darmrohres verbreitet, während die Gruppen (Inseln) nur an den den Anheftungsstellen des Mesenterium gegenüberliegenden Stellen sich finden. Sie kommen in allen Abschnitten des Darmes vor, selbst im Rectum und im unteren Teil des Coecum. Schon im Duodenum sehr zahlreich, werden sie im unteren Ileum am größten. Das Divertikel selbst ist ein PEYERscher Nodulus, der aber statt der gewöhnlichen Flächenform die eines hohlen Zylinders hat und fast zottenfrei ist. Die Zahl der PEYERschen Plaques der Gans beträgt für den Dünndarm 8—10, sie scheinen bei der Taube ganz zu fehlen, doch sind hier auch die solitären Follikel wenig zahlreich. Das Fehlen einer eigentlichen Submucosa im Vogeldarm bedingt eine ganz andere Form der einzelnen Lymphfollikel wie bei den Säugetieren. Sie liegen fast ausschließlich in der Lamina propria und sind (bei der Taube) von einer Höhe, die der einer Zotte nicht viel nachgibt. „Man könnte solche Knötchen geradezu mit Leukocyten gefüllte Zotten nennen." Auch bei der Gans durchbohren sie mit verschmächtigten Hälsen die innere Längsmuskelschicht, breiten sich dann zwischen den Krypten bedeutend aus und lassen ihre Cytoblastenmasse ohne irgendeine Grenze in die Zotten übergehen (Fig. 448).

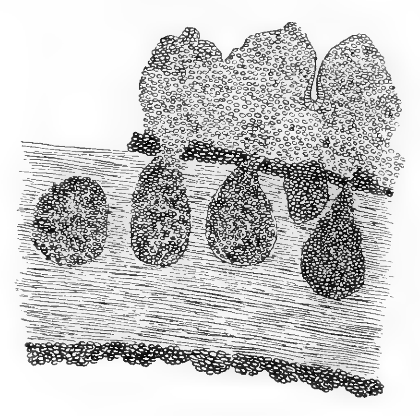


Fig. 448. Gans. Teil eines Querschnittes durch einen PEYERschen Haufen des Dünndarmes (nach BASSLINGER).

Trotz der Dürftigkeit der bisherigen Angaben über die Lymphzellen im Vogeldarm (vgl. OPPEL, II, p. 409) ist doch leicht zu ersehen, daß sie hier offenbar eine nicht minder bedeutungsvolle Rolle spielen als bei den Säugetieren, zu deren Betrachtung wir uns nun wenden.

Es will mir scheinen, daß es sich hier um Verhältnisse handelt, welche das Interesse der Physiologen bisher nicht in dem Maße gefesselt haben, wie sie es wohl verdienen. Gewiß verspricht ein eingehendes und möglichst umfassendes Studium derselben noch wichtige Aufschlüsse über viele Fragen der Resorption und Assimilation.

Das, was bei Untersuchung des feineren Baues der Grundsubstanz der Schleimhaut und speziell der Zotten im Darm der Säugetiere sofort auffällt, das ist der enorme Reichtum an zelligen Elementen vom Charakter der Lymphocyten; R. HEIDENHAIN hat deren drei verschiedene Formen als Wanderzellen, seßhafte Zellen und Phagocyten unterschieden, ohne damit behaupten zu wollen, daß es sich um artlich getrennte Elemente handelt. HOFMEISTER (314)

findet bei **verdauenden** Tieren das Zottenparenchym, sowie das subvilläre und interglanduläre Gewebe stets reichlicher von Lymphzellen durchsetzt als bei hungernden. Hier „sind dementsprechend die Zotten kürzer oder schmäler, zellenärmer, die Drüsen liegen dichter

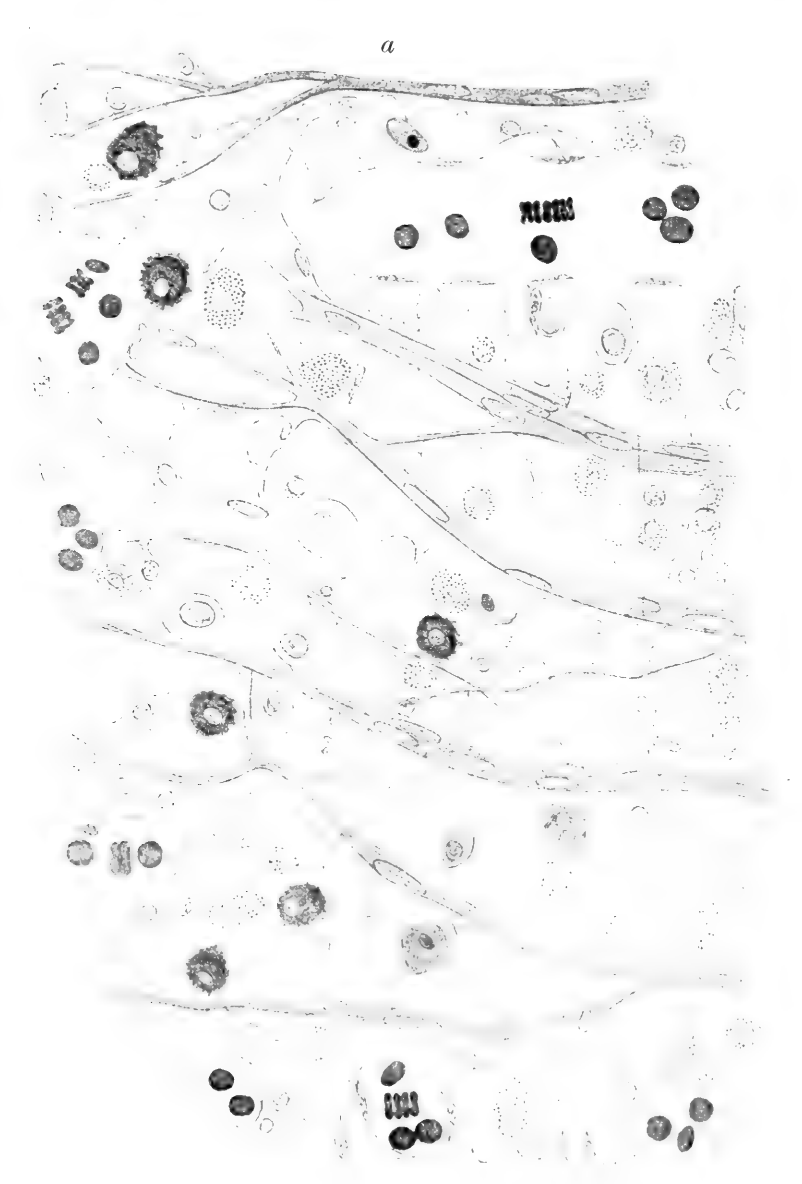
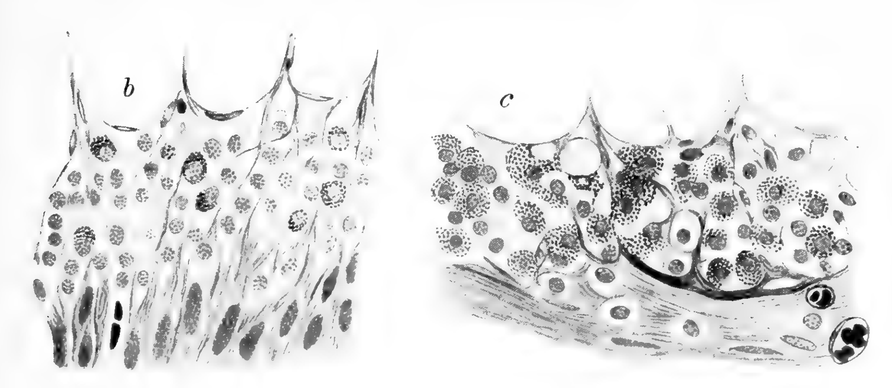


Fig. 449 a—c. a Tangentialschnitt durch die Spitze einer Hundezotte. Zeigt die von HEIDENHAIN vermittelst des EHRLICH-BIONDIschen Dreifarbgemisches unterschiedenen Leukocytenarten. Die verschiedenen Farbennuancen, welche die vier HEIDENHAINschen Zellarten bei dieser Behandlungsweise annehmen, sind durch hellere oder dunklere Abstufungen des grauen Tones angedeutet. b Hund. Subglanduläres Leukocytenlager nach 7-tägigem Hunger. c Dasselbe nach guter Fleischfütterung. (Nach R. HEIDENHAIN.)

aneinander, die subvillären Räume weisen faseriges, spärlich von Lymphzellen durchsetztes Gewebe auf, und sind diese Veränderungen um so auffälliger, je länger der Hungerzustand gedauert hatte". Im Zottenparenchym unregelmäßig zerstreut, dringen die Wanderzellen



von dort aus in größerer oder geringerer Zahl auch in die Epithelschicht ein. Heidenhain glaubt annehmen zu dürfen, daß eine solche Einwanderung durch Hunger begünstigt wird, und hält die Anwesenheit von Nahrungsmitteln im Darm für dieselbe nicht bestimmend. Er fand massenhaft Wanderzellen im Zottenepithel einer Katze, welche 4 Tage gehungert hatte, desgleichen bei einer winterschlafenden Fledermaus. Meist liegen sie in den basalen Abschnitten der Epithelzellen, doch können sie auch bis zum Basalsaum emporsteigen und gelangen mitunter in großer Menge ins Darmlumen, namentlich wenn der Darm lange leer gewesen ist (isolierte Darmschlingen) oder nach Injektion von Salzlösungen. Als Ruhezustände dieser Formen faßt Heidenhain andere unbewegliche (seßhafte) mit größeren, oft ovalen Kernen versehene Elemente auf.

Bei Anwendung bestimmter Tinktionsmethoden (Ehrlich-Biondi) lassen sich noch weitere Unterschiede der im Zottenparenchym wie auch zwischen und namentlich unter den Lieberkühnschen Drüsen vorfindlichen Lymphocyten nachweisen, und es fallen namentlich Formen auf, welche in farblosem Plasma zahlreiche rote Körnchen enthalten (Fig. 449 a) und je nach Umständen bald in der Ueberzahl vorhanden sind, bald wieder mehr oder weniger gegen die andere zurücktreten. Ellenberger (185 a) hatte diese (eosinophilen) Zellen schon lange vorher (1879) entdeckt und genau untersucht, und neuerdings hat Zitschmann (663 aa) vergleichende Studien über dieselben angestellt. Unter allen Umständen ist „das Auftreten der gekörnten Zellen an einen gewissen Tätigkeitszustand der Schleimhaut geknüpft, welcher namentlich durch anhaltend reichliche Ernährung hervorgerufen werden kann". „Tiere, die gewöhnlich ernährt sind, aber am Abend vor der Tötung noch eine große Fleischportion erhielten, zeigten um die 14—16. Stunde nach der Nahrungsaufnahme zu einer Zeit, wo die Chylusgefäße noch strotzend gefüllt sind, überaus reichliche Entwicklung der roten Körnchen sowohl in den Zotten, wie in der subglandulären Lage, so daß in der letzteren kaum eine Zelle körnchenfrei ist" (Fig. 449 c). Dagegen fehlen bei Hunden nach einer mehrtägigen Hungerzeit die rotkörnigen Zellen in den Zotten fast ganz und auch in der subglandulären Schicht finden sie sich nur spärlich (Fig. 449 b). Dabei ist die Dichtigkeit der Körnchen im Plasma eine geringere als bei normaler Ernährung. Was die Natur der roten

Körnchen betrifft, so handelt es sich sicher nicht um Fett, denn abgesehen, daß Fett sich in Säurefuchsin nicht färbt, sind sie auch unlöslich in Alkohol-Aether, Xylol etc. Erdely (221b) findet in den Darmzotten der Ratte fünf verschiedene Typen von Lymphzellen, deren relatives Zahlenverhältnis von der Ernährungsart abhängt.

In den Maschen des zwischen Epithel und zentralem Lymphgefäß der Zotten ausgespannten bindegewebigem Balkenwerks finden sich in manchen Fällen (Meerschweinchen) neben den bisher erwähnten lymphoiden Zellen auch riesige Phagocyten in Gestalt ovaler, meist leicht gelblich gefärbter Ballen, welche in ihrem Innern sehr mannigfaltige Einschlüsse enthalten, die zumeist als Reste gefressener Leukocyten und vielleicht auch roter Blutkörperchen zu deuten sein dürften. Manchmal findet man im Inneren eines Phagocyten mehrere (2—5) Leukocyten. Je auffallender in den Zotten des Meerschweinchens die bei keinem Individuum fehlenden Phagocyten sind, die hier auch im Dickdarm zwischen den Drüsen vereinzelt auftreten, um so unerwarteter ist es, daß dieselben beim Hunde wie beim Kaninchen nur ausnahmsweise und dann viel weniger entwickelt in den Zotten zu finden sind. (Heidenhain.) Dagegen kommen sie wieder reichlich beim Frosch vor, wo sie teils unter, teils zwischen den zylindrischen Epithelzellen große rundliche Gebilde darstellen, die schon am frischen Darm durch ihre gelbliche Farbe auffallen. Gerade dieses nicht regelmäßige Vorkommen erschwert die Deutung der Befunde sehr erheblich. Bei hungernden Meerschweinchen sah sie Heidenhain an manchen Stellen scharenweise ins Epithel einbrechen und dann „unter den Epithelzellen gräßliche Verwüstungen anrichten“, indem sie dieselben beiseite oder von der Oberfläche der Zottenkörper abdrängen, seitlich komprimieren und auf mannigfaltigste Art deformieren. Im ganzen erhält man den Eindruck, daß es sich hier mehr um pathologische Bildungen als um ein normales Vorkommnis handelt.

Wenn schon die große Zahl vereinzelter Lymphzellen in der Darmschleimhaut der Säugetiere nur unter der Voraussetzung verständlich wird, daß ihnen hier eine wichtige physiologische Funktion zukommt, die man wohl kaum in etwas anderem erblicken kann als in einer Beteiligung am Resorptions- und Assimilationsprozeß, so erscheint eine solche Annahme ganz unabweisbar, wenn man die ungeheuren Massen von lymphoiden Elementen berücksichtigt, welche sich am gleichen Orte in Gestalt solitärer und zu „Peyerschen Plaques“ aggregierter Follikel angehäuft finden. Was die ersteren betrifft, so ist ihre Zahl, je nach der Tierart, sehr verschieden, stets finden sie sich bei jungen Tieren zahlreicher als bei alten. Sie haben meist eine mehr oder weniger kugelige Gestalt oder sehen wohl auch wie eine Hantel aus, wenn sie die Muscularis mucosae durchbrechen und teilweise in der Submucosa, anderenteils in der Propria liegen (Fig. 450).

Vorwiegend submukös liegen die Solitärfollikel nach Trautmann (629a) bei den Carnivoren, während man beim Rinde vorzugsweise eine muköse Lage antrifft. Meist sind sie von einer dünnen Kapsel umhüllt, doch kann diese auch fehlen und dann gehen die Knötchen ohne Grenze in das umgebende Gewebe über. Was eben von den Solitärfollikeln gesagt wurde, gilt im wesentlichen auch von den zu Platten aggregierten. Sie erscheinen hier manchmal (Ziege, Kalb, Schaf und Katze) von der Umgebung scharf abgesetzt, in anderen Fällen (Rind, Hund, Kaninchen) gehen sie ineinander über (Fig. 451). An den Stellen, wo die Muscularis mucosae von den Einzelknötchen und den Knötchen der Platten durchbrochen wird, erscheint die Schleimhaut bei allen Haussäugetieren mehr oder weniger konvex vorgewölbt. Doch findet man bisweilen (Schwein, Pferd) bei den Solitärfollikeln auch

ein umgekehrtes Verhältnis, indem sich die Mucosa an der betreffenden Stelle kraterförmig einsenkt, so daß zwischen dem Follikel und dem Darmlumen eine direkte Verbindung hergestellt ist oder daß zwischen ihm und dem Lumen nur das Oberflächenepithel liegt, während Zotten und Drüsen ganz fehlen. Wenn die letzteren an der Stelle des Sitzes der Noduli noch vorhanden sind, so erscheinen sie in der Regel zur Seite gedrängt. Bei den Platten ragen sie meist zwischen die einzelnen Follikel herein. In anderen Fällen sind die Drüsen verkürzt, wenn die Einzel-

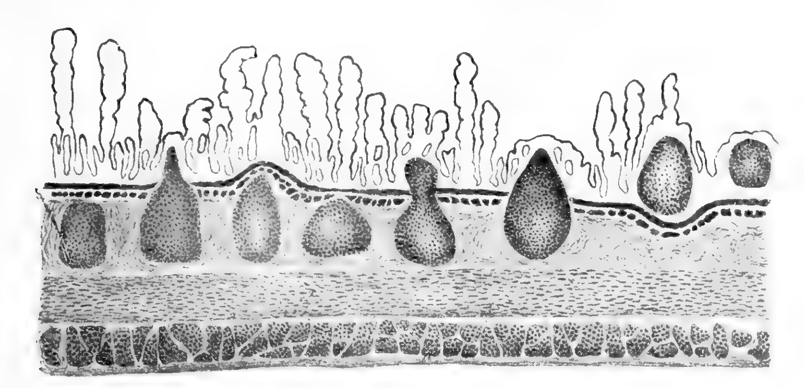


Fig. 450. Schematische Uebersicht über die verschiedenen Formen der Lymphknötchen bei den Haussäugetieren (nach TRAUTMANN).

knötchen oder Plattenknötchen nur bis in den untersten Abschnitt der Propria hineinreichen, oder man findet nur ganz kurze rudimentäre Drüsenstückchen, wenn die Noduli höher hinaufreichen. Die Drüsen neben und über den Knötchen sind meist verändert. Ihr Epithel ist reicher an Lymphzellen namentlich in den oberen zwei Dritteln der Drüsen. Besonders bemerkenswert ist das Verhalten des Oberflächenepithels im Bereiche der Einzelknötchen und Platten. Infolge massenhaft darin vorhandener Lymphzellen scheint es manchmal ganz zu fehlen, läßt sich aber dennoch in Form niedriger vierseitiger Zellen nachweisen. Man beobachtet diese

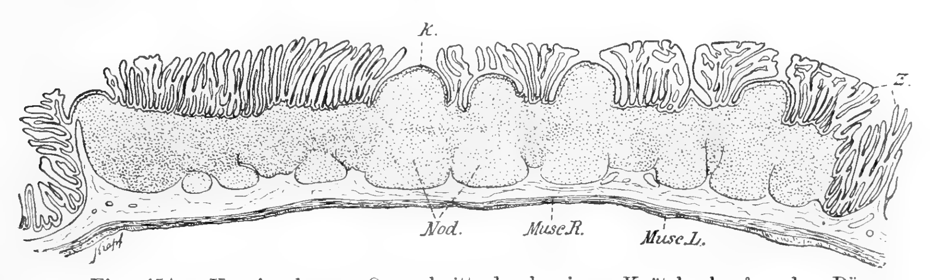


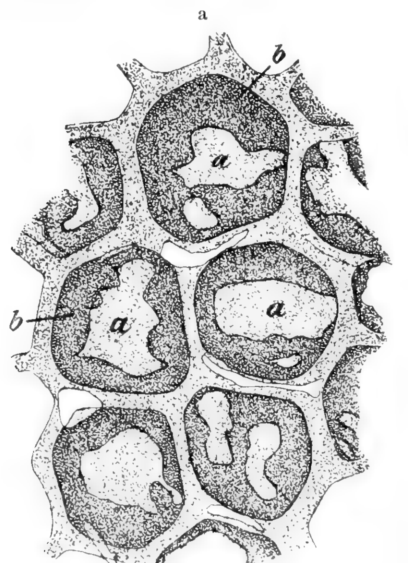
Fig. 451. Kaninchen. Querschnitt durch einen Knötchenhaufen des Dünndarmes. Rechts sind die Noduli so getroffen, daß deren Kuppen (*K*) sichtbar werden; links ist dies nicht der Fall. *Z* Zotten. (Nach OPPEL.)

Veränderungen hauptsächlich an Stellen, wo die Noduli die Darmwand nach dem Lumen hin konvex vorwölben oder wo sich die Schleimhaut am Sitze eines Follikels kraterförmig einsenkt.

Was den feineren Bau der Noduli betrifft, so ist zu erwähnen, daß sie innerhalb eines bindegewebigen Reticulums massenhaft lymphoide Zellen enthalten, während Lymphgefäße sich zwar reichlich in der Umgebung finden, aber niemals ins Innere der Knötchen selbst eindringen. Es ist seit

langem bekannt, daß die Menge der zur Verdauungszeit von den Peyerschen Haufen kommenden Lymph-(Chylus-)Gefäße größer ist als an anderen Stellen des Darmes, obschon auf ihnen die Zotten nur rudimentär entwickelt sind. (v. Ebner.) Um so bemerkenswerter ist daher das Fehlen der Lymphgefäße im Innern der Knötchen. Die beistehenden Abbildungen (Fig. 452) lassen deutlich erkennen, wie die Follikel von weiten, plattgedrückten, sinuösen und netzartig verbundenen Lymphkapillaren dicht umsponnen werden (vgl. auch Frey, Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, 1863, Taf. III—IV). An verdauenden Tieren findet man sie oft ganz erfüllt mit Leukocyten (vgl. Fig. 453c). Wie Frey und Ernst entdeckten, finden sich im Inneren der Knötchen zahlreiche, aber sehr feine Blutgefäße, die mit einem reichen, die Follikel umspinnenden Gefäßnetze zusammenhängen.

a



b

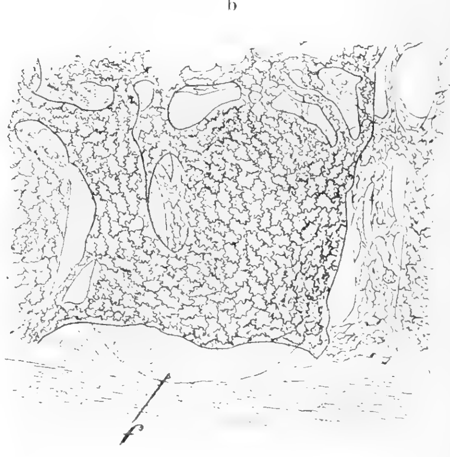


Fig. 452. a Flächenansicht der unteren Seite eines Peyerschen Haufens des Proc. vermicularis des Kaninchens. *a* freie, von Lymphsinus nicht bedeckte Teile der Follikel. *b* Lymphsinus, durch Arg. nitricum dargestellt. (Nach v. Ebner.) b Katze. Durchschnitt durch einen Peyerschen Haufen. Silberinjektion der Lymphgefäße. *f* Follikel. (Nach Kölliker.)

Unter den Haussäugetieren erscheint das Lymphgewebe am reichsten entwickelt beim Schwein und bei den Wiederkäuern, während das Pferd und die Carnivoren viel ärmer daran sind. Im allgemeinen darf es als Regel gelten, daß die Peyerschen Haufen sich im Dünndarm finden, und zwar besonders in seinem unteren Teil (Ileum). Bei allen Artiodactyla und vielen Rodentia finden sich Follikelplatten auch im Dickdarm, so beim Eichhörnchen 3 im im Coecum, 1 im Colon, bei der Maus eine große im Coecum und 1 im Colon, beim Meerschweinchen 9 im Coecum. (Ellenberger, 201.)

Beim Pferd, Rind und Schwein finden sich Lymphknötchen im ganzen Darmkanal. Im vorderen Teil des Dünndarmes und im Dickdarm kommen sie mehr vereinzelt vor. Im Jejunum und Ileum liegen sie dagegen dicht beisammen und bilden Peyersche Haufen, die beim Pferd und Schwein meist große plattenartige Flächen auf der Schleimhaut darstellen, während sie beim Rind meist 1 cm breite, sehr lange, bandartige Streifen bilden; am Ende des Ileums findet man hier eine 2—3 m lange Platte, die noch ins Coecum hineinreicht. Beim Schaf ist der letzte Nodulihaufen 1—2 m lang und reicht, wie auch beim Schwein, wo er noch länger ist, ebenfalls ins Coecum herein. Bei der Katze ist dieser letzte Haufen

8—9 cm, beim Hunde 15—20 cm lang. (ELLENBERGER.) Die Zahl der PEYERschen Platten beträgt beim Pferd in der Regel 120—150, beim Rind 40—50, beim Schaf 20—30, beim Schwein 24—30, beim Hund 15—30, bei der Katze 4—7, beim Kaninchen 4—6.

Für die physiologische Bedeutung der Noduli scheint mir vor allem der Umstand von Wichtigkeit zu sein, daß sie, wie FLEMMING (227b) gezeigt hat, Brutstätten der Neubildung von Lymphzellen durch mitotische Teilung sind. Er fand in den PEYERschen Knötchen des Kaninchenblinddarmes an einem Schnitt mitunter viele Dutzende von Kernteilungsfiguren. HOFMEISTER (314) machte ganz entsprechende Beobachtungen bei Katzen. Man wird daher wohl kaum fehlgehen, wenn man nicht nur die in der näheren Umgebung der Noduli vorfindlichen Lymphzellen, sondern zum Teil auch die, welche, wie schon gezeigt wurde, allenthalben in der Mucosa des Darmes als Wanderzellen verbreitet sind, als aus jenen Keimlagern herstammend ansieht. Freilich erscheint es trotz des reichlichen Vorkommens von Mitosen in den Follikeln wohl ausgeschlossen, daß alle die zahllosen Lymphzellen der Schleimhaut aus den Knötchen stammen, zumal ja diese letzteren in ausgedehnten Strecken ganz fehlen. Man sieht sich so zu der Annahme gedrängt, daß in der Darmschleimhaut auch extrafollikulär Lymphzellenbildung in größerem Maße erfolgen kann, was nach HOFMEISTER in der Tat der Fall ist. Er vergleicht geradezu das adenoïde Gewebe des Darmes vom Magen bis zur Ileocöcalklappe „einer großen schlauchförmigen Lymphdrüse, in welche die epithelialen Drüsen eingesenkt sind. Der Nachweis, daß darin an fast jedem beliebigen Punkte Neubildung von Lymphzellen vor sich gehen kann“, läßt diesen Vergleich immerhin gerechtfertigt erscheinen. OPPEL (l. c. II, p. 421) legt der Fähigkeit der aktiv beweglichen Lymphzellen, zu „wandern“, große Bedeutung bei. „Sie ermöglicht ihnen, dorthin zu gelangen, wo sie ihre Tätigkeit ausüben, und dies ist weder in den Noduli, noch im Darmlumen, noch im Epithel, noch in den Blutgefäßen, sondern im Gewebe der Mucosa, der Darmzotten, kurz dort, wo Nahrungsstoffe zur Aufnahme gelangen. An diese Stoffe ist ihre Tätigkeit gebunden, sei es nun, daß man (wie OPPEL meint) den Hauptwert darauf zu legen hat, daß sie diese Stoffe an Ort und Stelle umwandeln, oder daß es ihre höchste Aufgabe wäre, diese Stoffe fortzuschleppen.“ Gibt man dies zu, so kann es nicht auffallen, daß Wanderzellen auch an Ort und Stelle gebildet werden und daß es zur Entwicklung und Anhäufung der Wanderzellen bildenden Noduli im Darm kommt. OPPEL faßt seine Anschauung in folgenden Sätzen zusammen: „Leukocyten liegt die Umbildung des aufgenommenen Nährmateriales ob; Leukocyten gehen dem Nährmaterial bis an die äußerste Grenze entgegen; dem Zug der Leukocyten folgen deren Bildungsstätten (die Noduli).“

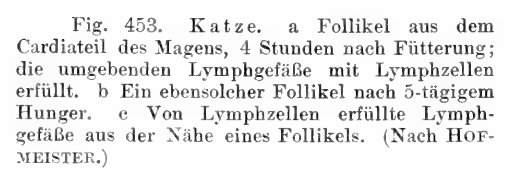
Will man nun freilich mit diesen ziemlich allgemein gehaltenen Sätzen einen bestimmteren Sinn verbinden, so stößt man zurzeit noch auf die allergrößten Schwierigkeiten. Es ist ohne weiteres klar, daß von den im Darm zur Resorption gelangenden Stoffen eigentlich nur die Eiweißkörper in Frage kommen könnten, wenn man die Annahme machen wollte, daß die Lymphocyten an der Assimilation beteiligt sind, soweit sich eine solche etwa schon in der Darmschleimhaut ab-

spielt. Denn von ihnen resp. ihren nächsten Verdauungsprodukten (Albumosen, Peptone) weiß man, daß sie als solche bereits in der Schleimhaut verschwinden, ohne daß sie im Blute oder der abfließenden Lymphe (Chylus) nachweisbar sind. Der Zucker dagegen wird fast ausschließlich vom Blute aufgenommen und der Leber zugeführt, während das Fett schließlich in den Chylus gelangt.

Hält man sich nur an das Tatsächliche, so ist schon vor langer Zeit von Heidenhain und Ebstein (172) festgestellt worden, daß das Gewebe zwischen den Lab- und Pylorusdrüsen der Magenschleimhaut bei verdauenden Hunden im Durchschnitt reichlicher von Lymphzellen durchsetzt ist als bei hungernden. Vor allem aber verdienen Beobachtungen von Hofmeister an der Darmschleimhaut eingehendere






Fig. 453. Katze. a Follikel aus dem Cardiateil des Magens, 4 Stunden nach Fütterung; die umgebenden Lymphgefäße mit Lymphzellen erfüllt. b Ein ebensolcher Follikel nach 5-tägigem Hunger. c Von Lymphzellen erfüllte Lymphgefäße aus der Nähe eines Follikels. (Nach Hofmeister.)

Berücksichtigung, als ihnen bisher zuteil geworden ist. Er untersuchte vornehmlich Katzen, von denen die einen reichlich mit Fleisch gefüttert wurden, während die anderen einige (1—6) Tage hungerten. Bei diesen letzteren war schon im Magen die subglanduläre Schicht des adenoïden Gewebes schmäler und viel zellenärmer als bei verdauenden Tieren. Wo Lymphfollikel vorhanden waren, erschienen sie bei Hungertieren schmal, wie abgemagert, mit relativ wenig Zellen, während sie anderenfalls breitovale oder kugelige Gestalt zeigen und strotzend von Zellen erfüllt sind. Die nächste Umgebung der Knötchen erweist sich ferner bei verdauenden Tieren stets reich von Lymphzellen durchsetzt und man findet auch die abführenden Lymphgefäße dicht mit solchen erfüllt (Fig. 453). Im Dünndarm (Jejunum und Ileum) äußert sich der Einfluß der Nahrungsentziehung in sehr augenfälliger Weise an den Lymphknoten der Peyerschen Haufen. Bei gut genährten Tieren stellen die Follikel dicht nebeneinander-

stehende, mehr oder weniger über die Schleimhautfläche hervortretende Bildungen dar. Beim Hungertier sind sie in die Submucosa zurückgesunken und von der übrigen Schleimhaut kaum zu unterscheiden. Entfernt man die Muscularis über einer Plaque, so daß die Unterseite der Follikel bloßgelegt ist, so erscheinen dieselben beim gefütterten Tier von graulicher Farbe und glasiger Beschaffenheit, sticht man sie mit einer feinen Nadel an, so tritt aus ihnen eine relativ reichliche Menge einer zellenreichen, hellmilchigen Flüssigkeit hervor. Beim Hungertier sind bei gleicher Betrachtung die stark verkleinerten Follikel durch weiße, mehr oder minder breite Grenzschichten voneinander geschieden, so daß die Platte ein weißnetziges Aussehen besitzt. Beim Anstechen gelingt es nur mit Schwierigkeit, etwas wässerige, spärliche Lymphzellen enthaltende Flüssigkeit zu gewinnen." (HOFMEISTER.) Querschnitte lassen leicht erkennen (Fig. 454), daß die so auffällige Schrumpfung der Follikel im Hungerzustand auf eine offenbar sehr beträchtliche Verminderung des Zellenmateriales in denselben zurückzuführen ist. Auch am Dickdarm, namentlich in den Follikeln des Wurmfortsatzes, lassen sich entsprechende Veränderungen nachweisen.

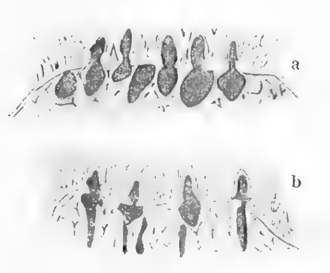


Fig. 454. a Querschnitt durch den im Dünndarm an der Cöcalklappe gelegenen PEYERschen Nodolus von einer mäßig gut genährten Katze. b Derselbe von einer seit 15 Tagen abstinierenden Katze. (Nach HOFMEISTER.)

Die naheliegende Annahme, daß die „Verdauungsleukocytose" der Darmschleimhaut darauf beruht, daß Wanderzellen, chemotropisch angelockt durch gewisse Verdauungsprodukte, sich dort in größerer Menge ansammeln, wird durch die schon erwähnte Tatsache widerlegt, daß in der Schleimhaut selbst, und zwar nicht nur in den Follikeln, sondern auch extrafollikulär eine reichliche Neubildung von Lymphzellen stattfindet. Auch bestehen wesentliche histologische Differenzen zwischen den Leukocyten des Blutes und denen der Mucosa, indem die ersteren fast ausnahmslos multinukleär, die letzteren dagegen einkernig sind. (HOFMEISTER.)

Unter allen Umständen steht fest, daß zwischen der Massenentwicklung des lymphoiden Gewebes in der Schleimhaut des Darmes bezw. der Zahl der frei vorhandenen Lymphzellen und den funktionell verschiedenen Zuständen des Verdauungstraktus ganz ausgesprochene Wechselbeziehungen bestehen. Es handelt sich daher nur um die Frage, welcher Art dieselben sind. Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß resorbierte Peptone in der Darmschleimhaut als solche verschwinden, hatte HOFMEISTER seinerzeit die Ansicht ausgesprochen, daß sie hier, und zwar unter Vermittlung der Lymphzellen, eine Rückverwandlung in genuine Eiweißkörper erfahren. Die zahlreichen mitotischen Teilungen faßte er auf als bedingt durch den reichlichen Zustrom von Ernährungsmaterial; die Zellen sollten dann in den Säftestrom geraten und die aufgenommenen Eiweißstoffe an die Organe verteilen, etwa wie die roten Blutkörperchen den Sauerstoff. Schon R. HEIDENHAIN hat diese Hypothese als unhaltbar bezeichnet, und zurzeit darf sie wohl als völlig widerlegt gelten. Wenn die Leukocyten bei der Umwandlung der Peptone überhaupt eine Rolle spielen

— und es ist höchst wahrscheinlich, daß sie es tun — dann muß sie, wie Heidenhain sagt, jedenfalls anderer Art sein, als Hofmeister es sich vorstellt. Als eine Möglichkeit sei hier nur kurz angedeutet, daß sie vielleicht an der Bildung des von Cohnheim in der Darmschleimhaut entdeckten peptolytischen Fermentes (des Erepsins) beteiligt sind. Auch hat man sie für die Bildung der sogenannten „Enterokinase" verantwortlich gemacht. Dem stehen allerdings Beobachtungen von Ellenberger (201) entgegen. Für die assimilatorische Bedeutung des lymphoiden Gewebes spricht auch der von Ellenberger betonte Umstand, daß seine Entwicklung in Beziehung steht zum Wachstum der Tiere.

B. Pankreas und Pankreasverdauung.

Die Bedeutung des Darmes als Verdauungsorgan liegt, wie schon hervorgehoben wurde, nicht sowohl in den von ihm selbst erzeugten Absonderungen, sondern darin, daß sich die Sekrete äußerer Drüsen in ihn ergießen, die, allen Wirbeltieren gemeinsam, gleich hinter dem Magen in das Duodenum münden. Es erscheint daher am Platze, die Besprechung der chemischen Verdauungsarbeit des Darmes mit der des Pankreas zu beginnen, welches, wie sich Cohnheim ausdrückt, den Dünndarm so recht eigentlich zum „Zentrum der Verdauung" macht.

1. Anatomisches.

Was zunächst Form und Lage der „Bauchspeicheldrüse" betrifft, so war schon früher von den sehr komplizierten Verhältnissen die Rede, welche sich bei den Fischen, speziell bei den Teleostiern, finden, die dazu geführt haben, ihnen ein Pankreas überhaupt abzusprechen. Bei allen übrigen Wirbeltieren stellt das ausgebildete Pankreas bei aller Verschiedenheit im einzelnen ein bandartig plattes, oft stark gelapptes Gebilde dar, welches seiner Hauptmasse nach gewöhnlich in der Duodenalfalte liegt (vgl. Oppel, III, p. 836). Als Beispiel für die Amphibien gebe ich beistehend eine Abbildung der reichgelappten Drüse vom Frosch (Fig. 455). Die Ausführungsgänge, die in wechselnder Zahl vorkommen, münden nicht direkt in den Darm, sondern in den Ductus choledochus, der den ventralen Teil des Pankreas durchsetzt und auf seinem Weg durch die Drüse jene Gänge aufnimmt (vgl. Gaupp, 248). Bei den Urodelen finden sich oft zwei voneinander getrennte Mündungsstellen von Pankreasausführungsgängen, eine vordere dicht hinter dem Pylorus gelegene und eine hintere, an welcher Ductus pancreatici in wechselnder Kombination mit dem Ductus choledochus münden (Oppel, l. c. p. 787). Auch bei vielen Reptilien liegen die Mündungen der Pankreas- und Leberausführungsgänge dicht beisammen. Bei *Lacerta* stellt der Hauptteil des Pankreas ein längliches Band vor, das sich weit nach vorn erstreckt, bis unmittelbar an den Hals der Gallenblase. Bei fleischfressenden Schildkröten soll das Pankreas viel breiter und dicker sein als bei pflanzenfressenden. Bei den Vögeln erscheint die Drüse in den meisten Fällen zweilappig, seltener ein- bis dreilappig. Die Zahl der Ausführungsgänge schwankt zwischen 1—3, stimmt aber nicht immer mit der Lappenzahl überein. Bei der Taube finden sich nach Langendorff (373) gewöhnlich 3 Ausführungsgänge, mitunter 4, seltener 2. In langem Verlauf ziehen sie zur aufsteigenden Partie der Darmschlinge, ohne sich je miteinander zu verbinden. Der oberste Gang sammelt das Sekret des hinteren Drüsenlappens, die beiden unteren Gänge entstammen dem Vorderteil der Drüse, die in ihrer Totalität etwa die Form

eines ovalen, langgestreckten Manschettenknopfes besitzt. Nach LEYDIG sitzen den Gängen von Stelle zu Stelle kleine Knötchen an, die sich mikroskopisch als kleine Drüschen vom Bau des Pankreas erweisen. Bezüglich der Einmündung der Ausführungsgänge des Pankreas und der Leber bei den Vögeln gibt OPPEL (l. c.) an, „daß zuerst der Ductus hepato-entericus, zuletzt der Ductus cystico-entericus und teilweise vor ihnen die Ductus pancreatici münden“. Bei **Säugetieren**, namentlich bei Nagern, kann das Pankreas durch grobe Lappung (Arborisation) eine räumlich große Ausbreitung erfahren. Beim **Hund** erscheint es kompakt zweilappig, mit zwei Ausführungsgängen, welche

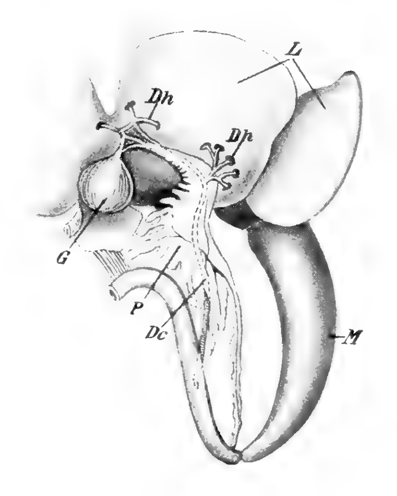


Fig. 455. **Frosch.** Pankreas (*P*) mit Ductus choledochus (*Dc*) und D. hepatici (*Dh*). Der D. choledochus ist, soweit er im Pankreas verläuft, punktiert. *G* Gallenblase, *L* Leber, *M* Magen. (Nach WIEDERSHEIM.)

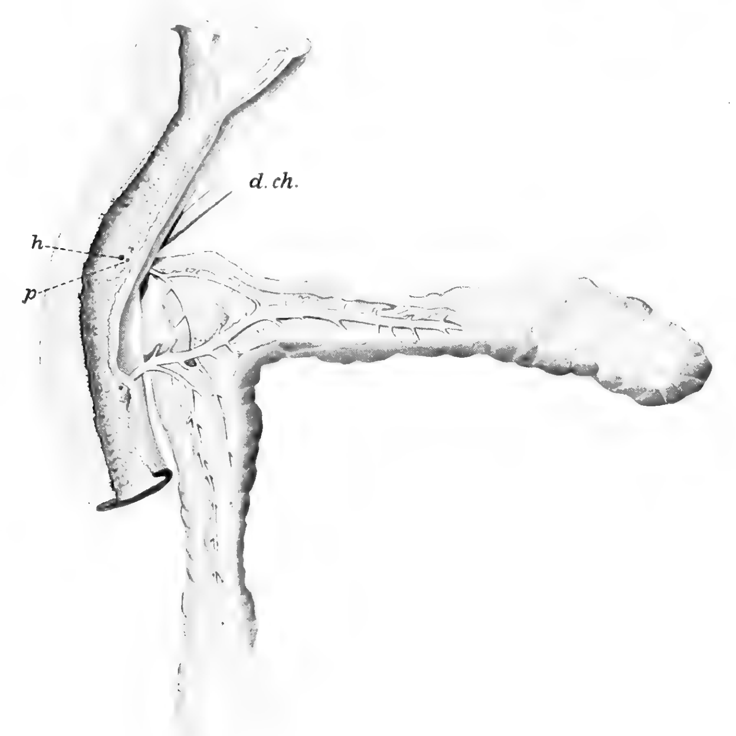


Fig. 456. **Hund.** Pankreas mit den zwei Ausführungsgängen: der obere (*p*) mündet dicht beim Leberausführgang (*h*). (Nach CL. BERNARD.)

im Inneren der Drüse zusammenhängen und gleich hinter dem Pylorus in das Anfangsstück des Duodenums münden (Fig. 456). Demgegenüber zeigt das Kaninchen ein reich verzweigtes Pankreas, dessen Ausführungsgang sich erst weit unten (30—50 cm hinter dem Pylorus) in den Darm einsenkt (Fig. 457). Die Drüsensubstanz liegt im Mesenterium in so dünner Schicht ausgebreitet, daß sie der mikroskopischen Untersuchung ohne weiteres, und zwar sogar am lebenden Tier, zugänglich erscheint. Auf die betreffenden Beobachtungen von Kühne und Lea (369 b) wird später noch zurückzukommen sein. Bei der Ratte verbindet sich der pankreatische Gang schon vor seiner Mündung mit dem Gallengang. Mehrfach wurde betont, daß die Bauchspeicheldrüse bei Fleischfressern beträchtlich größeren Umfang erreicht als bei Pflanzenfressern. Nach Bidder und Schmidt (65) beträgt das Gewicht der Drüse beim Kaninchen nur $^1/_{600}$, beim Hund und der Katze $^1/_{300}$ des Körpergewichtes. Langendorff (373) fand es bei der Taube auffallend groß ($^1/_{87}$ bis $^1/_{126}$). Weniger umfangreich erscheint es bei Hühnern, Enten und der Gans. Im allgemeinen scheint das Pankreas bei den von Vegetabilien lebenden Vögeln, besonders bei Körnerfressern, umgekehrt wie bei Säugetieren, größer zu sein als bei Fleischfressern; so wiegt nach Marshall (428) die Drüse bei einem mittleren Haushuhn 40 g, bei dem etwa gleichgroßen Habicht aber nur 15 g.

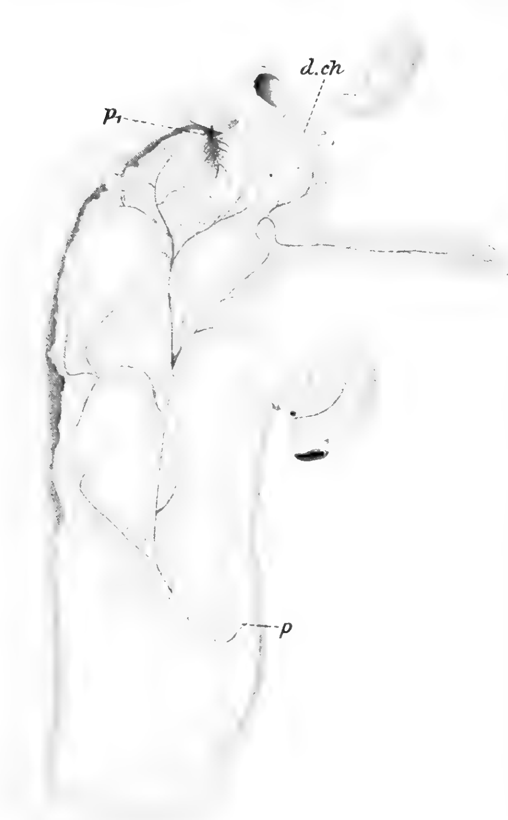


Fig. 457. Kaninchen. Das reich verzweigte Pankreas mit dem sehr weit unten gelegenen Ausführgang (p). Ein nicht konstanter kleiner Gang (p_1) mündet in den Ductus choledochus (*d. ch.*). (Nach Cl. Bernard.)

Sehr gleichförmig gestaltet sich der feinere Bau des Pankreas. Es besitzt durchweg den Charakter einer tubulösen Drüse (von vielen Autoren wird es als acinös bezeichnet), deren oft an den Enden erweiterte Kanälchen (Endtubuli, Acini) von einem sehr charakteristischen Epithel ausgekleidet werden. Von den Beziehungen der Ausführungsgänge zu diesen drüsigen Endstücken, mit denen sie durch „Schaltstücke" verbunden sind, mögen die beistehenden Schemata nach Stöhr (Fig. 458 A) und Maziarsky (458 B) eine Vorstellung geben. Sie beziehen sich zwar nur auf den Menschen, doch besteht nach den Beobachtungen von Ramón y Cajal und Sala (Oppel, l. c. III, p. 776) bei allen Wirbeltieren ein sehr gleichmäßiges Verhalten der Pankreasausführgänge zu den Drüsenacini und deren Zellen; mittels Silberimprägnation nach Golgi läßt sich zeigen, daß sich die Schaltstücke im Innern der Endtubuli (oder Acini) in ähnlicher Weise in „Sekretkapillaren" auflösen, wie es für die serösen Speicheldrüsen schon geschildert wurde (Fig. 459).

Von dem axialen Lumen der Tubuli gehen feine Gänge (Endröhrchen DOGIELS) ab, welche sich zwischen die sezernierenden Zellen einsenken und mit anscheinend intracellular gelegenen rundlichen „Sekretvakuolen" in Zusammenhang stehen.

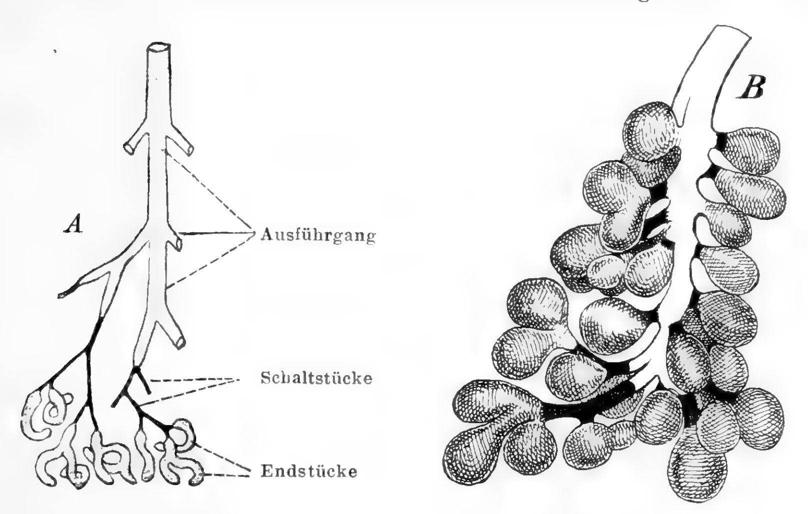


Fig. 458. A Schema eines Läppchens des menschlichen Pankreas (nach STÖHR). B Dasselbe nach MAZIARSKI (Schaltstücke schwarz, Ausführungsgänge hell).

Der Hauptausführungsgang, welcher sich bei den Vögeln durch besondere Dicke der Wand (besonders beim Huhn) und eine stark entwickelte Muskelschicht auszeichnet, erscheint von einem mit Becherzellen untermischten Zylinderepithel ausgekleidet, das in den feineren Gängen niedriger wird und in den Schaltstücken einem Epithel aus spindelförmigen Zellen Platz macht, die sich als „centroacinäre Zellen" bis ins Innere der Tubuli erstrecken, oder, wie OPPEL meint, überhaupt nur Teile des Ausführungsganges darstellen.

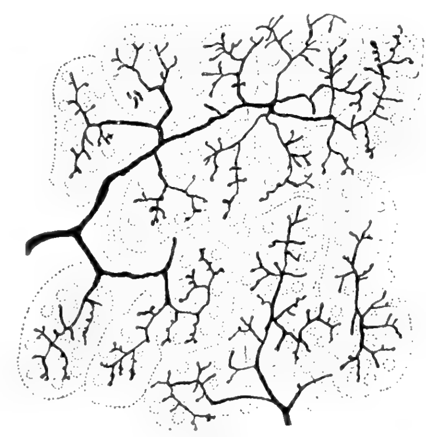


Fig. 459. Frosch. Pankreas. Darstellung der Drüsengänge nach der Silbermethode. (Nach RAMÓN Y CAJAL.)

Die Elemente des eigentlichen Drüsenepithels zeigen in überaus typischer Weise die charakteristischen Eigentümlichkeiten fermentproduzierender Zellen. „Von ungefähr kegelförmiger Gestalt, zeigt jede Zelle im ganz frischen Zustande eine helle, scheinbar homogene, der Membrana propria zugewendete Außenzone und eine dunkelkörnige, dem Lumen des Schlauches zugekehrte Innenzone." (R. HEIDENHAIN.) An der Grenze beider liegt der Kern, bald mehr der einen, bald der anderen Abteilung angehörend (Fig. 460 A, B, C). Die Außenzone färbt sich an Alkoholpräparaten mit Karmin, die körnige Innenzone nicht. Die erstere läßt oft schon im frischen Zustande eine zarte, fädige oder faserige Struktur erkennen, die allerdings niemals so deutlich hervortritt, wie etwa an den Zellen der Speichelröhren oder der gewundenen Nierenkanälchen. ALTMANN beschreibt in der Basalzone der Pankreaszellen der Maus geschlängelte Fädchen, welche MICHAELIS (441 aa) bei Anwendung von Janusgrün in solcher Menge darstellen

konnte, daß er die betreffenden Zellabschnitte „mit Stäbchen und Fädchen gleichsam wie mit Bacillen übersät“ fand. Aehnliches beobachtete er auch beim Frosch und namentlich beim *Triton*. Die Fäden waren oft ring- oder hakenförmig zusammengebogen. Wenn man die von Mathews (430a) mitgeteilten Bilder betrachtet (Fig. 461 A—D), so gewinnt man den Eindruck, daß jene fädigen Strukturelemente bei Amphibien besonders deutlich ausgeprägt sind. Eine andere Frage ist es freilich, ob alles das, was als „Fäden“ in den Zellen des Pankreas beschrieben wurde, funktionell als gleichbedeutend gelten darf.

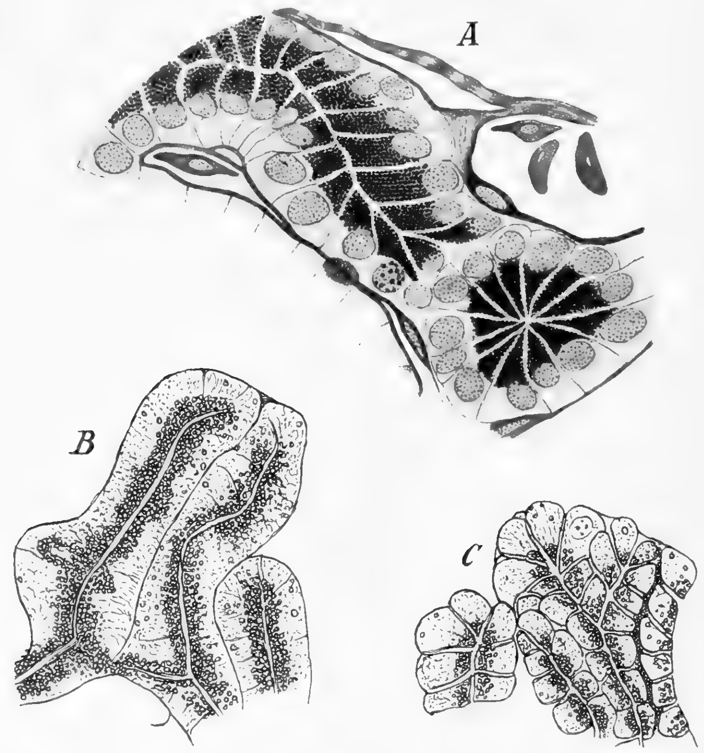


Fig. 460. A *Proteus anguineus*. Pankreas (Hungerzustand). (Nach Oppel.) B und C Kaninchen. Pankreas, lebensfrisch. B ruhend, C im tätigen Zustande. (Nach Kühne und Lea.)

Als „Basalfilamente“ (Solger) oder „Ergastoplasmafäden“ haben namentlich französische Autoren (Garnier) ähnliche Fadenstrukturen, wie im Pankreas, auch bei anderen Drüsenzellen (Speicheldrüsen, Milchdrüse) bezeichnet, welche „verdickte Partien des Plasmanetzes darstellen und sich durch ihre Affinität zu basischen Farben auszeichnen ... ihre Form ist sehr variabel. Im Zusammenhang mit den Balken des Cytoplasmas stehend, haben sie die Gestalt dicker unregelmäßiger Fasern mit eckigen Konturen, dicht mit feineren, hauptsächlich transversalen Anastomosen besetzt. Die Hauptrichtung der Basalfilamente entspricht der Längsrichtung der Zelle. Sie sind meistens in der nächsten Nähe des Kernes gelagert.“ Die Verwirrung auf diesem Gebiete wird noch dadurch gesteigert, daß die in Rede stehenden Fadenstrukturen mit ebenfalls noch ganz rätselhaften, als „Nebenkern“ bezeichneten Gebilden in den Pankreaszellen in Zusammenhang gebracht worden sind. Nach Nussbaum (481) finden sich in der Außenzone der

Pankreaszellen bei *Salamandra maculata* namentlich nach voraufgegangener Fütterung eigenartige, ovale oder spiralig gedrehte, wohl auch lockig gewundene Körper in Ein- oder Mehrzahl, die er mit dem obigen Namen belegte. OGATA (484 a) und mit ihm eine Anzahl anderer Autoren haben die als Nebenkern bezeichneten Gebilde als Produkte des eigentlichen Kernes aufgefaßt, während andere einen nukleären Ursprung auf das entschiedenste bestritten. In völlig ausgebildeter Form sieht der „Nebenkern" („Pseudokern" nach K. MÜLLER, „Randkörperchen" nach LEYDIG) wie ein dichter Knäuel gewundener und durchflochtener Plasmafäden aus; das Zentrum des Knäuels ist ziemlich homogen und von eigentümlicher Färbbarkeit, wodurch die Fäden ihre Herkunft aus den Basalfilamenten verraten. (GURWITSCH.) Von der angeblichen Beziehung der Nebenkerne zum Sekretionsakt wird noch später die Rede sein.

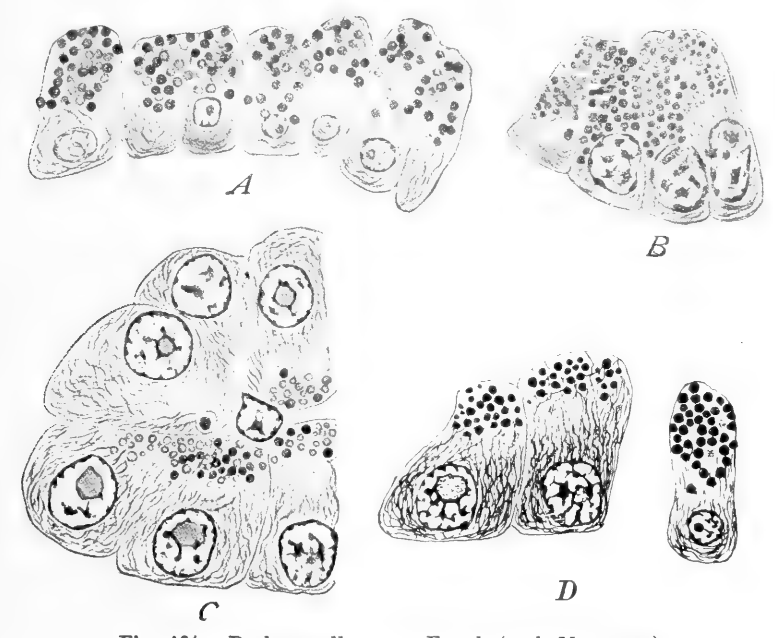


Fig. 461. Pankreaszellen vom Frosch (nach MATHEWS).

Wenn es sich hier noch um sehr fragwürdige histologische Einzelheiten handelt, so sind wir um so besser über die Bedeutung der für die Innenzone der Pankreaszellen aller Wirbeltiere so charakteristischen „Granula" orientiert. Von den älteren Beobachtern wurden diese stark lichtbrechenden Körnchen für Fettröpfchen angesehen (KÖLLIKER, LEYDIG, HENLE, LANGERHANS). Erst die klassischen Untersuchungen R. HEIDENHAINS haben der heutigen Auffassung derselben als Material für die Bildung der Drüsenfermente den Boden bereitet (Zymogenkörnchen). Gegen ihre Fettnatur spricht schon der Umstand, daß sie gegen Wasser sehr empfindlich sind und sich darin nach vorausgehender Quellung rasch lösen. Wie bei den entsprechenden Granulis der Speicheldrüsen handelt es sich auch hier um äußerst vergängliche Gebilde, die sich nur schwer konservieren lassen. (Sehr geeignet hierzu erweist sich die Methode von ALTMANN; vgl. seine Abbildungen auf Taf. VII, VIII und XXX seines Buches.) Von den Beziehungen dieser Körnchen zur Sekretbildung wird noch später die Rede sein.

Hier ist noch einer auffallenden Struktureigentümlichkeit des Pankreas zu gedenken, welche in physiologischer Hinsicht allerdings noch ganz dunkel erscheint.

Im Jahre 1869 entdeckte LANGERHANS im Inneren der Drüse beim Kaninchen zerstreute rundliche Anhäufungen kleiner Zellen, die später von KÜHNE und LEA (369b) als „intertubuläre Zellhaufen" bezeichnet wurden. Sie treten auch im Hundepankreas an Alkoholpräparaten, die mit Karmin gefärbt sind, als beinahe farblose Inseln deutlich hervor. Nach DIAMARE (157a) sind sie bei Fleischfressern (Hund, Katze) viel kleiner als bei Nagern. Beim Maulwurf, Igel und Meerschweinchen herrschen kugelige Formen vor. Beim Kaninchen haben diese durch die ganze Drüse zerstreuten Zellhaufen sehr verschiedene Größe (bis 2 mm Durchmesser) und erscheinen im Lebenden als trübere Stellen, etwa Sagokörnern vergleichbar. Auf Schnitten in Alkohol gehärteter Drüsen sind die Stellen sehr scharf gegen das eigentliche Drüsengewebe abgegrenzt und aus dicht gedrängten Zellen, die erheblich kleiner als die Drüsenzellen und meist polyedrisch gegeneinander

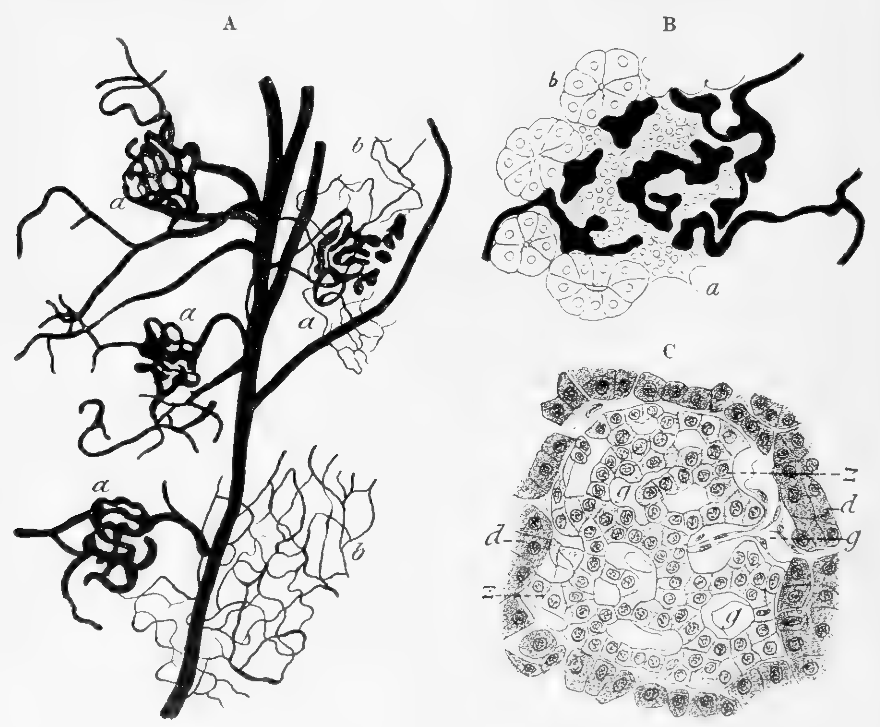


Fig. 462. A Kaninchen. Injizierte Gefäße aus dem Pankreas. *a a* Glomeruli, *b b* Netze feiner Kapillaren der Drüsenläppchen. B Kaninchen. Ein injizierter „intertubulärer Zellhaufen" (*a*), *b* gewöhnliche Pankreasschläuche. (Nach KÜHNE und LEA.) C *Macacus rhesus*. Schnitt durch einen „intertubulären Zellhaufen" des Pankreas. *d* Drüsenzellen der Umgebung, *g* Blutkapillaren, *z* Zellenstränge des Haufens. (Nach V. EBNER.)

abgeflacht sind, zusammengesetzt. Besondere Eigentümlichkeiten zeigen die zu den intertubulären Zellhaufen gehörenden Blutgefäße. Wie KÜHNE und LEA zeigten, werden dieselben nicht nur von engeren, sondern auch von auffällig weiten Gefäßen umsponnen, so daß man an Gefäßglomeruli und zirkumskripte Wundernetze erinnert wird (Fig. 462 A, B). Dies gilt nicht nur für Säugetiere, sondern nach V. EBNER (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8, p. 498) auch für den Frosch. Die Blutgefäße sind durch die Zellenhaufen so hindurchgesteckt, daß die Zellen jene von allen Seiten umgeben, ähnlich wie die Leberzellen die Blutkapillaren der Leberläppchen. An

Durchschnitten erscheinen die Zellen nach Art eines Netzes geordnet, dessen Maschen die Blutgefäßquerschnitte darstellen (Fig. 462 C). In der Regel schieben sich zwischen je zwei benachbarte Blutgefäße mehrere Zellreihen ein; es läßt sich aber bei Säugetieren und besonders schön bei Amphibien (*Siredon*) beobachten, daß mitunter eine einzige Zellreihe den Raum zwischen zwei Blutkapillaren ausfüllt, wodurch eine und dieselbe Zelle an zwei entgegengesetzten Seiten mit Blutgefäßen in Berührung tritt. Obschon nun Sekretgänge zwischen den Zellsträngen nicht nachweisbar sind, so scheinen mir doch schon die eben geschilderten Beziehungen zu den Gefäßen sehr entschieden zugunsten der epithelialen (drüsigen) Natur der betreffenden Elemente zu sprechen. Daß die intertubulären Zellhaufen Gebilde darstellen, denen eine wichtige Funktion obliegt, geht schon daraus hervor,

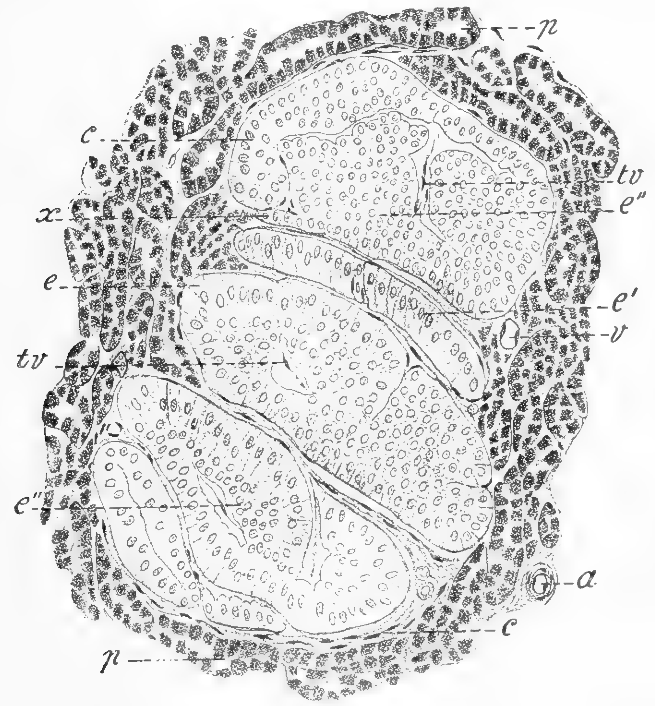


Fig. 463. Huhn. Intertubulärer Zellhaufen aus dem kleinen Pankreas. *p* Pankreasgewebe, *e*, *e''*, *e'* Zellstränge des intertubulären Zellhaufens, *tv* Gefäße. (Nach Renaut.)

daß sich dieselben, wenn auch nicht überall in gleicher Ausbildung, in der ganzen Wirbeltierreihe finden. Im kleinen Pankreas des Huhnes sind sie durch besondere Größe und typischen Bau ausgezeichnet (Fig. 463). Gianelli und Giacomini (250 a) finden bei allen von ihnen untersuchten Reptilien intertubuläre Zellhaufen. Manchmal (*Lacerta*) nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt, sind sie in anderen Fällen (*Varanus*, *Elaphis*) von beträchtlicher Größe (1—2 mm Durchmesser). Während sie sich bei den Sauriern überall finden, sind sie bei Ophidiern auf den der Milz benachbarten Teil des Pankreas beschränkt. Bei der Viper beschreibt sie Laguesse als Stränge von hohen Zellen, die um Blutkapillaren radiär angeordnet sind; sie sollen sehr kleine, glänzend gelbe Körnchen enthalten, welche mit den Granulis der Pankreaszellen nicht identisch sind. v. Ebner (Oppel, III. p. 812) hat intertubuläre Zellhaufen beim Frosch beschrieben. Sehr ausgedehnte

Untersuchungen, die sich auch auf die Klasse der Fische erstrecken, verdanken wir namentlich auch Diamare (157 a). Er betont, daß die fraglichen Gebilde bei Reptilien (*Elaphis, Zamenis, Vipera, Lacerta*) vom Pankreasgewebe durchaus verschieden sind, und hier wie auch bei Vögeln (Huhn, Taube, Ente u. a.) aus sehr gefäßreichen, soliden Epithelsträngen bestehen. Wenn schon in bezug auf die histologische Struktur der intertubulären Zellhaufen die Ansichten sehr auseinandergehen, so gilt dies erst recht bezüglich der funktionellen Deutung derselben. So betrachtet sie R. Heidenhain lediglich als Teile der Drüse, deren Zellen „sich durch besonders starke Entwicklung der körnigen Innenzone" auszeichnen sollen. Andere haben sie als „Reste embryonalen Gewebes" oder als „Lymphfollikel" aufgefaßt. v. Ebner scheinen sie einige Aehnlichkeit mit gewissen Blutgefäßdrüsen (Nebenniere, Hypophyse) zu haben, eine Ansicht, die auch von physiologischen Gesichtspunkten vieles für sich hat, wenn man berücksichtigt, daß das Pankreas ja sicher zu den Organen mit „innerer Sekretion" zählt. Jedenfalls handelt es sich weder um lymphoides Gewebe noch um modifizierte Pankreasschläuche, sondern um Organe sui generis, die in der Drüse eingeschlossen liegen.

Heiberg (293 a) hat neuerdings darauf hingewiesen, daß die Langerhansschen Inseln im Pankreasgewebe nicht gleichmäßig verteilt sind.

2. Der Pankreassaft.

a) Physikalische und chemische Eigenschaften.

Die Schwierigkeiten, welche der Gewinnung reinen und vor allem normalen Pankreassaftes entgegenstehen, sind noch erheblich größer als beim Magen und sind, soweit es sich um den Hund handelt, eigentlich erst von Pawlow völlig überwunden worden. Nachdem schon im 17. Jahrhundert Regnier de Graf den Versuch gemacht hatte, das Sekret der Drüse aus dem durchschnittenen Ausführungsgang zu gewinnen, war es doch erst Cl. Bernard, der mit Erfolg eine Pankreasfistel anlegte, indem er eine silberne Kanüle in den Gang einführte. Den ausfließenden Saft beschreibt er als eine „visköse" Flüssigkeit, „die sich nicht leicht mit dem Blute der Umgebung mischt, sondern isoliert bleibt, etwa wie Oel oder eine starke Gummilösung". Meist war die Saftmenge sehr gering oder es floß überhaupt keiner aus, obschon sich das Tier (Hund, Katze) in voller Verdauung befand. Da solche „temporäre" Fisteln oft kein normales Sekret liefern, so haben Pawlow und Heidenhain ein anderes Verfahren angegeben, welches bessere Resultate versprach. Es wurde das Duodenalstück, in welches der Drüsenausführgang mündet, reseziert und mit der Mesenterialfläche außen an die Bauchwand angenäht. Vor der letzteren liegt dann die Schleimhaut des Darmes mit der Mündungspapille des Ganges frei zutage, so daß das Sekret unmittelbar ausfließt („permanente Fisteln"). Neuerdings hat Pawlow die Methode noch weiter verbessert, indem er nur den Gang in eine kleine Wunde der Bauchwand einheilte, welche bei ihrer Vernarbung das Lumen des Ausführganges zu schließen trachtet. „Führt man dann während des Versuches eine kurze Kanüle durch den Narbengang in den Drüsengang ein, so erhält man einen ganz reinen, frei aus der Drüse fließenden Saft. Außerhalb des Versuches zieht sich der Narbengang zusammen und hindert den Abfluß des Saftes nach außen." Dank der Anastomose der beiden Ausführgänge (Fig. 456), von denen der kleinere mit dem Darm in Zusammenhang bleibt, ergießt sich dann das Sekret ganz normal in den letzteren.

Derartige permanente Fisteln sind bis jetzt, soviel ich habe sehen können, nur bei Hunden angelegt worden, und wir verfügen daher zurzeit auch nur allein in diesem Falle über die Kenntnis wirklich normalen Pankreassaftes. Von unseren großen Haustieren ist zwar wiederholt Drüsensekret aufgesammelt worden, indessen stammen fast alle derartigen Versuche aus älterer Zeit und entsprechen in technischer Hinsicht nicht den heutigen Anforderungen. So hat COLIN (146 u. 146a) mit Erfolg bei großen Wiederkäuern temporäre Fisteln angelegt und gewann große Mengen pankreatischen Saftes (vom Ochsen 200—270 g pro Stunde). Derselbe Beobachter sowie auch FRERICHS führten Kanülen in den Ausführungsgang der Drüse bei Eseln ein. Schon vorher hatten TIEDEMANN und GMELIN an Schafen, bei welchen der Ductus pancreaticus in den Ductus choledochus einige Zentimeter oberhalb seines Darmendes mündet, entsprechende Versuche ausgeführt. Um den Saft aufzufangen, ist es in diesem Falle am bequemsten, den Gallengang oberhalb des Pankreasganges zu unterbinden und die Kanüle in den Gallengang selbst einzuführen. Wenn man aus Versuchen, welche R. HEIDENHAIN durch zwei seiner Schüler (A. HENRY und P. WOLLHEIM) an Kaninchen anstellen ließ (303a), auf andere Pflanzenfresser zurückschließen darf, so wäre hier vielleicht mit temporären Fisteln eher auszukommen als beim Hunde, denn die genannten Beobachter fanden, daß beim Kaninchen die Einführung einer Kanüle in den Gang kaum jemals eine Störung der Sekretion zur Folge hatte. Die Enge des Lumens des etwa stricknadeldicken Ganges bedingt es aber, daß man nur Kanülen von kapillarer Oeffnung einführen kann; infolgedessen treten häufig Verstopfungen ein, die die Beobachtungen sehr erschweren.

Sehr spärlich sind noch die Angaben über den Pankreassaft der Vögel, obschon CL. BERNARD bereits im Jahre 1851 eine temporäre Fistel an einer Gans angelegt hat (60, p. 526). Er führte in die beiden Hauptausführgänge der Drüse silberne Kanülen ein und schloß nach gehöriger Fixation derselben die Bauchwunde. Das Tier erholte sich rasch und fraß auch Brot. 2 Stunden nach der Operation erschien der erste Tropfen Sekret an der Mündung der einen Kanüle. Im Verlaufe weiterer 2 Stunden sammelte BERNARD etwa 1 g Sekret. Bei Tauben hat dann LANGENDORFF (373) durch Einführen einer feinen Glaskanüle in einen der Gänge ganz erhebliche Mengen des Sekretes gewonnen (bis 0,5 g pro Stunde). Schon MAGENDIE (Lehrb. d. Physiol., Bd. 2, 1826) erwähnt, daß an den Pankreasgängen der Vögel eine peristaltische Bewegung sichtbar ist. LANGENDORFF sah solche Kontraktionen bei Tauben häufig. „In rhythmischer Folge ziehen sich die einzelnen Partien der Ausführgänge zusammen. In der langen mit ihm verbundenen Glaskanüle erkennt man diese Bewegungen an dem stoßweisen Vorrücken des Sekretes. Ist die Glasröhre eng genug, so sieht man zuweilen auf jedes Vorrücken des Saftes ein leichtes Zurückweichen folgen.“ Es beruht dies nach LANGENDORFF wohl darauf, „daß der Ausführungsgang nach Ablauf jeder Kontraktionswelle eine kurze Zeitlang im Zustande der Diastole verharrt und dadurch eine gewisse Ansaugung auf das vorher systolisch ausgetriebene Sekret ausübt.“ VALENTIN (Lehrb. d. Physiol.) hat übrigens auch bei Säugetieren lebhafte wurmförmige Bewegungen des WIRSUNGschen Ganges beobachtet.

Nichts spricht deutlicher für die überaus große Empfindlichkeit

des Pankreas bei fleischfressenden Säugetieren (Hund) als eine Vergleichung der älteren Angaben über die Eigenschaften des aus Fisteln gewonnenen Sekretes mit den neueren diesbezüglichen Beobachtungen PAWLOWS und seiner Schüler.

Schon CL. BERNARD betont die „visköse" Beschaffenheit des Saftes und gibt an, daß er in der Kälte noch zähflüssiger werde. Bei 0° konstatierte KÜHNE (369a) eine wahre „Gerinnung" mit Abscheidung einer Gallerte und eines dünnflüssigen Teiles. In den Kanülen kommt es infolgedessen oft zur Bildung derber opaker Gerinnsel. Auch R. HEIDENHAIN (296) findet das „normale" Sekret „klebrig, fast fadenziehend und in der Kälte zu einer durchsichtigen Gallerte erstarrend". „Solches Sekret in destilliertes Wasser getropft, fällt, ohne mit demselben sich zu mischen, sich trübend zu Boden. Bei 0° erhält man eine gallertige flockige Fällung, die in NaCl und in verdünnten Säuren leicht löslich ist. In sehr verdünnten Säuren wird das Sekret sogleich fest, löst sich aber beim Schütteln in überschüssiger Säure; ähnlich ist das Verhalten gegen Kochsalzlösungen. Das Sekret ist ferner oft so reich an festen organischen Bestandteilen (Eiweiß 6—10 Proz.), daß es, auf dem Wasserbade gekocht, zu einer festen Gallerte erstarrt, dagegen so arm an Karbonaten, daß es bei Essigsäurezusatz nur spärliche Gasbläschen entweichen läßt." Eine gerade entgegengesetzte Beschaffenheit zeigt das Sekret, wenn die Drüse in jenen Reizzustand eingetreten ist, der sich als Folge der Fisteloperation so oft entwickelt. Dann wird eine an festen Teilen (eiweiß-)arme (1—2-proz.) dünne Flüssigkeit abgesondert, „die sich in der Siedehitze selbst nach Zusatz verdünnter Essigsäure unter wahrhaft kolossaler Kohlensäureentwicklung nur leicht trübt. Zwischen diesen extremen Typen des Sekretes kommen dann alle möglichen Uebergangsstufen vor, also Flüssigkeiten, die beim Kochen in dicken Flocken gerinnen oder nur eine milchige Trübung, oder endlich nur eine leichte Opaleszenz zeigen und deren Gehalt an Karbonaten in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Gerinnungsfähigkeit steht." (R. HEIDENHAIN.)

Als „normaler" Saft wurde von HEIDENHAIN auch der aus temporären Fisteln ausfließende aufgefaßt; heute stehen wir auf dem Standpunkt, nur den für normal zu halten, welcher von permanenten Fisteln geliefert wird. Er stellt eine klare, wasserhelle Flüssigkeit dar, die nicht fadenziehend, sondern im Gegenteil ziemlich dünnflüssig ist.

Was die chemische Zusammensetzung des Sekretes anlangt, so ist in Uebereinstimmung mit den Unterschieden der physikalischen Eigenschaften vor allem die große Differenz des Prozentgehaltes an organischen Substanzen des temporär oder permanent entleerten Saftes zu erwähnen (10—11 Proz. im ersteren, 1—2 Proz. im letzteren Falle). In 100 Teilen Pankreassaft vom Hunde fand C. SCHMIDT:

	unmittelbar nach der Operation	permanente Fistel (dünner Saft)
Wasser	900,8	984,6
Feste Stoffe	99,2	15,4
Darin		
Organisches	90,4	9,2
Asche	9,8	6,1

Aus neuerer Zeit liegen Analysen von DE ZILWA (663aaa) vor, denen zufolge sich die prozentische Zusammensetzung des normalen Pankreassaftes vom Hunde folgendermaßen gestaltet:

Wasser	98,5 Proz.
Trockensubstanz	1,5 „
Eiweiß	0,6 „
Asche	1,0 „
Alkaleszenz in NaOH . .	0,49 „

Die Werte, die für menschliches aus Fisteln stammendes Sekret gewonnen wurden, stimmen damit nahe überein. Dagegen sind die Sekrete, die PAWLOW (beim Hund) bei Reizung durch Oel und Seifen, bei Nervenreizung und bei der periodischen Sekretion im Hunger beobachtete, wesentlich anders zusammengesetzt. Sie sind ärmer an Alkali, dafür aber viel reicher an organischer Substanz (Eiweiß). BOLDIREFF hat bei periodischer Hungersekretion bis zu 6,7 Proz. organische Substanz und 1,05 Proz. Asche beobachtet (zit. nach COHNHEIM). Es wird auf diese Verschiedenheiten noch später zurückzukommen sein.

Unter den organischen Bestandteilen spielen Eiweißkörper die Hauptrolle. Nach DE ZILWA handelt es sich zum Teil um ein Nukleoproteïd, anderenteils um zwei bei 55 und 75° koagulierende Eiweißstoffe. Es wurde auch das Vorkommen von Lecithin behauptet.

Unter den anorganischen Bestandteilen des Saftes nimmt das Na_2CO_3 besonderes Interesse in Anspruch, denn es verursacht die meist stark alkalische Reaktion, die etwa der Acidität des Magensaftes entspricht (78 : 100). Es finden sich außerdem NaCl, Spuren von Na_3PO_4, Erdphosphate und Eisen. Eine höchst auffallende Angabe macht KLUG (356), indem er das Pankreassekret der Gans als schwach sauer (durch freie HCl!) bezeichnet. Diese Behauptung erscheint um so fragwürdiger, als sie sich nur auf die saure Reaktion des Darminhaltes stützt.

Solange der aus temporären Fisteln fließende Pankreassaft der Fleischfresser (Hund) als normal galt, mußte man großes Gewicht auf die sehr abweichende Zusammensetzung des Sekretes bei Pflanzenfressern legen. Zurzeit liegt aber kein Grund vor, so weitgehende Verschiedenheiten anzunehmen, indem das temporäre Sekret bei den letzteren im wesentlichen dem wirklich normalen der Fleischfresser entspricht. In Uebereinstimmung mit der meist dünnflüssigen Beschaffenheit des Saftes steht der verhältnismäßig geringe Gehalt an Trockensubstanz, wie sich dies schon aus älteren Analysen ergibt.

So fanden TIEDEMANN und GMELIN (627) beim Schaf 3,65 Proz., FRERICHS beim Esel 1,36 Proz.; beim Pferd bestimmten LEURET und LASSAIGNE die Trockensubstanz gar nur zu 0,9 Proz. Beim Kaninchen beträgt nach den Untersuchungen von HENRY und WOLLHEIM (303a) der Gehalt des Pankreassaftes an festen Bestandteilen im Mittel aus 14 Bestimmungen nur 1,76 Proz. Auch der Bauchspeichel des Hammels lieferte bei den Analysen der genannten Autoren keine höheren Werte, als sie schon von TIEDEMANN und GMELIN seinerzeit erhalten hatten (1,43—3,69 Proz.). Doch machte sich stets sehr deutlich ein Sinken des Prozentgehaltes während der Dauer der Sekretion bemerkbar (in einem Falle von 3,69 Proz. auf 2,93 Proz., in einem anderen von 2,8 Proz. auf 1,43 Proz.) Trotz des geringen Gehaltes an organischen Bestandteilen zeigt der Pankreassaft des Schafes doch gewöhnlich eine ziemlich klebrige Beschaffenheit, während der des Kaninchens in der Regel ganz dünnflüssig und nur selten schwach fadenziehend ist. Beim Kochen bildet der letztere bisweilen reichlich Flocken, in anderen Fällen wird er nur opaleszent; niemals kommt es zu einer so vollständigen Koagulation, wie so oft bei dem aus temporären Fisteln beim Hunde ausfließenden Sekret. In den Fällen, wo das Sekret des Kaninchens beim Kochen nur eine mehr oder weniger

starke Opaleszenz zeigte, gerann es doch flockig, wenn vor dem Kochen verdünnte Essigsäure zugesetzt wurde; die Gerinnsel lösten sich im Ueberschuß konzentrierter Essigsäure größtenteils wieder auf. „Läßt man Tropfen des Sekretes in verdünnte Essigsäure fallen, so bemerkt man stets deutliche Entwicklung von CO_2-Bläschen, aber keine Trübung. Bei Zusatz von verdünnter HNO_3 tritt mehr oder weniger reichliche flockige Fällung ein, beim Erwärmen Gelbfärbung der Flocken. Ebenso bewirkt Alkohol flockige Ausscheidung eines Eiweißkörpers. Das Sekret des Schafes verhält sich dem des Kaninchens ganz ähnlich; auch hier bewirkt Kochen niemals Gerinnung in der ganzen Masse, sondern nur flockige Ausfällung, in der Regel so stark, daß die Flüssigkeit ein milchiges Aussehen annimmt. Die einzige Verschiedenheit bezüglich des qualitativen Verhaltens von dem Kaninchensekret bestand darin, daß sehr verdünnte Essigsäure, in welche der Saft in einzelnen Tropfen fällt, zarte Flöckchen ausscheidet, die sich aber beim Umschütteln sofort wieder lösen. (R. Heidenhain.) Auch beim Ochsen und Esel haben Frerichs sowohl wie Colin den Pankreassaft nur wenig koagulierbar gefunden.

Ueber den Pankreassaft der Vögel enthält die ältere physiologische Literatur nur dürftige Notizen. Nach Magendie ist das Sekret bei ihnen viel reichlicher als bei Säugetieren und „beinahe gänzlich eiweißstofflicher Natur“, indem es beim Erhitzen koaguliert. Tiedemann und Gmelin ist es niemals geglückt, diesen Saft aufzufangen. „Nur bei einem Truthahn“, sagen sie, „und bei einer Gans preßten wir aus den Ausführgängen etwas weniges einer weißlichen, konsistenten Flüssigkeit, deren Menge aber so gering war, daß nicht einmal die Prüfung durch Lackmuspapier ein sicheres Resultat ergab“. Erst Cl. Bernard verdanken wir einige nähere Angaben über die Beschaffenheit dieses Sekretes, welches er bei einer Gans ebenfalls viskös fand; es reagierte alkalisch und koagulierte beim Erwärmen. Nach Langendorff (373) ist der Pankreassaft bei Tauben „wasserklar, von schwach alkalischer Reaktion, salzigem Geschmack und in bei weitem den meisten Fällen dünnflüssig; in zwei Bestimmungen enthielt er 1,294 und 1,412 Proz. an festen Bestandteilen; davon kamen in einem Falle nur 0,333 Proz. auf organische Körper.“ Selten fand Langendorff den Saft „etwas viscide“ und nur einmal beobachtete er ein Sekret von ausgesprochen zäher Beschaffenheit und stark alkalischer Reaktion. Beim Kochen trübt sich der Saft, ohne jemals ein konsistenteres Gerinnsel zu liefern. Diese Trübung nimmt bei vorsichtigem Essigsäurezusatz nicht wesentlich zu, verschwindet dagegen bei Zusatz größerer Mengen der Säure. Tropft man den Saft in destilliertes Wasser, so entsteht eine Trübung, die bei Essigsäurezusatz verschwindet. Es dürfte demnach wohl ein dem Myosin oder Paraglobulin entsprechender Körper vorhanden sein. HNO_3 macht starke Trübung, beim Kochen damit tritt Gelbfärbung ein.“

Wie sich bei einer Uebersicht der vorstehenden Angaben zeigt, scheint die Zusammensetzung des Sekretes der Bauchspeicheldrüse bei Säugetieren und Vögeln in allen Fällen eine ziemlich gleichartige zu sein, und zwar ebensowohl in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht. Dem auffallendsten Wechsel ist der Eiweißgehalt unterworfen, denn zwischen dem außerordentlich eiweißreichen Sekret, wie es so häufig aus transitorischen Fisteln beim Hunde fließt, und dem beim Kochen sich nur leicht trübenden Saft mancher Pflanzenfresser finden sich alle Uebergänge.

b) Die Fermente.

α) Karbohydrasen (Amylase, Maltase, Laktase).

Unter den Bestandteilen des Pankreassaftes nehmen naturgemäß die Fermente die erste Stelle ein, an denen er unter allen Ver-

dauungssäften am reichsten ist. Am längsten bekannt ist das Vorkommen einer Amylase, deren stärkeverzuckernde Wirkung schon 1845 von BONCHARDAT und SANDRAS entdeckt wurde; da der durch Alkohol aus dem Saft gefällte und in Wasser wieder lösliche Teil diese Wirkung in höherem Maße besaß als die davon getrennten Flüssigkeiten, so hat man den Alkoholniederschlag geradezu als „Pankreasdiastase“ bezeichnet. Aus der mit Alkohol entwässerten, dann getrockneten und pulverisierten Drüse hat v. WITTICH durch Glyzerin das Ferment extrahiert. In der Folge wurden dann mehrfach Versuche gemacht, dasselbe nach Möglichkeit zu isolieren (vgl. die Literatur bei OPPENHEIMER, Die Fermente, 3. Aufl., 1909, p. 100 f.). COHNHEIM erzeugte in der Flüssigkeit einen Niederschlag von phosphorsaurem Kalk, wobei das Enzym mitgefällt wird; der Niederschlag mit Wasser extrahiert, liefert eine gut wirksame Lösung. Eine ziemlich komplizierte Methode zur Darstellung des amylolytischen Enzymes aus wässerigen Pankreasinfusen mittels Fällung durch Kollodium hat DANILEWSKY beschrieben. Er gibt an, daß die so erhaltenen Fermentlösungen keine Eiweißreaktionen gaben. Das gleiche wird übrigens auch von COHNHEIM sowie von LIVERSIDGE (405 b), der nach v. WITTICHS Methode ein relativ sehr reines Präparat erhalten zu haben scheint, behauptet. Ein elektives Lösungsvermögen für das diastatische Enzym des Pankreas schreibt PASCHUTIN (490 a) dem arsensauren Kali zu. Nach der herrschenden Ansicht ist die Pankreasamylase mit dem Ptyalin des Speichels identisch oder doch „mit diesem Enzym nahe verwandt“ (HAMMARSTEN). Vom Speichelferment unterscheide es sich nur durch eine größere Energie der Wirkung, es verflüssige dicken Stärkekleister momentan und vermöge auch ungekochte Stärke zu saccharifizieren.

Drüsenextrakte und Saft sowohl von Fleischfressern wie von Herbivoren wirken in diesem Sinne, freilich nicht in gleichem Grade in allen Fällen. Nach Versuchen von ROBERTS (529 a) und FLORESCO ist das Pankreas des Schweines diastatisch am wirksamsten, während das von Ochsen, Schaf und Hund viel schwächer wirkt. Auch VERNON (633 a) hat zwischen den einzelnen Pankreasextrakten beträchtliche Differenzen in der Wirkung gefunden. Er fand Ochsen- und Schafpankreas am stärksten wirksam, doch bezieht sich das anscheinend nur auf das schnelle Verlaufen der ersten Stadien der Stärkelösung, nachher gleicht es sich mehr aus (zit. nach OPPENHEIMER). Auch GRÜTZNER (nach Versuchen von WACHSMANN, 279 a) fand Glyzerinextrakte aus Schweinepankreas ganz besonders kräftig wirksam. Die möglichst frische Drüse wurde mit einer Schere fein zerschnitten, der Brei mit der zehnfachen Menge Glyzerin übergossen und in einer Flasche 3 Tage lang bei Zimmertemperatur stehen gelassen. Dann wurde durch Glaswolle filtriert. Die Lösung konnte noch stark mit Glyzerin verdünnt werden (1 : 80). Bei gleicher Untersuchungsmethode reihten sich an das Schwein bezüglich der Wirksamkeit der Extrakte Ratte, Kaninchen, Rind, Hammel und schließlich die Katze. GRÜTZNER hält es nicht für ausgeschlossen, daß andere Extraktions- und Verdauungsmethoden oder Verwendung von besonders gefütterten Tieren die obige Reihenfolge mehr oder weniger verändern könnte. Jedenfalls hat es den Anschein, daß, wie ja eigentlich zu erwarten war, das Pankreas pflanzenfressender Säugetiere stärker amylolytisch wirkt als das der Carnivoren. Dem wider-

spricht freilich die Angabe von Hamburger (284a), daß das Hunde-pankreas eine stärkere diastatische Kraft hat als das des Rindes. Es ist aber zu bedenken, daß der Hund seit uralten Zeiten omnivor geworden ist, und da wir wissen, daß Fermente unter Umständen nach Bedarf entwickelt werden, so könnte jenes Verhalten wohl damit zusammenhängen.

Der Gehalt des Pankreas an diastatischem Enzym wechselt auch individuell je nach dem Verdauungsstadium des Tieres. Beim Hunde hat Grützner (l. c.) feststellen können, daß die Drüse etwa 6 Stunden nach reichlicher Nahrungsaufnahme am ärmsten an Amylase ist, während der Gehalt daran 14 Stunden nach Fütterung seinen größten Wert erreicht. Dann nimmt der Fermentgehalt sehr langsam ab; die Drüse bleibt also verhältnismäßig fermentreich, bis nach Einführung von neuen Nahrungsmitteln wieder eine schnelle Abgabe von Ferment eintritt. In einigen Fällen sah Grützner den Fermentgehalt von der 14. bis 20. Verdauungsstunde nicht ab-, sondern zunehmen, so daß das Maximum desselben etwa 30—40 Stunden nach der Nahrungsaufnahme (also beim schon wieder hungernden Tier) eintrat.

Um die verschiedenen Extrakte hinsichtlich ihrer diastatischen Wirksamkeit miteinander vergleichen zu können, bediente sich Grützner einer Methode, welche der Pepsinbestimmungsmethode von Grünhagen nachgebildet war.

Es wurden gleiche Volumina 3—4-proz. Stärkekleisters, der nicht filtrierte, auf gleich große Filtra gebracht und zu jeder Portion 0,2 bis 0,3 ccm des zu prüfenden Glyzerinextraktes gebracht. Die verflüssigte Stärke fließt dann ab, und zwar um so schneller, je mehr Ferment vorhanden war. Die in gleichen Zeiten filtrierenden Mengen lassen daher den Fermentgehalt schätzen.

Schon Bonchardas und Sandras (80) haben das aus dem Wirsungschen Gang von Hühnern und Gänsen entleerte Sekret diastatisch wirksam gefunden. Langendorff (l. c.) gibt an, daß ein einziger Tropfen des Saftes einer Taube gekochten Stärkekleister in kürzester Frist in Zucker verwandelt; rohe Stärke bedarf weit längerer Einwirkung. Auch Glyzerinextrakte, aus der lebenswarmen Drüse bereitet, erwiesen sich als sehr wirksam. Paira-Mall (488) extrahierte die Drüsen von Tauben erst 6 Stunden nach dem Tode der Tiere (es wurden 0,8 g Drüsensubstanz mit 10 ccm Glyzerin übergossen und 2—3 Tage stehen gelassen). Je 2 ccm der Extrakte wurden zu 10 ccm 2-proz. Stärkekleister zugesetzt; die diastatische Kraft war bei Hungertauben immer viel geringer als bei gefütterten.

Vergleicht man das diastatische Enzym des Speichels mit dem des Pankreassaftes hinsichtlich der von beiden gebildeten Verdauungsprodukte, so ergeben sich nicht sowohl qualitative als quantitative Unterschiede. Es zeigt sich, daß das Maximum des Reduktionsvermögens, welches bei der Einwirkung einer bestimmten Menge der diastatisch wirkenden Flüssigkeit (1 ccm) auf eine bestimmte Menge Stärke bei derselben Temperatur in derselben Zeit erreicht wird, nicht nur an sich verschieden ist, sondern auch verschieden schnell erreicht wird; die Pankreasamylase übertrifft an Wirksamkeit immer die Speicheldiastase beträchtlich. In beiden Fällen hängt die Schnelligkeit, mit welcher eine gegebene Stärkemenge gespalten wird, ganz wesent-

lich von dem Verhältnis der einwirkenden Fermentmengen ab. Läßt man nur eine minimale Menge diastatischer Lösung auf Stärke einwirken, so dauert der hydrolytische Spaltungsprozeß unter Umständen tagelang. Wird dagegen ein Reagenzglas halb mit wirksamem Pankreasextrakt gefüllt und wenige Tropfen Stärkekleister rasch damit geschüttelt, so erfolgt die Umwandlung mit einer so explosionsartigen Geschwindigkeit, daß man den Uebergang nicht nachweisen kann. Zwischen diesen Extremen finden sich alle Uebergänge (ROBERTS, 529a). Nach ROBERTS liegt das Optimum der Temperatur für die Pankreasdiastase zwischen 30 und 45° C, darüber hinaus vermindert sich die Wirksamkeit und hört zwischen 60 und 70° C auf. Vergleicht man hiermit das Verhalten der Speicheldiastase, so scheint sich doch eine spezifische Verschiedenheit beider Fermente nicht nur untereinander, sondern namentlich auch der Pflanzendiastase gegenüber zu ergeben.

Viel wesentlicher als das Verhalten gegen Wärme scheint mir der überaus auffallende Unterschied pflanzlicher und tierischer amylolytischer Enzyme gegenüber Guajak und Wasserstoffsuperoxyd zu sein, indem nur die ersteren hierbei eine intensive Blaufärbung geben, während die tierischen Amylasen dies unter keiner Bedingung tun. Allerdings scheint es, daß auch pflanzliche Diastasen diese Eigenschaft nur dem Umstande verdanken, daß Oxydasen mit ihnen meist vergesellschaftet vorkommen (vgl. oben p. 134).

Auch scheint die Wirkung der Antiseptika auf beiderlei Enzyme nicht gleich zu sein. Neuerdings benützt man als Antiseptika teils Chloroform, teils Thymol. Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß derartige Substanzen für die in Rede stehenden Enzyme keineswegs als ganz indifferent gelten können. Namentlich dann, wenn es sich nur um geringe Fermentmengen handelt oder gar um den Nachweis von Spuren derselben, erscheint, wie GRÜTZNER (l. c.) gezeigt hat, die Anwendung jener „antiseptischen“ Mittel als ausgeschlossen. Sie heben in den meisten Fällen die Wirkung solcher kleiner Fermentmengen ganz auf. Speziell auf Pankreasdiastase wirkt selbst 10—20mal verdünntes Chloroformwasser noch stark hemmend. Weniger ungünstig wirken Aether und Thymol.

An Stelle des Chloroforms und Thymols verwendet E. FISCHER das Toluol. Dieses beeinträchtigt die diastatische Wirkung nicht. Auch Salicylsäure fand mehrfach Verwendung. Wenn dieselbe in einem Prozentgehalt von 0.05 vorhanden ist, so hemmt sie sofort jegliche Wirkung der Malzdiastase auf Stärkekleister. Bei einem solchen Gehalte übt sie aber auf das Speichelenzym keinen merklichen Einfluß aus. Erst wenn sie in einem Prozentgehalt von 0,1 zugegen ist, macht sich ein verschwindend kleiner verzögernder Einfluß bemerkbar, und 1 Proz. ist nötig, um die Wirkung des Enzyms völlig aufzuheben.

Untersuchungen von KÜBEL (369) haben ergeben, daß die Wirkung des (menschlichen) Mundspeichels in sehr auffallender Weise gefördert wird, wenn kleine Mengen anderer Stoffe in den Fermentmischungen vorhanden sind. Es zeigte sich beispielsweise, daß schwache Salzlösungen (NaCl von 0,045—2,9 Proz. = $^1/_{128}$—$^1/_2$ n) die Wirkung des Ptyalins bedeutend unterstützen, stärkere dagegen sie herabsetzen (2,9—11,6 Proz. = $^1/_2$—2-fach normal). Vornehmlich aber ergab sich, daß jede auch noch so schwache alkalische Reaktion die Wirkung des Speichels herabsetzte oder ganz aufhob, schwache saure Reaktion dagegen unter allen Umständen und oft in sehr hohem Maße fördernd wirkte. HCl von 0,002—0,009 Proz. = $^1/_{1600}$—$^1/_{400}$ n erhöhte die Speichelwirkung derart, daß unter gleichen Umständen gegen 3mal so viel Zucker gebildet wurde als ohne diesen Zusatz. (P. GRÜTZNER.) Es ist leicht ersichtlich, daß durch diesen Umstand die Speichelwirkung im Magen während des

sogenannten amylolytischen Stadiums ganz wesentlich begünstigt wird. Auf GRÜTZNERS Veranlassung hat WACHSMANN (279a) ähnliche Untersuchungen auch am Pankreassekret vorgenommen. Auch hierbei ergab sich, daß ein Kochsalzgehalt von $^1/_{32}$—$^1/_8$ normal (0,18—0,72 Proz.) in hohem Maße die Fermentwirkung unterstützten, und zwar anscheinend um so mehr, je mehr Ferment in der Flüssigkeit ist. Werden die Salzlösungen konzentrierter, so nimmt die fördernde Wirkung bedeutend ab, aber selbst Normallösungen, d. h. solche von 5,8 Proz., wirken, wenn auch nur wenig, doch noch fördernd. Dem NaCl ähnlich, nur etwas stärker schädigend verhält sich das NaBr und noch stärker schädigend das NaJ.

In fast noch höherem Maße als die Speicheldiastase erweist sich die Pankreasamylase gegen die geringsten Mengen von Alkali empfindlich, was bei der stark alkalischen Reaktion des Sekretes immerhin befremdlich erscheint. „Mag man mit den Verdünnungen der Alkalien oder alkalischen Salze heruntergehen, so tief man will — selbst die kleinsten Spuren davon wirken hemmend. Normallösungen von 1 : 50 000 (das sind Lösungen von rund 0,0002 Proz. Soda bezw. 0,0001 Proz. Natron) schädigen immer noch ganz deutlich.“ Ob und in welchem Grade dieser ungünstige Einfluß im Darm durch CO_2 ausgeglichen wird, wie es für den Speichel gilt, scheint nicht genauer untersucht zu sein. Jedenfalls wird man nicht schlechtweg sagen dürfen, die Verzuckerung der Stärke durch den Pankreassaft gehe bei alkalischer Reaktion vor sich.

Es war schon früher davon die Rede, daß die Sulfate dem Pepsin des Magensaftes gegenüber sich geradezu als Gifte verhalten. GRÜTZNER zeigte nun, daß dies im Gegensatz zum Ptyalin des Speichels auch bezüglich der Pankreasamylase gilt. „Glaubersalz und Bittersalz lassen eine diastatische Wirkung gar nicht zustande kommen, wenn sie sich nur spurweise in den betreffenden Flüssigkeiten finden.“ Demgegenüber ist die stark fördernde Wirkung von Säuren wieder bei den Amylasen gemeinsam. Am günstigsten wirkt HCl (1 : 15 000—50 000), bei deren Vorhandensein oft 4—5mal so viel Zucker gebildet wird wie durch das Ferment allein. Je stärker die Lösung ist, um so schwächer wird ihre fördernde Wirkung; schließlich geht sie früher oder später in eine schädigende über. Viel weniger günstig als HCl wirkt HNO_3 oder H_2SO_4. Von organischen Säuren fördert Oxalsäure weniger als Essigsäure. Mit diesen Befunden GRÜTZNERS stimmen auch die Resultate der Untersuchungen von VERNON (633a—aaa) überein. Der Umstand, daß die Pankreasamylase sich in so hohem Grade für Alkali empfindlich erweist, läßt die Frage berechtigt erscheinen, ob sie als fertiges Ferment abgesondert wird oder ähnlich wie Pepsin oder Trypsin als „Zymogen“. Da angegeben wird, daß schon der frisch aufgefangene Saft amylolytisch wirksam ist, so scheint dies nicht eben wahrscheinlich, und LINTWAREW (405a), ein Schüler PAWLOWS, behauptet direkt, daß Pankreasdiastase niemals als Zymogen sezerniert wird. Der erste, welcher die Existenz einer an sich unwirksamen Vorstufe des betreffenden Enzyms nachzuweisen versuchte, war LIVERSIDGE (405b). Er hatte durch langdauerndes Waschen die Drüse nach Möglichkeit von diastatischem Ferment befreit. Dann wurde dieselbe zerkleinert, auf ein Filter gebracht und mehrere Stunden der Luft ausgesetzt. Nach abermaliger Behandlung mit einer kleinen Menge destillierten Wassers erhielt er wieder diastatisch sehr wirksame Lösung. Andererseits zeigte er, daß, um zerkleinertes Pankreas durch Glyzerin ganz vom diastatischen Ferment zu befreien, große Mengen Glyzerin 14 Monate lang damit in Berührung sein müssen. Wenn das Pankreasgewebe auf diese Weise unwirksam geworden war, lieferte dasselbe, nachdem es 6 Stunden an der Luft gestanden hatte, nicht allein einen wirksamen wässerigen Auszug, sondern auch eine wirksame Glyzerinlösung. Wollte man auf Grund dieser Befunde ein Zymogen annehmen, so müßte es jedenfalls (im Gegensatz zu Pepsinogen) in Wasser unlöslich sein, denn es gelang bisher niemals, ein an sich auf Stärke unwirksames Extrakt zu gewinnen, welches dann etwa durch Ansäuerung oder sonstwie hätte

wirksam gemacht werden können. Ein lösliches Zymogen existiert auch nach VERNON (633aaa) nicht, wohl aber nimmt er die Existenz eines wasserunlöslichen „Prozymogens" an, welches direkt in das lösliche Enzym selbst übergeht, so daß tagelang wieder jedes Extrakt der Drüse wirksames Enzym enthält, da inzwischen Zymogen in aktives Ferment übergegangen ist (zit. nach OPPENHEIMER).

Wie so oft, findet sich auch im Pankreassaft Amylase vergesellschaftet mit kleinen Mengen von Maltase. Für den gemischten menschlichen Mundspeichel ist dies von HAMBURGER (284a) nachgewiesen worden; er konnte regelmäßig Traubenzucker gewinnen, wenn größere Speichelmengen längere Zeit oder relativ sehr große Speichelmengen 24 Stunden auf Stärkekleister wirkten. („Traubenzucker entsteht innerhalb 36 Stunden, wenn in 5-proz. Stärkelösung auf 1 g Stärke 2—3 g Speichel einwirken; digeriert man dagegen den Stärkekleister in 2-proz. Lösung mit 1 ccm Speichel auf 1 g Stärke, so entsteht in 15 Stunden keine Dextrose.") Das gleiche Verhalten konnte HAMBURGER auch für den Pankreassaft sowie für Infuse der Drüse (vom Hunde) nachweisen. Stets wurden bei der Einwirkung auf Stärkekleister nicht unerhebliche Mengen von Traubenzucker gebildet. Dies wurde auch von E. FISCHER und NIEBEL (224a) bestätigt. Nach S. LANG (372a) hängt die Menge der durch Pankreasextrakte vom Hunde gebildeten Traubenzuckermengen sehr von der Art der Stärke ab. Während bei Anwendung von Haferstärke vorwiegend Maltose gebildet wird, ist bei anderen Stärkearten das Maltosestadium ein mehr oder weniger vorübergehendes. Für die untersuchten Stärkesorten scheint die Schnelligkeit ihrer Spaltnng bis zu Traubenzucker umgekehrt proportional der Menge des im Verhältnis zur Maltose gebildeten Traubenzuckers zu sein.

FISCHER und NIEBEL (l. c.) haben bei Gelegenheit ihrer Untersuchungen über das Verhalten der Polysaccharide gegen einige tierische Sekrete auch schon ihre Aufmerksamkeit auf das etwaige Vorkommen eines den Milchzucker in Dextrose und Galaktose spaltenden Fermentes (einer „Laktase") in wässerigen Pankreasextrakten gerichtet, erhielten aber bei erwachsenen Pferden und Rindern nur negative Resultate, wie später auch PORTIER. Ueber positive Ergebnisse berichtet dagegen WEINLAND (645, 646). Er glaubte sich mit Bestimmtheit überzeugt zu haben, daß das Pankreas beim Hunde (jung und erwachsen) Laktase produziert, wobei als besonders bemerkenswert der Umstand gelten mußte, daß durch Milchfütterung die Bildung des Fermentes in erheblichem Grade gesteigert wurde. Es schien demnach ein ganz ausgeprägtes Beispiel von Anpassung der Fermentproduktion an den jeweiligen Bedarf vorzuliegen. Bekanntlich hat zuerst PAWLOW angenommen, daß nicht nur das Pankreas, sondern auch die Magendrüsen in hohem Maße die Fähigkeit besitzen, die Zusammensetzung des von ihnen gelieferten Sekretes und insbesondere dessen Fermentgehalt, je nach der Beschaffenheit und Zusammensetzung der Nahrung, regulatorisch zu verändern. Hierzu schienen die Beobachtungen WEINLANDS eine erwünschte Ergänzung zu liefern. Er verwendete Chloroformwasserextrakte des Pankreas, die unter Zugabe von Toluol mit Milchzucker versetzt und 24 Stunden bei 37° gehalten wurden. Nach Entfernung der Eiweißkörper wurden die Lösungen polarimetrisch geprüft. Seine

Ergebnisse wurden später von Bainbridge (29a) nachgeprüft und bestätigt. Er fand in der Drüse erwachsener Hunde normalerweise keine Laktase, wohl aber nach längerer Milchdiät, desgleichen nach Verfütterung von Milchzucker. Bei Neugeborenen tritt das Enzym im Verlauf einiger Tage auf. Auch Martinelli (429a) kam zu übereinstimmenden Resultaten. Dagegen konnte sich Plimmer (510a) weder bei Untersuchungen von Drüsenextrakten noch auch des reinen Sekretes von dem Vorhandensein einer Laktase überzeugen. Nach Ibrahim und Kaumheimer (341b) enthält das Pankreas neugeborener Kinder keine Laktase, aber auch im Verlaufe der Säuglingsperiode konnte sie nicht nachgewiesen werden.

β) Esterasen (Lipase).

Nächst der Pankreasdiastase ist die fettspaltende Wirkung des Sekretes am längsten bekannt. Schon Eberle (168) hat die Bildung einer Emulsion aus geschmolzenen und flüssigen Fetten beobachtet, und Cl. Bernard (60) hat ihr eine große Wichtigkeit beigelegt. Er beobachtete beim Kaninchen, wo der Ausführgang der Drüse erst weit unten im Darm mündet, daß sich während der Verdauung die Chylusgefäße nur von dieser Stelle an nach abwärts mit fettreichem, milchweißem Chylus füllen, nicht aber innerhalb der langen Strecke bis zum Pylorus hin (vgl. die schöne Tafel l. c.). Er beobachtete auch, daß nach fettreicher Nahrung die Darmzotten des Hundes gleich vom Pylorus an mit milchigem Chylus gefüllt waren, während beim Kaninchen die Zotten in der Nähe des Pylorus keinen weißen Chylus enthielten, wohl aber die tiefer gelegenen. Die Verschiedenheit erklärt sich in beiden Fällen durch die verschiedene Lage der Mündung des Wirsungschen Ganges. Cl. Bernard verdanken wir auch, abgesehen von der durch den Alkaligehalt des Saftes bedingten Emulgierung, die erste Kenntnis der ungleich wichtigeren chemischen Zerlegung der Fette durch den Pankreassaft. Läßt man ein Gemisch von Fett und Bauchspeichel einige Zeit bei Körpertemperatur stehen, so läßt sich, wenn die Emulsion vorher mit Lackmus schwach blau gefärbt wurde, durch die bald eintretende Rötung sehr leicht die Säuerung nachweisen; hat man Butter genommen, so wird gleichzeitig der charakteristische Geruch nach Buttersäure bemerkbar. Daneben tritt immer auch Glyzerin auf.

Durch eine besonders energische Einwirkung auf neutrale Fette zeichnet sich nach Langendorff (l. c.) das Pankreassekret der Taube aus. „Schon im Laufe von $^1/_2$ Stunde zeigt ein vorher völlig neutrales Gemisch von Pankreassaft und gut gereinigter Butter deutlich saure Reaktion, und in einer Zeit von 2—3 Stunden wird bei Körperwärme die Ansäuerung so bedeutend, wie ich (Langendorff) sie beim Pankreassaft von Hunden niemals gesehen zu haben glaube.“ Eine Mischung aus dem Sekret mit Glyzerin zu ungefähr gleichen Teilen bewahrt nach Langendorff im gegebenen Falle ihre fermentativen Eigenschaften wochenlang.

Auch Pankreasextrakte sowie Drüsensubstanz selbst zeigen die fettspaltende Wirkung sehr ausgeprägt. Bernard brachte kleine, mit Alkohol entwässerte und dann mit einer ätherischen Butterfettlösung getränkte Stückchen des Drüsengewebes in die Vertiefung einer Glasplatte, welche blaue Lackmuslösung enthielt. In wenig Augenblicken

erscheint dann, sobald das Gewebe sich mit Lackmuslösung imbibiert, ein roter Hof, und nach einiger Zeit wird das ganze Drüsenstückchen rot. Dagegen soll nach KLUG (356) „künstlicher Pankreassaft“ von Gänsen Fette nicht spalten.

BERTHELOT (zit. nach MALY in HERMANNS Handb., p. 198) gelang es, bei einem von ihm synthetisch dargestellten Glyzerid, dem Monobutyrin, eine nahezu vollständige Spaltung durch Pankreassekret zu erzielen. Nach HERITSCH (304a) wirkt die Pankreaslipase auch auf Essigsäureäthylester spaltend. In der Folge wurde von NENCKI (468a) gezeigt, daß auch das Triglyzerid der Benzoësäure (Tribenzoïn), sowie Bernsteinsäurephenolester $\begin{pmatrix} CH_2 \cdot COOC_6H_5 \\ CH_2 \cdot COOC_6H_5 \end{pmatrix}$ und Phenolbenzoësäureester durch Pankreasextrakte gespalten werden. KASTLE und LOEVENHART (345b) fanden sie auch wirksam auf Aethylbutyrat, doch vermochten die von ihnen benützten Auszüge Neutralfette kaum zu spalten. Auch MOREL und TERROINE (453a) fanden, daß die Spaltung der Ester der Fettsäuren vom Aethylacetat bis zum Aethylbutyrat, andererseits vom Methylacetat bis zum Butylacetat zunimmt, um dann an Intensität abzunehmen und daher ebensowohl vom Alkoholradikal wie von der Säure abhängig ist. Die Ester der Isosäuren werden vom Pankreassaft kaum angegriffen und die Isoalkoholacetate sehr viel langsamer zersetzt als die entsprechenden Normalverbindungen.

Ob es sich bei diesen Spaltungen um eine Wirkung der Neutralfett zerlegenden Lipase selbst handelt oder um besondere davon verschiedene „Esterasen“, erscheint zweifelhaft. Nach EULER (222d) hätte man zwischen beiden durchaus zu unterscheiden. Es wurde auch mehrfach eine Spaltung des Lecithins behauptet, doch konnten KALABOUKOFF und TERROINE (344a) bei Digestion neutraler Ovolecithinlösungen mit Pankreassaft nur geringe Säurebildung feststellen, die wohl von verunreinigendem Fett herrührt.

Immer läßt sich zeigen, daß die lipolytische Wirksamkeit von Pankreasauszügen viel größeren Schwankungen unterworfen ist als etwa die diastatische. Die meisten Autoren wissen von den Schwierigkeiten zu berichten, welche den Versuchen, Pankreaslipase zu extrahieren, entgegenstehen. Der Grund hierfür liegt einerseits darin, daß das Ferment in der Drüse zum großen Teil als unwirksame Vorstufe (Zymogen) enthalten ist, andererseits aber in der großen Empfindlichkeit des Fermentes gegenüber selbst sehr geringen Säuremengen. In dieser Beziehung unterscheidet sich das Fettferment des Pankreas sehr wesentlich von pflanzlichen Lipasen (vgl. p. 199), deren Wirkung in erster Linie durch das Vorhandensein von Säuren (Milchsäure) bedingt wird. Darauf beruht es auch, daß, wie schon CL. BERNARD bekannt war, nur frisches Drüsengewebe fettspaltend wirkt. Wie dieses werden auch Glyzerinextrakte, wenngleich langsamer (innerhalb einiger Tage), sauer, und diese Säuerung zerstört das Fettferment unwiderbringlich (GRÜTZNER, 271). Wenn solche Auszüge vielfach als gänzlich wirkungslos befunden wurden, so kommt aber wohl noch ein anderer Umstand sehr wesentlich mit in Betracht, nämlich das gleichzeitige Vorhandensein von Trypsin, durch welches die Lipase offenbar zerstört wird. KASTLE und LOEVENHART (345b) wenigstens geben an, daß trypsinfreie Extrakte tagelang beständig bleiben. GRÜTZNER (l. c.) verwendete zur Extraktion reines konzentriertes Glyzerin oder

eine Mischung aus Glyzerin und Na_2CO_3. Es ist darauf zu achten, daß die Drüse sofort mit Glaspulver fein zerrieben und dann extrahiert wird, da selbst kleine Stückchen sauer werden, ehe das Glyzerin eingedrungen ist.

Länger als 4—5 Tage darf das Gemisch nicht stehen, da es sonst trotz des Alkalizusatzes sauer wird. Kühne verwendete Rinderpankreas, das 24 Stunden an der Luft gelegen hat, und stellte daraus durch Extraktion mit Alkohol und Aether ein Trockenpräparat (Trockenpankreas) her, welches mit $2^1/_2$-proz. Chloroformwasser und Salicylsäurelösung (1-prom.) extrahiert werden kann. Wie man sieht, stehen sich beide Methoden direkt gegenüber, indem Grützner ganz frisches Drüsenmaterial fordert, Kühne dagegen längeres Liegen an der Luft für wesentlich hält. Grützner betont die Schädlichkeit von Säuren, Kühne dagegen extrahiert mit dünner Salicylsäurelösung. Engel (221 aa) gelang es nur ein einziges Mal, aus einer Drüse einen wirksamen Auszug zu erhalten, und er verwendete später bei seinen Untersuchungen ausschließlich Extrakte aus einem Handelspräparat. J. Lewkowitsch und Macleod (398a) berichten zwar, daß sie Neutralfett spaltende wässerige Auszüge erhalten haben — die Zeit jedoch, welche zur erheblichen Spaltung des verwendeten Oeles erforderlich war, beläuft sich auf Monate, während schon Bernard die fast augenblickliche Wirkung der Lipase betonte. Stolz (614) konnte aus Rinderpankreas steapsinhaltige Glyzerinextrakte und Trockenpulver herstellen, welche besser wirksam waren, wenn das Pankreas 24 Stunden gelegen hatte. Er erhielt aus den Trockenpräparaten mit Wasser wirksamere Extrakte als mit Glyzerin.

Auffallend günstige Resultate erzielte Kanitz (345) bei Extraktion von Rinder- und Schweinepankreasdrüsen, die er 24 Stunden nach dem Schlachten der Tiere nur gröblich zerkleinert mit Glyzerin ohne jede weitere Vorsichtsmaßregel mehrere Wochen bis Monate bei Zimmertemperatur stehen ließ. Beim Filtrieren durch gehärtetes Filtrierpapier blieb die Wirksamkeit erhalten, ging aber verloren, wenn der Auszug durch Tonzellen filtriert wurde. Es scheint sich daher nicht um eine wirkliche Lösung des Enzyms zu handeln, sondern nur um eine Suspension desselben, wobei freilich zu berücksichtigen sein wird, daß eine scharfe Grenze zwischen den beiden Zuständen kaum zu ziehen ist. Die Spaltungsversuche führte Kanitz in der Weise aus, daß er zu 10 ccm käuflichen Oliven- und Ricinusöls, welches durch Zusatz von 2—5 ccm $^n/_{10}$-Lauge neutralisiert und dadurch in eine haltbare Emulsion verwandelt worden war, 1—2 ccm Enzymlösung zufügte. Nach 4—6 Stunden fand sich dann etwa $^1/_3$ des Fettes gespalten.

Bei kleinen Fettmengen verläuft die Spaltung proportional der Fettmenge, bei größeren wird sie relativ kleiner. Schon Pawlow hatte beobachtet, daß die Mengen der durch Pankreassaft abgespaltenen Fettsäure sich wie die Quadratwurzeln aus den angewandten Saftmengen verhalten. Demnach würde auch die Lipase des Pankreas der Schütz-Borissowschen Regel für das Pepsin folgen. Auch aus Versuchen, welche H. Engel (221 aa) mit Glyzerinextrakten aus einem käuflichen Pankreatinpräparate anstellte und die später Kanitz (345) mit Extrakten aus frischen Drüsen vom Rind bestätigte, schien sich zu ergeben, daß sich die Spaltungsgrößen (v) wie die Quadratwurzeln aus den Fermentmengen verhalten ($v_1 : v_2 = \sqrt{f_1} : \sqrt{f_2}$). Bei gleichen Fermentmengen verhalten sich die Spaltungsgrößen ziemlich

genau wie die Quadratwurzeln aus den Verdauungszeiten ($v_1 : v_2 = \sqrt{f_1 \cdot t_1} : \sqrt{f_2 \cdot t_2}$). Die ganze Methodik derartiger Untersuchungen wurde dann von STOLZ (614) einer eingehenden Kritik unterzogen und wesentlich verbessert. Er hält es auf Grund seiner Versuche für wahrscheinlich, daß die Abhängigkeit der Wirkung von der Fermentmenge in einer Kurve dargestellt werden muß, welche in den untersuchten Intervallen linear (im Sinne einfacher Proportionalität) und nicht parabolisch (wie die von SCHÜTZ aufgestellte Beziehung verlangt hätte) verläuft.

Bezüglich des Einflusses der Temperatur lauten die Angaben widersprechend. Nach KANITZ (l. c.) verläuft die Spaltung bei Zimmertemperatur und bei 56° mit einer etwa gleichen Geschwindigkeit, bei 40° ist sie etwa das Anderthalbfache der bei Zimmertemperatur. Dagegen soll nach SABATO VISCO (Ztschr. f. Kolloide, Bd. 5, p. 101, und Bd. 6, p. 197) schon eine Temperaturerhöhung auf 39—41° genügen, um die Pankreaslipase vollständig ihrer Aktivität zu berauben. Es soll aber das Ferment einer Temperaturerhöhung standhalten, wenn es seine Einwirkung auf Fett bereits begonnen hat, was im Sinne einer Schutzwirkung von seiten des Substrates gedeutet wird. Es ist auch für andere Enzyme (so für Labferment von BEARN und CRAMER [Biochem. Journ., Bd. 2, p. 474] und für Diastase von MORITZ und GLENDINNING [Journ. chem. Soc., 1892, p. 689]), behauptet worden, daß die Gegenwart ihres Angriffsobjektes (Milch, Stärkekleister) sie bis zu einem gewissen Grade gegen die zerstörende Wirkung der Wärme zu schützen vermag. HEDWIG DONATH (158b) stellt dies aber gerade für Pankreaslipase entschieden in Abrede (l. c. p. 403). Dagegen machte sie die interessante Beobachtung, daß Glyzerinextrakte aus Pankreas („Pankreatin absol.", Rhenania-Aachen), welche ihre lipolytische Wirkung durch Erhitzen auf 55—65° C verloren hatten, dieselbe wiedergewannen, wenn frisches Pferdeblutserum zugesetzt wurde. War aber die Temperatur bis auf 77—80° gesteigert worden, so gelang die Reaktivierung nicht mehr.

Auch an Lipasepräparaten, welche spontan (d. h. durch andere Einflüsse unbekannter Natur) an Wirksamkeit abgenommen hatten, ließ sich die aktivierende Kraft des Blutserums oft sehr deutlich erkennen. Wie Versuche mit durch Kochen enteiweißtem Serum zeigen, ist jene Wirkung an einen thermolabilen Bestandteil desselben geknüpft.

Eine solche Aktivierung, allerdings durch andere Mittel, erfährt das fettspaltende Enzym des Pankreas auch unter ganz normalen Verhältnissen. Es ist seit lange bekannt, daß die lipolytische Wirkung von Extrakten, wie auch des Sekretes selbst durch Zusatz von Galle in auffallendster Weise gesteigert wird. Der erste, der auf diese Tatsache aufmerksam gemacht hat, war NENCKI (l. c.). Für das Hepatopankreas der Fische ist sie von KNAUTHE, ZUNTZ und USSOW (665a) festgestellt worden. HEWLETT (305a) fand, daß die spaltende Wirkung des Hundepankreassaftes auf Olivenöl, Aethylbutyrat, Aethyl- und Amylacetat sowie Triacetin durch Zusatz von Galle gesteigert wird; er beobachtete auch, daß die wirksame Substanz thermostabil und weder mit dem Cholesterin, noch den Pigmenten, noch den Kalksalzen der Galle identisch ist; er glaubte dieselbe im Lecithin gefunden zu haben. O. v. FÜRTH und JUL. SCHÜTZ (241d) haben dann gezeigt, daß die in Rede stehende charakteristische Wirkung der Galle den **Cholaten** derselben zuzuschreiben und daher keineswegs artspezifisch ist. Pankreaslipase gleicher Herkunft wurde in ihrer Wirkung in gleicher Weise durch Rinder-, Schweine- oder Hundegalle gefördert. Da die letztere im wesentlichen nur Taurocholsäure enthält, so

erscheint es von vornherein wahrscheinlich, daß die Wirksamkeit der Gallensäuren auf der sowohl der Glyko- wie der Taurocholsäure gemeinsamen Cholsäurekomponente beruht. Dementsprechend fanden die genannten Autoren auch ein besonders reines Cholsäurepräparat hochgradig wirksam. Magnus (422aa) stellte übrigens fest, daß auch die Natronsalze synthetisch dargestellter Gallensäuren die Pankreaslipase in kräftigster Weise aktivieren. „Bei der synthetischen Darstellung der beiden Gallensäuren, die, von der Cholalsäure ausgehend, über den Aethylester, das Hydrazid und das Azid dieser Säure ausgeführt wird, werden so zahlreiche und eingreifende Prozeduren (langes Kochen mit Säuren und Laugen, Behandeln mit Hydrazinhydrat, Natriumnitrit etc.) vorgenommen, daß es ganz ausgeschlossen erscheint, daß dabei eine in kleinen Mengen wirksame Substanz intakt bleibt und in nahezu unveränderter Menge durch alle diese Prozesse hindurchgeht." (Magnus.) „Die verstärkende Wirkung der Galle auf die Fettspaltung durch Pankreassaft beruht daher auf ihrem Gehalt an gallensauren Alkalien. Der Organismus arbeitet hier mit ähnlichen Mitteln wie die chemische Technik, welche die Fette jetzt ebenfalls durch Fermente spaltet und diese durch kleine Mengen $MnSO_4$ aktiviert." (Magnus.) Es muß noch erwähnt werden, daß eine derartige Beeinflussung durch Cholate keineswegs eine allgemeine Eigenschaft aller Lipasen darstellt, sondern eine spezielle Eigentümlichkeit des Pankreassteapsins.

Wenn man sich die Frage vorlegt, wie die „Aktivierung" im gegebenen Falle eigentlich zustande kommt, so liegen offenbar zwei Möglichkeiten vor. Entweder handelt es sich um eine Beeinflussung des an sich schon wirksamen fertigen Enzyms oder aber um Ueberführung einer an sich unwirksamen Vorstufe (eines Zymogens) in wirksames Ferment. Letzterenfalls würden die Cholate dem Pankreassteapsin gegenüber die gleiche Rolle spielen wie die HCl des Magensaftes in bezug auf das Pepsin. (Für pflanzliche Lipasen ist es bekannt [vgl. p. 202], daß sie ähnlich wie das Pepsin durch Säuren [Milchsäure] aktiviert werden, indem ein Zymogen in wirksames Enzym verwandelt wird.) Nach den Untersuchungen von Hedwig Donath (l. c.) scheinen die Cholate der Pankreaslipase gegenüber ganz die gleiche Rolle zu spielen. Schon v. Fürth und J. Schütz hatten beobachtet, daß Steapsinlösungen, die durch Glyzerinextraktion aus einem und demselben Pankreatinpräparate gewonnen worden waren, in ihrem Verhalten gegen dieselbe Cholatlösung insofern große Verschiedenheiten zeigten, als sich die einen nur wenig, die anderen in hohem Grade aktivierbar erwiesen. Es ergab sich ferner aus Versuchen mit fraktionierter Extraktion von Pankreatin und Glyzerin, daß die beiden ersten stark wirksamen Extrakte nur wenig aktivierbar waren, während das dritte an sich viel schwächere Extrakt durch Zusatz von Cholat in seiner Wirkung bedeutend gesteigert wurde. Endlich ergab sich auch, daß Pankreaspreßsaft in dem Maße, wie er beim Stehen an direkter Wirksamkeit zunahm, an Aktivierbarkeit durch cholsaures Natron einbüßte. (H. Donath, 158c.)

Es scheint demnach, daß man es im gegebenen Falle „mit der Ueberführung eines unwirksamen Zymogens in ein wirksames Enzym zu tun hat, welche Umwandlung sich allmählich auch ‚spontan' vollzieht, durch ein katalysierendes Agens aber (in diesem Falle also Galle oder

ein gallensaures Salz) in hohem Grade beschleunigt werden kann".

Da erwiesenermaßen Pankreasextrakte, auch wenn sie in möglichst gleicher Weise dargestellt werden, Zymogen und fertiges Ferment (Lipase) in sehr wechselndem Verhältnis enthalten, begegnen Versuche, den Enzymgehalt quantitativ zu bestimmen, erheblichen Schwierigkeiten. GRÜTZNER hat ein kolorimetrisches Verfahren angewendet, indem er neutrale Lackmuslösung in Probiergläschen von etwa 1 cm Durchmesser in solcher Verdünnung vor einem weißen Schirm aufstellte, daß die Flüssigkeit in allen Gläschen den gleichen veilchenblauen Ton zeigte. Darauf wurden gleiche Mengen der verschiedenen Glyzerinextrakte und einige Tropfen neutraler Mandelemulsion hinzugetan. Die Schnelligkeit und der Grad der Rötung der Gemische ließen den Gehalt an Fettferment abschätzen. Er fand, daß das Pankreas des Hundes „unter allen Umständen am ärmsten an Lipase ist, etwa 6 Stunden nach reichlicher Fütterung. Von da steigt der Gehalt bis zur 40. Stunde." Die Drüsen hungernder Tiere wären hiernach am reichsten an dem Ferment (für die Amylase fand GRÜTZNER das gleiche). Die Versuche bedürfen der Nachprüfung, nachdem es bekannt geworden ist, daß die Lipase als unwirksames Zymogen gebildet wird.

Die aktivierende Kraft der Gallensäuren auf das Fettferment des Pankreas läßt nun auch gewisse anatomische Einrichtungen verständlich erscheinen, von denen früher die Rede war. Während nämlich in sehr vielen, man kann sagen den meisten Fällen die Ausführungsgänge des Pankreas mit dem der Leber direkt verschmelzen oder doch in nächster Nähe des Ductus choledochus münden (Amphibien, Reptilien, Vögel, carnivore und omnivore Säugetiere), ergießt sich in anderen Fällen der Pankreassaft erst viel tiefer unten in den Darm (manche herbivore Säugetiere). Nach RACHFORD (517a) würde die anatomische Konfiguration wenigstens für die Säugetiere wesentlich mitbedingt sein durch die Menge des mit der Nahrung aufgenommenen Fettes. Die größte Distanz zwischen der Einmündung des Gallenganges und des Pankreasganges findet sich beim Kaninchen.

γ) Proteasen (Pankreastrypsin).

Während das Pepsin ausschließlich bei Vorhandensein einer freien Säure Eiweißkörper zu lösen resp. chemisch umzuwandeln vermag, gibt es im Tierreich weit verbreitet andere Enzyme, welche dieselbe oder doch eine sehr ähnliche Wirkung vorwiegend in alkalischer Lösung bedingen. Nach dem bekanntesten Repräsentanten der ganzen Gruppe, dem „Trypsin" des Pankreassaftes, pflegt man diese Fermente als „Tryptasen" den „Peptasen" gegenüberzustellen. Als der eigentliche Entdecker der eiweißlösenden Kraft des Pankreassekretes muß CORVISART gelten, obschon bereits 1836 PURKINJE und PAPPENHEIM gefunden hatten, daß Pankreasextrakte feste Eiweißkörper zu lösen vermögen (296). Auffallenderweise hat CL. BERNARD dem Pankreassaft als solchem jede Wirkung auf Eiweißstoffe abgesprochen. CORVISART benützte wässerige Infuse der Pankreasdrüsen von Hunden und Hammeln und konnte 40—50 g koaguliertes Eiweiß durch den Extrakt je einer Drüse binnen weniger Stunden bei 40° C auflösen; wurde vorher mit Alkohol gefällt und der Niederschlag in Wasser gelöst, so erwies sich auch diese Lösung als wirksam. Demungeachtet darf aber eigentlich erst KÜHNE (369a) als derjenige

Forscher gelten, dessen Untersuchungen wir genauere Kenntnis über das proteolytische Enzym des Pankreas verdanken. Er bestätigte nicht nur vollkommen die Angaben Corvisarts, daß der Pankreassaft bei gleichem Gewichte eine weit größere proteolytische Wirksamkeit entfaltet als Magensaft, sondern er teilte auch die neue Tatsache mit, daß, wenn Fibrin der pankreatischen Verdauung unterworfen wird, neben Peptonen, die sich von den bei der Magenverdauung gebildeten kaum unterscheiden, auch große Mengen von Aminosäuren (Leucin und Tyrosin) gebildet werden, und führte den Nachweis, daß diese Wirkung auf einem von dem diastatischen und Fettferment verschiedenen Enzym beruht. Kühne verdanken wir auch genaue Angaben über die Herstellung wirksamer Extrakte aus frischem Drüsengewebe und aus dem sogenannten „Trockenpankreas", welches durch andauernde Behandlung der Drüsen mit Alkohol und Aether dargestellt wird (vgl. Gamgee, 244). Von einer wirklichen Reindarstellung des Trypsins kann zurzeit ebensowenig wie bei anderen Fermenten die Rede sein. Ein verhältnismäßig reines (abiuretes) Präparat scheint Mays (434) erhalten zu haben.

R. Heidenhain ist es zuerst aufgefallen, daß bei Infusion ganz frischer, noch lebenswarmer Drüsensubstanz (vom Rind und Hund) mit Glyzerin Extrakte gewonnen werden, die sich auch unter den günstigsten Bedingungen (in einer Sodalösung von 1,2 Proz.) als absolut unwirksam erwiesen, während unter sonst gleichen Umständen sehr wirksame Extrakte gewonnen wurden, wenn die fein zerriebene Drüsenmasse erst nach 24-stündigem Liegen an der Luft infundiert wurde. „Das lebende Pankreas enthält daher im besten Falle nur verschwindend kleine Mengen Ferment, verglichen mit denjenigen, welche sich in der Drüse nach dem Tode entwickeln." Es war damit der Beweis geliefert, daß das Trypsin nicht als solches in der Drüse enthalten ist, sondern als unwirksame Vorstufe, als Zymogen, welches in wasserfreiem neutralem Glyzerin löslich und darin beständig ist, aber schon durch Zusatz von Wasser aktiviert wird. Die Herstellung einer sehr wirksamen Glyzerinlösung des Trypsins gründete R. Heidenhain auf das Verhalten des Zymogens gegen schwache Säuren. Man zerreibt zu diesem Behufe das Pankreas eines Hundes 18—20 Stunden nach reichlicher Fütterung und versetzt den 24 Stunden bei Zimmertemperatur belassenen Drüsenbrei mit 1 ccm 1-proz. Essigsäure; dann erst wird Glyzerin aufgegossen und nach 3 Tagen abfiltriert. Podolinski schrieb auch dem Sauerstoff aktivierendes Vermögen zu.

Ziemlich widersprechend lauten noch die Angaben hinsichtlich des Vorhandenseins von fertigem Trypsin in dem aus dem Ausführgang der Drüse fließenden Saft. Alle älteren Autoren fanden das aus temporären oder permanenten Fisteln gewonnene Sekret mehr oder weniger proteolytisch wirksam. Corvisart, Kühne, R. Heidenhain, Schiff, Herzen u. a. dürfen hier genannt werden. Immerhin ist zu betonen, daß schon Kühne, gestützt auf das häufige Vorkommen eines direkt wenig wirksamen Saftes beim Hunde, die Annahme machte, daß dieser eine Vorstufe des Trypsins enthalte (zit. nach Mays, 434), die er als „Trypsinogen" bezeichnete. In neuerer Zeit ist nun von einer ganzen Reihe von Autoren behauptet worden, daß vollkommen rein aus einer in den Ausführgang eingebundenen Kanüle fließender Pankreassaft koagu-

liertes Eiweiß nicht zu lösen vermag, wohl aber gelegentlich Fibrin noch angreift. Am entschiedensten hat wohl DELEZENNE (156aa) diesen Standpunkt vertreten; er und FROUIN nehmen an, daß unter normalen Verhältnissen das gesamte Eiweißferment in absolut inaktivem Zustande ausgeschieden wird. Die in vielen Fällen zu beobachtende schwache (zuweilen aber auch bedeutende) Wirkung des Saftes auf Fibrin schreibt er verschiedenen zufälligen Umständen zu (Anwesenheit einer „Kinase" im frischen Fibrin resp. in Leukocyten). Da, wie gleich zu besprechen sein wird, in der Darmschleimhaut eine Substanz bereitet wird (Enterokinase), welche in hohem Maße die Fähigkeit besitzt, das Zymogen des Trypsins zu aktivieren, so können leicht Fehler auch dadurch herbeigeführt werden, daß das Sekret vor der Prüfung bereits mit der Mucosa des Darmes, wenn auch nur kurz, in Berührung gekommen ist, wie es ja wohl immer der Fall sein wird, wenn der Saft aus einer permanenten Fistel nach HEIDENHAIN-PAWLOW ausfließt. Der letztere hat daher auch später das Verfahren modifiziert und den Gang ohne seine Papille in die Bauchwand eingenäht, so daß also das Sekret wie aus einer Kanüle ohne beigemengten Darmsaft gewonnen werden kann. POPIELSKI (510e) fand beim Hunde den Unterschied der proteolytischen Wirksamkeit, je nachdem das Sekret ohne oder mit Kanüle aus einer HEIDENHAIN-PAWLOWschen Fistel aufgefangen wurde, äußerst auffallend. Bei jeder Art der Fütterung erwies sich der aus der Kanüle stammende durchsichtige und ganz farblose Saft gänzlich unwirksam auf koaguliertes Eiereiweiß. Die Ränder der Stückchen behalten ihre Konturen, die Flüssigkeit wird nicht trübe und die einzige Veränderung, die sich mit der Zeit bemerkbar macht, ist die, daß die Stückchen unter Beibehaltung ihrer Form ganz durchsichtig werden.

An die genannten Beobachter schließen sich noch BAYLISS und STARLING (48a) sowie DASTRE und STASSANO (155a) an, welche ebenfalls am Hunde experimentierten. GLAESSNER (256) fand auch den Saft aus einer Fistel vom Menschen proteolytisch ganz unwirksam, ebenso ELLINGER. KADJIKOFF (344b) konstatierte das gleiche für den Ochsen.

Eine in gewissem Sinne vermittelnde Stellung nimmt PAWLOW und seine Schüler ein. Er (NAGELS Handb., Bd. 2, p. 732) hält die Frage noch nicht für sicher entschieden. „Obgleich die physiologische Bedeutung des Protrypsins im Pankreassafte eine deutliche ist, da das in demselben vorhandene Eiweißferment die Existenz der anderen Fermente bedroht (vgl. oben), so sind doch die Fälle von aktivem Zustand des Trypsins so zahlreich, daß die Behauptung DELEZENNES ohne Nachprüfung dieser Fälle nicht ohne weiteres als zu Recht bestehend anerkannt werden kann." Jedenfalls liegen Beobachtungen vor, denen zufolge Sekret, welches aus Fisteln stammte, die nach der neueren Methode PAWLOWS angelegt waren, die eine Mischung mit Darmsaft ausschlossen, angeblich äußerst energisch, und zwar auf Eiereiweiß wirkte, wenn es durch Reizung der vom Vagus und Sympathicus stammenden sekretorischen Fasern gewonnen wurde (SAWITSCH, zit. 91). Es scheint demnach wenigstens die Möglichkeit der Bildung von Trypsin in der Drüse selbst auch während des Lebens erwiesen zu sein. Nach alledem ist es, wie BRÜCKE (91) bemerkt, wahrscheinlich, „daß das frische Sekret normalerweise nur geringe

Mengen freien Trypsins enthält und daß dieses zum größten Teil erst im Darmrohr selbst durch die Einwirkung der im Darmsaft enthaltenen Enterokinase auf das Trypsinogen entsteht". Es kann aber nicht als absolut sicher erwiesen gelten, daß das reine Sekret immer ganz frei von fertigem wirksamem Trypsin ist. So hat auch Kudrewetzky, ein Schüler Pawlows, bei seinen Untersuchungen über den Einfluß der Nervenreizung auf das Pankreassekret nicht nur bei dieser, sondern auch spontan wirksamen Saft aus der Kanüle erhalten.

Es kommt aber noch ein anderer Umstand in Betracht, auf welchen K. Mays (434) aufmerksam gemacht hat. Er konnte bestätigen, „daß der Hundepankreassaft, wie er aus der Kanüle einer temporären Fistel fließt, häufig direkt von sehr geringer proteolytischer Wirksamkeit ist; aber auch bei solchen Säften gibt es schon ein gewisses Mehr oder Weniger dieser Wirkung". Ein Saft, der die Eigenschaft besäße, wie sie Bayliss und Starling (l. c.) beschreiben, der nur Fibrin, nicht aber koaguliertes Eiweiß löse, ist ihm nicht vorgekommen, „womit aber nicht gesagt ist, daß es nicht auch solche Säfte gäbe oder vielleicht sogar direkt ganz unwirksame". Bemerkenswert ist jedenfalls die Tatsache, daß schwach wirksame Sekrete auch oft spontan eine, wenn auch nicht sehr bedeutende, Besserung der tryptischen Wirkung erkennen ließen. Dies gilt nun aber in ungleich höherem Grade von Extrakten der Drüsen. Seit R. Heidenhain wissen wir, „daß in solchen das Zymogen sich spontan — sogar bei alkalischer Reaktion — in wirksames Trypsin verwandelt, wenn auch nicht so rasch, wie durch gewisse Mittel, und daß es besonderer Vorsichtsmaßregeln bedarf, nämlich sofortiges Uebergießen mit Glyzerin, um ein direkt unwirksames Extrakt zu erhalten". Mays erhielt aus Pankreasdrüsen vom Rind, wie sie vom Schlachthaus kommen, bei Extraktion mit Wasser oder indifferenten Salzlösungen „nach wenigen Tagen Extrakte von maximaler Wirkung". Dagegen fand er wässerige Auszüge aus Katzenpankreas meist wenig oder gar nicht proteolytisch wirksam; nur ausnahmsweise wurden auch hier direkt sehr gut wirksame Extrakte gewonnen. Bei Hunden erhielt Kühne (369 a), wenn er sie in der 6. Stunde nach der letzten Fütterung schlachtete, meist sehr gut wirksame Extrakte und bemerkt, daß unwirksame Auszüge überhaupt selten sind. Unter etwa 300 frischen Pankreasdrüsen vom Schwein, welche Hekma (298 a) prüfte, fand er in etwa 6 Proz. der Fälle freies Trypsin im Preßsaft; er läßt es dahingestellt, ob in diesen Fällen das Ferment intra vitam oder post mortem gebildet worden ist. Bei Tauben fand Langendorff (l. c.) den Trypsingehalt von Glyzerinextrakten lebenswarmer Drüsen „äußerst gering". Paira-Mall (488) extrahierte bei denselben Tieren die Drüsen nach 6-stündigem Liegen und konstatierte eine starke proteolytische Wirkung in allen Fällen, wo es sich um gefütterte Tauben handelte, während die Extrakte von Hungertieren sich immer als ganz unwirksam erwiesen (im Gegensatz zum Verhalten der Schleimhaut des Drüsenmagens).

Wenn demnach auch die spontane oder durch gewisse chemische Mittel (Säuren) bewirkte Umwandlung von Trypsinogen in wirksames Enzym außer allem Zweifel steht, so muß doch das größte Gewicht auf die zuerst von Pawlows Schule festgestellte Tatsache gelegt werden, daß die volle Entfaltung der proteolytischen Wirksamkeit des

Pankreassaftes unter normalen Verhältnissen an das Hinzutreten einer Substanz geknüpft erscheint, welche, von der Darmschleimhaut erzeugt, als spezifischer Aktivator (Koenzym, Kinase) des Trypsinogens fungiert, ähnlich wie die Gallensäuren für das Fettferment (Steapsin). Im Jahre 1899 wurde diese Entdeckung, die man wohl als eine der wichtigsten auf dem Gebiete der Verdauungsphysiologie bezeichnen darf, zuerst von SCHEPOWALNIKOW (556a) gemacht, indem er fand, daß Pankreassäfte von an sich nur äußerst geringer proteolytischer Wirkung durch kleine Mengen frischen Schleimhautextraktes oder auch des aus einer Darmfistel fließenden Sekretes außerordentlich schnell aktiviert werden, und zwar ganz ausschließlich in bezug auf seine proteolytische Funktion. Ueber die Natur und Herkunft dieser von PAWLOW als „Enterokinase“ bezeichneten Substanz herrscht noch nicht genügende Klarheit. Während sie von PAWLOW als eine Art von Ferment („Ferment der Fermente“) aufgefaßt wird, unter dessen Einwirkung das Zymogen des Trypsins allmählich in wirksames Ferment übergeht, fassen METSCHNIKOFF und seine Schüler, vor allem DELEZENNE, das Verhältnis zwischen Enterokinase und Trypsinogen analog der von EHRLICH angenommenen Beziehung zwischen Komplement und Immunkörper auf.

„Wie z. B. bei der Hämolyse das Komplement durch Vermittlung des Immunkörpers (‚Zwischenkörpers‘ oder ‚Ambozeptors‘, EHRLICH) an den Erythrocyten verankert wird, so müßte nach DELEZENNES Auffassung auch das Trypsinogen analog einem Komplement erst vermittels der Enterokinase (des Ambozeptors) an das Eiweißmolekül verkettet werden, ehe es das Molekül anzugreifen vermöchte. Es gebe somit kein spezifisches Enzym Trypsin, sondern die proteolytische Wirkung käme nur der Verbindung Trypsinogen und Enterokinase zu.“ (v. BRÜCKE.) Dieser Auffassung haben sich auch HAMBURGER und HEKMA (284a) sowie DASTRE und STASSANO angeschlossen, von der Beobachtung ausgehend, daß eine bestimmte Menge Darmsaft nur eine ebenfalls bestimmte Menge Pankreassekretes zu aktivieren vermag, wodurch eine katalytische Wirkung der Enterokinase auf das Trypsinogen ausgeschlossen erscheint. COHNHEIM, der diese Meinung teilt, behauptet sogar, daß durch einen Ueberschuß an Enterokinase die Trypsinwirkung stark gehemmt werde (36). Es stehen dem aber Beobachtungen von anderer Seite gegenüber, denen zufolge die Möglichkeit besteht, durch kleine Mengen Enterokinase sehr viel Zymogen zu aktivieren. Auch darf nicht unerwähnt bleiben, daß nach PAWLOW eine gewisse Zeit vergeht, bevor sich bei Zusatz einer Enterokinose enthaltenden Lösung zu Pankreassaft die aktivierende Wirkung geltend macht. „Wird zu frischem, also nur trypsinogenhaltigem Pankreassaft Enterokinase zugesetzt und zu gleicher Zeit eine Fibrinflocke in die Mischung gebracht, so wird dieses Fibrin erst viel später verdaut, als wenn es in Pankreassaft gelegt wird, der bereits vor einiger Zeit mit Enterokinase aktiviert wurde“ (zit. nach v. BRÜCKE). Nach DELEZENNES Theorie ist diese Beobachtung nicht zu erklären, nach ihr besteht das aktivierte Pankreassekret ja nur aus einem Gemenge von Enterokinase und Trypsinogen, und diese müßten sofort nach der Vermengung beider Säfte dieselben Eigenschaften zeigen, wie längere Zeit nachher. Es spricht also diese Beobachtung vielmehr dafür, daß erst eine Reaktion zwischen Enterokinase und Trypsinogen stattfinden muß, ehe das

Gemenge seine proteolytische Wirkung gewinnt. Allerdings hat demgegenüber Bayliss behauptet, daß die Umwandlung des Trypsinogens in Trypsin durch Enterokinase bei Körpertemperatur momentan erfolge. Alles in allem genommen, scheint mir die Ansicht Pawlows von der Fermentnatur der Enterokinase die weitaus größere Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Es scheint auch, daß es sich, soweit darüber Untersuchungen vorliegen, überall in der Wirbeltierreihe um die gleiche Substanz handelt. Hamill (284 b) konnte wenigstens bei der Prüfung der Enterokinase sehr verschiedener Tiere (Frösche, Tauben u. a.) auf den Pankreassaft von Hunden, Katzen und Kaninchen keine Unterschiede finden.

Ueber die Verbreitung der Enterokinase in der Darmschleimhaut liegen hauptsächlich Untersuchungen von Hekma (298 a) vor. Was zunächst die Herstellung wirksamer Extrakte anlangt, so war das Verfahren folgendes: Die mit Wasser gut abgespülten Darmstücke wurden mit Glaspulver zu einem feinen Brei zerrieben und dabei allmählich die Extraktionsflüssigkeit (2-proz. Fluornatrium) zugefügt; nach 24-stündigem Stehen bei Zimmertemperatur wurde filtriert und mit den Filtraten die Versuche angestellt. Sie erwiesen sich mehrere Tage haltbar. Es wurden hauptsächlich Därme von Schweinen und Katzen verwendet. Die Wirksamkeit solcher Extrakte wurde dann in der Weise untersucht, daß ihnen frischer Pankreaspreßsaft (vom Schwein) und kleine Stückchen geronnenes Eiereiweiß (Mettsche Röhrchen) zugefügt wurden. Die Digestion erfolgte bei 38° C, und es wurde die Wirksamkeit oder Unwirksamkeit der Preßsäfte allein stets in Kontrollversuchen festgestellt. Dabei ergab sich nun, daß, wie aus der Schleimhaut des Dünndarmes, so auch aus der des Dickdarmes Enterokinase zu gewinnen war. Extrakte aus der Wand des Duodenums und dem Anfang des Jejunums zeigten sich nahezu gleich stark wirksam; einen viel schwächeren Einfluß als diese übten Extrakte aus dem unteren Teil des Jejunums und des Ileums; die Wirksamkeit von Auszügen aus dem oberen Dickdarm näherte sich der von solchen aus dem Ileum.

Diese Ergebnisse sind von Bedeutung mit Rücksicht auf die von der französischen Schule geäußerte Ansicht, daß die Enterokinase von den Leukocyten der Peyerschen Haufen und der Solitärfollikel gebildet werde. Auch hier steht wieder Delezenne in erster Reihe. Er gibt an, daß Extrakte von den Teilen der Darmwand, welche Peyersche Plaques enthalten, reicher an Enterokinase sind als andere, in welchen Follikel fehlen oder nur spärlich vorkommen. Extrakte von Lymphdrüsen sowie Suspensionen von Leukocyten aus aseptischen Abszessen sollen eine „kinase leucocytaire“ enthalten, welche in ihrer Wirkung nach Delezenne durchaus der Enterokinase entspricht. Simon und Stassano (598 a) machen speziell die eosinophilen Leukocyten dafür verantwortlich. Auch Ciaccio (127 a) will in Leukocyten während der Verdauung Kinase gefunden haben. Diesen Angaben stehen nun eine ganze Reihe anderer gegenüber, die sich auf durchaus negative Ergebnisse beziehen. So fanden Camus und Gley (98 a) Leukocyten, welche auf aseptischem Wege aus Lymphe und Blut gesammelt worden waren, unwirksam auf Trypsinogen, und Bayliss und Starling (l. c.) konstatierten das gleiche an Lymphdrüsen-

extrakten. Auszüge aus PEYERschen Plaques fanden sie nur ganz schwach wirksam. Auch HEKMA (l. c.) bestreitet entschieden, daß die Enterokinase von den Lymphkörpern der PEYERschen Plaques geliefert werde, und stützt sich dabei hauptsächlich auf den Umstand, daß die Wirksamkeit von Extrakten derselben bedeutend geschwächt wird, wenn man vorher die Epithelschicht durch Abschaben entfernt. Er vermutet daher, daß die Enterokinase einen Bestandteil des Darmsaftes darstellt und von den LIEBERKÜHNschen Drüsen sezerniert wird.

Es ist kaum möglich, sich auf Grund aller dieser widersprechenden Behauptungen ohne eigene Untersuchungen ein Urteil zu bilden, doch scheint mir die Auffassung DELEZENNES von der Bedeutung der Leukocyten für die Bildung der Enterokinase auch durch HEKMAS Untersuchungen noch keineswegs endgültig widerlegt zu sein, und neue Versuche sind jedenfalls dringend erforderlich.

Ebensowenig läßt sich zurzeit über die Fermentnatur der Enterokinase ein sicheres Urteil fällen. Manche der Eigenschaften dieses merkwürdigen Stoffes scheinen aber doch sehr zugunsten der Annahme PAWLOWS zu sprechen. Schon DELEZENNE hat die Reindarstellung der Enterokinase allerdings ohne Erfolg versucht, indem er ihr großes Adsorptionsvermögen benützte. Wie Pepsin und andere Fermente haftet sie Niederschlägen von Calciumphosphat oder Kollodium an und ist auch durch Alkohol und Essigsäure fällbar; Fibrin bindet sie quantitativ, so daß man nach DELEZENNE eine Enterokinase haltende Flüssigkeit völlig davon befreien kann, wenn man sie mit einigen Fibrinflocken durchschüttelt. Sehr bemerkenswert ist auch die ebenfalls von DELEZENNE entdeckte Tatsache, daß die Enterokinase auch von roten Blutkörperchen fest gebunden wird, so daß diese nun für Pankreassaft empfindlich werden. Bezüglich des Verhaltens höheren Temperaturgraden gegenüber besteht noch keine Uebereinstimmung. Die meisten Autoren geben an, daß es sich um eine thermolabile Substanz handelt, die allerdings verhältnismäßig hohe Temperaturen verträgt und erst bei 67—70° C zerstört wird. Doch wurde auch behauptet, daß sie ohne Schaden sogar 20 Minuten auf 120° erhitzt werden kann. Gegen die Fermentnatur würde auch sprechen, daß die Enterokinase in 90-proz. Alkohol löslich ist (COHNHEIM).

Zwischen spezifischen Aktivatoren, wie wir solche in den Gallensäuren für das Pankreassteapsin, in der Enterokinase für das Trypsinogen kennen gelernt haben, und anderen eine Enzymwirkung „fördernden“ Mitteln lassen sich wohl kaum ganz scharfe Grenzen ziehen. So darf die HCl als spezifischer Aktivator für das Pepsin gelten, aber zahlreiche andere Säuren vermögen dasselbe, nur in viel geringerem Grade, zu leisten. So ist es denn auch bekannt, daß in Pankreasdrüsen oder wässerigen Extrakten sich allmählich „spontan“ Trypsin bildet, namentlich aber unter dem Einfluß verdünnter Säuren.

Nur kurz sei darauf hingedeutet, daß nach den Untersuchungen von DELEZENNE und ZUNZ (vgl. OPPENHEIMER, 487, p. 208) auch Kalksalzen eine sehr ausgesprochene aktivierende Kraft zukommt (am besten bei etwa 0,5 Proz.).

Was nun die Eigenschaften des aktivierten Fermentes selbst angeht, so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß die proteolytische Wirksamkeit desselben sich am kräftigsten bei schwach alkalischer Reaktion der Lösung entfaltet (durchschschnittlich etwa 0,3 Proz. Na_2CO_3).

Auch ist ja der Pankreassaft selbst stark alkalisch. Demungeachtet wirkt aber Trypsin auch in neutraler und selbst in schwach saurer Lösung, wie schon Corvisart angegeben hatte. Die schwächste Konzentration von Na_2CO_3, die als Optimum angegeben wurde, war 3-prom. (Kühne), die stärkste 9—12-prom. (R. Heidenhain, Vernon). Dietze (158 a) hat die tryptische Verdauung in Lösungen von Hydroxyden der Erdalkalimetalle [$Ca(OH)_2$, $Ba(OH)_2$, $Sr(OH)_2$] untersucht und fand, daß das Optimum für alle drei Hydroxyde bei einer Konzentration von etwa $^1/_{140}$—$^1/_{300}$ molekular normal gelegen ist, was darauf hinweist, daß die begünstigende Wirkung ausschließlich von den Hydroxylionen abhängt, während das Kation ohne Einfluß auf die Verdauung ist. Nach Kanitz (345 a) bieten die günstigsten Verhältnisse für tryptische Verdauung Lösungen, welche in bezug auf HO-Ionen $^1/_{70}$—$^1/_{200}$ normal sind. Bei größerem Alkaligehalt erfährt das Trypsin sehr bald Schädigung. Nach Kudo (368 a) soll dies schon bei einem Gehalt der Lösung an Na_2CO_3 von 0,14 Proz. der Fall sein (?). Auch Vernon (633 a) findet, daß Trypsin durch Na_2CO_3 außerordentlich leicht zerstört wird; so wurden z. B. in 0,4-proz. Na_2CO_3 bei 38° 65 Proz., in 1-proz. Na_2CO_3 80 Proz., in einer wässerigen Lösung ohne Na_2CO_3-Zusatz dagegen nur 30 Proz. des Fermentes in einer Stunde zerstört. Man sieht, daß hier noch manches unklar und widersprechend erscheint, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß die einzelnen Autoren unter sehr verschiedenen Bedingungen gearbeitet haben. Insbesondere kommt, wie Vernon (633 aaaa) gezeigt hat, der Eiweißgehalt der Lösungen sehr in Betracht, da Eiweißstoffe (vielleicht auch andere Kolloïde ?) in hohem Grade die Eigenschaft besitzen, das Trypsin gegen die Selbstzerstörung in alkalischer Lösung zu schützen. Je stärker alkalisch die Trypsinlösung war, um so größere Eiweißmengen waren zum Schutze des Fermentes nötig. Vernon nimmt an, daß es dabei im wesentlichen auf das Vermögen ankommt, Alkali (HO-Ionen) zu binden. Derselbe Forscher untersuchte Pankreasextrakte verschiedener Tierarten und fand, daß sie sich Alkali gegenüber verschieden widerstandsfähig erweisen. Gegen die daraus gezogene Schlußfolgerung, daß es wohl mehrere Trypsine gibt, sind aber ernste Bedenken zu äußern. Einen sehr auffallenden und an die entsprechenden Verhältnisse bei den diastatischen Enzymen erinnernden Einfluß besitzt die CO_2 auch auf die Wirkung des Trypsins. Versuche, welche Schierbeck (572 a) anstellte, ergaben zunächst, daß die Verdauung (Lösung) einer Scheibe von koaguliertem Eiereiweiß weit schneller in einer CO_2-haltigen als in einer CO_2-freien alkalischen (0,02—0,5 Proz. Na_2CO_3) Trypsinlösung fortschreitet. Es muß daher die CO_2 einen stark fördernden Einfluß auf die Wirkung des Trypsins in einer alkalischen Flüssigkeit ausüben. Ist dagegen die Reaktion sauer, so zeigt sich, wie bei den Diastasen, daß die CO_2 nun einen hemmenden Einfluß ausübt (0,005 Proz. Milchsäure). Im übrigen fällt aber Trypsin durch verdünnte Säuren unzweifelhaft der Zerstörung anheim. Die Untersuchungen Langleys (390 a) haben die ursprünglichen Angaben Kühnes durchaus bestätigt, indem er zeigte, daß wirksame Glyzerinextrakte des Pankreas sehr erhebliche Mengen ihres Trypsins einbüßen, wenn sie etwa 2 Stunden in 0,5-proz. HCl erwärmt werden. Kühne hatte gefunden, daß für Trypsin 0,05 Proz. HCl die Grenze ist, bis zu welcher die Verdauungswirkung desselben ohne Schädigung bleibt. Seitdem sind allerdings Beobachtungen gemacht worden, welche zeigen, daß Trypsin Fibrin unter Umständen aufzulösen vermag, die ehemals für nicht möglich erachtet wurden. C. A. Ewald beobachtete, daß Fibrin von Trypsin in einer Lösung verdaut wurde, welche 0,3 Proz. HCl enthielt, und diese Beobachtung ist im wesentlichen von Mays (434) unter Kühnes Leitung bestätigt worden. Es scheint jedoch, daß dies nur dann der Fall ist, wenn große Mengen Fibrin vorhanden sind, welche die freie Säure binden. In der gleichen Weise ist wohl auch die Angabe von Lindberger (Malys Jahresber., 1883) zu deuten, derzufolge Milchsäure von 0,2 Prom. bei gleichzeitiger Anwesenheit von Galle fördernd wirkt. Alle diese Untersuchungen geben

aber keinen Aufschluß darüber, in welcher Weise die Anwesenheit freier Säure auf das Trypsin wirkt, ob durch Hemmung des Verdauungsprozesses oder durch Vernichtung des Fermentes. Indem KUDO (368a) die Einwirkung von Trypsin auf Caseïnlösungen untersuchte, konnte er die außerordentliche Empfindlichkeit des Fermentes gegen freie Säuren feststellen. So genügt von H_2SO_4 schon ein Bruchteil eines Tausendstelprozentes, um eine Hemmung zu bewirken, desgleichen von HCl, während die organischen Säuren in ihrer hemmenden Wirkung etwa 3mal so schwach sind als die anorganischen. Der hemmenden Wirkung geht die zerstörende durchaus nicht parallel; während die erstere bei den organischen Säuren stark ausgesprochen ist, macht sich die zerstörende Kraft nur wenig geltend. So schädigt die Milchsäure, welche die Verdauung am wenigsten hindert, das Ferment selbst am meisten, bei Butter- und Essigsäure trat eine zerstörende Wirkung überhaupt niemals hervor. Für die anorganischen Säuren gilt jedoch der Satz: „je stärker eine Säure die tryptische Verdauung hemmt, um so größer ist auch ihre deletäre Wirkung auf das Ferment“.

Schon R. HEIDENHAIN hatte der Galle (resp. den Cholaten) einen fördernden Einfluß auf die Wirkung des Trypsins zugeschrieben, und spätere Untersuchungen haben dies im allgemeinen bestätigen können. So beobachtete RACHFORD (l. c.) bei Zusatz von Galle zu Pankreassaft vom Kaninchen ausnahmslos eine Steigerung der verdauten Eiweißmenge um 25 Proz., und er fand sogar, daß die Trypsinwirkung durch einen solchen Zusatz auch dann noch gefördert wird, wenn das zu verdauende Fibrin zur Hälfte mit Säure (HCl) gesättigt war, ja daß selbst freie HCl in geringen Mengen bei Gegenwart von Galle die Trypsinwirkung nicht völlig zu hemmen vermag. Schon in dem Abschnitt über die Verdauung der Fische war davon die Rede, daß nach KNAUTHE Karpfengalle in hohem Maße die tryptische Wirkung von Auszügen des Hepatopankreas steigert. Eine deutliche, aber nicht eben bedeutende Steigerung der Eiweißverdauung durch Pankreassaft vom Hunde beobachtete auch BRUNO, ein Schüler PAWLOWS, bei Zusatz von Hundegalle (zit. 241d). Diesen positiven Angaben stehen allerdings auch negative Befunde gegenüber (vgl. 241d). Zuletzt kamen O. v. FÜRTH und J. SCHÜTZ (241d) zu dem Schluß, „daß die Förderung der Trypsinwirkung durch die Galle sehr wenig konstant und ihrer Intensität nach unvergleichlich geringer ist als die analoge Förderung der Steapsinwirkung“.

In hohem Grade empfindlich erweist sich das möglichst gereinigte Trypsin gegen Temperaturerhöhung. Nach BIERNATZKI (70) verliert es schon bei 50° C in 0,25—0,5-proz. Sodalösung seine Verdauungsfähigkeit vollständig und wird schon erheblich geschwächt, wenn es auch nur 5 Minuten einer Temperatur von 45° C ausgesetzt wird, was um so bemerkenswerter ist, als bei 40° C die Verdauung am raschesten verläuft. Die Schwächung des Enzyms äußert sich in einer Verlangsamung des proteolytischen Prozesses, so daß das Fibrin 2—3mal so lange Frist braucht, um aufgelöst zu werden. Bei gleichzeitigem Vorhandensein gewisser Salze [insbesondere $(NH_4)_2SO_4$, $(NH_4)Cl$, $(NH_4)NO_3$, NaCl und phosphorsaures (NH_4)] wird die Widerstandsfähigkeit des Trypsins gegen Temperatursteigerung in noch auffallenderer Weise erhöht, als jene des Pepsins. In Anwesenheit mancher der genannten Salze braucht man mindestens **60° C**, um das Trypsin zu zerstören. Für das $(NH_4)_2SO_4$ betrug der günstigste Gehalt $^1/_2$—1 Proz. Der schützende Einfluß war aber auch noch bei $^1/_8$ Proz. merklich. Viel schwächer als die (NH_4)-Salze wirkt NaCl, welches erst in größerer Menge (2—3 Proz.) eine Temperatursteigerung auf 55° C ermöglicht. Ganz ähnlich wie die Salze wirken auch die Eiweißkörper (Albumosen, Peptone), und ist es wohl diesem Umstande hauptsächlich zuzuschreiben, daß frisches Pankreassekret im Vergleiche zum reinen Trypsin eine viel größere Resistenz gegen Temperaturerhöhung besitzt.

Von ganz wesentlicher Bedeutung für diese letztere ist auch wieder die Re-

aktion der Fermentlösung, indem sich zeigte, daß das Trypsin bei neutraler oder schwach saurer Reaktion noch weniger widerstandsfähig gegen Erhitzung ist als in 0,25-proz. Sodalösung: alle Trypsinproben, die bei alkalischer Reaktion durch 50° C zerstört zu sein pflegten, gingen in neutraler oder saurer Lösung schon bei 45° C (nach 5 Minuten) zugrunde. „Noch interessanter ist es, daß bei neutraler oder schwach saurer Reaktion weder Albumosen und Peptone (Eiweißkörper) noch Salze das Ferment zu schützen vermögen. Man muß daher annehmen, daß die alkalische Reaktion an sich die Widerstandsfähigkeit des Trypsins gegen die Erhitzung vergrößert. Die Salze und Eiweißkörper helfen nur sozusagen der alkalischen Reaktion deren schützenden Einfluß prägnanter zum Vorschein zu bringen.“

Es ließ sich erwarten, daß für eine neutrale oder schwach saure Trypsinlösung schon geringere Wärmegrade genügen, um die proteolytische Wirksamkeit des Enzyms zu schwächen, als bei alkalischer Reaktion. In der Tat genügt unter diesen Umständen schon eine Temperatur von 40° C (10—15 Minuten), um eine merkliche Beeinträchtigung der Wirkung zu erzielen.

Wie man sieht, besteht eine sehr weitgehende Analogie zwischen dem Verhalten des Trypsins einerseits, des Pepsins und Ptyalins andererseits gegen Temperaturerhöhung. Bei allen drei Enzymen hängt der zerstörende Wärmegrad von verschiedenen Umständen ab. Es tritt zunächst deutlich hervor, „daß das Ferment im Sekrete und isoliertes Ferment bei **verschiedenen** Temperaturen vernichtet werden, und zwar ist im ersten Falle das Enzym resistenter als im zweiten“. Es hängt dies unzweifelhaft von der Anwesenheit gewisser Substanzen im Sekrete ab, welche das Enzym zu schützen vermögen. „Für die proteolytischen Fermente (Pepsin, Trypsin) ergab sich als von wichtigster Bedeutung die Reaktion, bei welcher dieselben der Erhitzung unterworfen werden. Die Reaktion, die für die beste Entfaltung der spezifischen Leistungsfähigkeit dieser Enzyme notwendig ist, die saure für das Pepsin, die alkalische für das Trypsin, schützt dieselben zugleich vor dem schädigenden Einflusse eines gewissen Wärmegrades: daher werden das Pepsin und Trypsin in neutraler Lösung durch niedrigere Temperatur zerstört als das eine in der sauren, das andere in der alkalischen. Für das Ptyalin scheint dagegen die Reaktion ohne große Bedeutung in dieser Beziehung zu sein.“ „Das zweite wichtige Moment ist die Anwesenheit von Salzen und Eiweißkörpern. Verschiedene Körper und speziell einige Ammoniaksalze für das Trypsin und Ptyalin, sehr zahlreiche für das Pepsin, ferner Eiweißkörper (Albumosen, Peptone) besitzen die Eigenschaft, die Resistenz der Verdauungsenzyme gegen die Erhitzung zu heben.“ (BIERNATZKI.) „Je reiner das Enzym ist, desto weniger widerstandsfähig ist es gegen die Temperaturerhöhung.“

In neuester Zeit hat auch E. W. SCHMIDT (577) die Untersuchungen BIERNATZKIs weiter fortgeführt. Er konnte feststellen, daß Trypsin in einer 5-proz. Peptonlösung sogar Aufkochen ohne Schaden verträgt. Auch Gelatine- und Agarlösungen schützen das Ferment vor Zerstörung bei Siedehitze. Noch erstaunlicher ist die Widerstandsfähigkeit trockener Trypsinpräparate. SCHMIDT suspendierte Trypsinpulver in wasserfreiem Glyzerin und erhitzte mehrere Minuten zum Sieden (Siedepunkt 292°!); mit 0,3-proz. Na_2CO_3-Lösung verdünnt, verdaute dann das Gemisch eine Fibrinflocke ganz glatt. Es gelingt so durch Erhitzen passender Gemenge von Trypsinpulver und Agar oder Celloïdin, völlig sterile, keimfreie Fermentpräparate herzustellen, die es verstatten, ohne antiseptische Beimischungen mit gehörig sterilisierten Eiweißstoffen aseptische Verdauungsversuche in vitro anzustellen, die im übrigen ganz normal verliefen. (F. W. SCHMIDT.) Eine solche Methode erschien um so erwünschter, als der bakterizide Wert des gerade bei Pankreasverdauungsversuchen so

viel verwendeten Thymols neuerdings in Frage gestellt wurde. F. W. SCHMIDT (577 a) konnte sich überzeugen, „daß in allen Verdauungsgemischen mit Thymol, die schwach alkalische Reaktion zeigten, lebende Bakterien in wechselnder Zahl vorhanden waren", so daß das Resultat eines Versuches, bei dem Eiweiß der Einwirkung tryptischer Fermente unter Zusatz von Thymol unterworfen wird, nicht als einwandfrei gelten kann. „Die in den Verdauungsgemischen vorhandenen Bakterien greifen sowohl das Ferment an, wie sie auch das der Verdauung unterworfene Eiweiß mitabzubauen imstande sind. Die entstandenen Spaltungsprodukte können deshalb nicht allein auf Rechnung einer spezifischen Wirkung des beigegebenen tryptischen Enzymes gesetzt werden." Außer für die gemeinsten Fäulnisbakterien ist das Thymol auch noch für eine ganze Anzahl anderer Formen (*Bacillus fluorescens, liquefaciens, Bacillus vulgaris*) ungiftig. Uebrigens erleidet die Anwendung der üblichen Antiseptika bei Pankreasverdauungsversuchen schon dadurch eine gewisse Einschränkung, daß, wie KAUFMANN (349) gezeigt hat, sowohl Thymol wie Toluol, Chloroform und Fluornatrium schwächere Trypsinlösungen in ihrer fibrinverdauenden Kraft merklich schädigen.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen hängt, wie bei allen anderen daraufhin untersuchten Fermenten, auch beim Trypsin die Lösungsgeschwindigkeit von festem Eiweiß (Fibrin) ganz wesentlich mit von der Menge des vorhandenen Enzymes ab. Nach den sehr eingehenden Untersuchungen von PALLADIN (489), in dessen Arbeit sich auch die gesamte einschlägige Literatur berücksichtigt findet, wird das Trypsin im Gegensatz zum Pepsin bei der Verdauung ungleich stärker verbraucht. Andererseits aber hemmen die gebildeten Peptone die Pepsinverdauung sehr bedeutend, die Trypsinverdauung aber gar nicht. Es ist mehrfach behauptet worden, daß auch für das Trypsin die SCHÜTZ-BORISSOWsche Regel Geltung habe, und auch PALLADIN fand das Quadratwurzelgesetz unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen nahezu bestätigt. Dies gilt aber nur, wenn man das zerkleinerte Eiweiß einfach in die Verdauungsflüssigkeit bringt oder METTsche Röhrchen damit füllt. Werden aber möglichst alle Störungen und Hemmungen (durch Verdauungsprodukte) vermieden und handelt es sich um die Verdauung von festem Eiweiß (oder Leim), so sind die gelösten Mengen proportional der Kubikwurzel aus dem Quadrat der Fermentmengen, ein Satz, den GRÜTZNER auch für das Pepsin als geltend betrachtet. Bei Anwendung von gelöstem Eiweiß fand PALLADIN, wie auch schon andere Beobachter eine direkte Proportionalität zwischen den Fermentmengen und den von ihnen gelösten Eiweißmengen. „Die n-fache Menge Ferment arbeitet n-mal so schnell wie die einfache" (VOLLHARD).

δ) Die chemischen Wirkungen des Trypsins.

Wie das Pepsin in saurer Lösung Eiweißkörper auflöst und schließlich in Albumosen und Peptone verwandelt, so werden dieselben auch vom Trypsin in schwach alkalischer Lösung (aber auch bei neutraler oder schwach saurer Reaktion) in ganz analoger Weise hydrolytisch gespalten, doch besteht der wesentliche Unterschied, daß letzterenfalls die Spaltung weitergeht, indem schließlich auch verschiedene Aminosäuren gebildet werden. Aber auch der ganze Verlauf der Lösung gestaltet sich bei der Trypsinverdauung etwas anders als bei der peptischen Verdauung. Das Trypsin zertrümmert mehr, wie das ja auch der von KÜHNE geschaffene Name besagen soll, die Eiweißkörper, namentlich das Fibrin, in kleine Krümelchen; das Pepsin löst sie von den Rändern her allmählich auf. (PALLADIN.)

Es ist sehr bemerkenswert, daß gewisse Eiweißkörper oder dem Eiweiß nahestehende Substanzen von Trypsin kaum angegriffen werden. Hier ist vor allem das

Bindegewebe (kollagene Substanz) zu nennen, sowie die im frischen Eierklar und im Blutserum enthaltenen Eiweißstoffe, ja es wird durch die Anwesenheit dieser Körper sogar die tryptische Verdauung anderer Stoffe gehemmt, auch das reine Hämoglobin erweist sich Trypsin gegenüber als außerordentlich schwer angreifbar. „Im genuinen (Pferde-)Serum widersteht ein annähernd konstanter erheblicher Teil des koagulablen Eiweißes der Trypsinverdauung und wird auch bei längerer Einwirkung des Fermentes und bei Zusatz neuer Fermentmengen nicht weiter beeinflußt. (Oppenheimer und Aron, 487 a.) Allerdings handelte es sich bei diesen Versuchen um relativ kurze Zeiten (Maximum 12 Tage) und nicht sehr große Enzymmengen. Durch Anwendung ungeheurer Enzymmengen und sehr langer Zeiten soll es nach Oppenheimer und Michaelis (zit. 487 a) allerdings gelingen, auch genuines Serum restlos (bis zum Verschwinden der Biuretreaktion) aufzuspalten. Die erwähnte Resistenz der Serumeiweißkörper geht zum größten Teil verloren, wenn das Serumeiweiß durch Koagulation denaturiert wird; sie wird auch durch kurze Vorbehandlung mit Pepsinsalzsäure erheblich verringert. Man durfte voraussetzen, daß auch im Darm selbst wie außerhalb desselben Serum, welches nur der tryptischen Verdauung unterliegt, schlechter ausgenützt wird, als solches, welches vorher durch peptische Vorverdauung denaturiert wurde. Versuche, welche Oppenheimer und Rosenberg (487 a) in dieser Richtung an Hunden mit einer sogenannten selbstschließenden Darmfistel anstellten, sprechen durchaus zugunsten einer solchen Voraussetzung. Man hat diese Resistenz der genannten, in natürlicher Lösung vorkommenden Eiweißstoffe mit dem Vorhandensein von Antikörpern (Antitrypsin) namentlich im Blute in Zusammenhang bringen wollen, indessen kann dieser Umstand, wenn überhaupt, nicht allein dafür verantwortlich gemacht werden, indem sich bei vergleichenden Versuchen (in vitro) mit normalem und mit inaktiviertem, durch Erwärmen auf 68° C seines Antitrypsins beraubtem Serum herausstellte, daß bei Anwendung gleicher Trypsinmengen nach einer gewissen Zeit in beiden Fällen ein gleicher Anteil des Serumeiweißes unangegriffen gefunden wurde. Nur in den ersten Stadien trat eine deutliche Differenz im Sinne einer Verzögerung der Angreifbarkeit hervor. „Das genuine Serum erreicht langsam, erst nach mehreren Tagen, einen Punkt, den das inaktivierte schon nach 24 Stunden erreicht hat.“ Somit ist offenbar die Angreifbarkeit oder Nichtangreifbarkeit des genuinen Serumeiweißes durch Trypsin an gewisse besondere Eigenschaften desselben geknüpft. Ob dieselben mehr physikalischer oder chemischer Natur sind, bleibt vorläufig dahingestellt. Hedin (293 aa) denkt an eine „Aufnahme und Verfestigung des Trypsins entweder durch das Serumalbumin selbst oder durch irgendwelche ihm anhaftende Substanz“. Wenn man sich aber erinnert, daß Abderhalden und Steinbeck (4) neuerdings nachgewiesen haben, daß gelöste Eiweißkörper auch dem Pepsin gegenüber resistent erscheinen (vgl. oben p. 1301 f.), so liegt die Vermutung nahe, daß auch im vorliegenden Falle der Zustand der Lösung die Hauptursache der Unangreifbarkeit darstellt.

Daß aber auf der anderen Seite auch feste Eiweißsubstanzen von Trypsin schwer oder gar nicht angegriffen werden, dafür liefern einmal das rohe, frische Bindegewebe und dann vor allem lebende Zellen die besten Beispiele. In ersterer Hinsicht ist es bekannt, daß wenigstens bei den Menschen rohes Bindegewebe fast quantitativ mit den Faeces ausgeschieden wird, wenn die Magenverdauung fehlt oder doch nur mangelhaft erfolgt. Wir verdanken hierüber namentlich Ad. Schmidt (576 a) eingehende Untersuchungen. Wie die Pepsin-HCl-Wirkung, so hat man auch die Trypsinverdauung mit Erfolg für histologische Zwecke benützt, so unter anderem zur Erforschung des retikulierten Bindegewebes (vgl. Mall, 422 a).

Die verschiedene Wirkung von Magen- und Pankreasverdauung läßt sich, da Muskelfasern bis zu einem gewissen Grade der Pepsin-HCl-Wirkung widerstehen,

an Würfeln aus rohem Fleisch leicht zeigen. „Solche zerfallen in Magensaft nach einiger Zeit, zumal wenn man gelegentlich umschüttelt, in feinste Fäserchen; das Bindegewebsgerüst wird rascher gelöst als die Muskelbündel. Im Pankreassaft dagegen bleiben die Würfel ganz und können auch durch Schütteln nicht zerkleinert werden. Auf der Oberfläche sieht man das Bindegewebsgerüst hervorragen, während die Muskelfasern aus den Maschen herausverdaut werden.“ (Zit. nach OPPENHEIMER, Handb. d. Biochem., Bd. 3, 2, p. 100.)

Die Widerstandsfähigkeit lebender Gewebe gegen die Trypsinverdauung hängt aufs innigste mit der oft behandelten Frage nach dem Fehlen einer Selbstverdauung des Magendarmtraktus zusammen. Wir verdanken darüber namentlich MATTHES (431) und FERMI sehr interessante Versuche, doch kann hier auf dieselben nicht näher eingegangen werden. Als besonders bemerkenswert sei nur angeführt, daß rote Blutkörperchen von Trypsin nicht angegriffen werden, solange sie lebend sind, und daß auch lebende Frösche in kräftig wirkenden Fermentlösungen tagelang (bei 25° C) normal blieben. Sie sahen dann nur „äußerst sauber, wie ganz frisch gewaschen“ aus. Es erklärt sich dies einfach daraus, daß die oberflächlichen (abgestorbenen) Epithelzellen wegverdaut wurden. Demgegenüber konstatierte PÓLYA (510d), daß starke Trypsinlösungen oder aktivierter Pankreassaft, in die Drüse von Hunden eingespritzt, schwere Veränderungen (Blutung, Nekrose) hervorrufen, die er auf Selbstverdauung bezieht, dagegen ausbleiben, wenn das Trypsin durch Erwärmen zerstört oder inaktiver Saft benützt wird. Es ist dabei aber wohl mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die schädliche Wirkung von der Einstichstelle, d. h. von abgestorbenen Gewebspartien, ihren Ausgang nehmen.

Ueber anscheinend ganz einwandfreie Resultate berichtet auch KIRCHHEIM (349a), welcher sowohl mit Pankreatin Rhenania wie auch mit selbst hergestellten Präparaten ausgesprochene Verdauungserscheinungen an einem lebenden Froschbein und auch am Rattenschwanz beobachtete. In beiden Fällen gelang es, die Weichteile in mehreren Stunden bis auf den Knochen zu verdauen. Dagegen zeigten die von GRÜBLER, KAHLBAUM und MERK bezogenen Pankreaspräparate selbst in starken Aufschwemmungen keine deutlich verdauende Wirkung auf das lebende Froschbein. Eine ausreichende Erklärung für die zweifellos sehr große Widerstandsfähigkeit, welche lebende Zellen im Gegensatze zu abgestorbenen gegen proteolytische Verdauungsenzyme darbieten, ist bisher nicht gegeben worden. MATTHES steht hier ganz auf dem Standpunkt von BUNGE, welcher in dem Nichtzustandekommen der Selbstverdauung des Magens eine durchaus rätselhafte Erscheinung erblickt, die er dem Leben als solchem zuzuschreiben geneigt ist. „Eiweißverdauende Enzyme sind gegenüber lebendem, nicht geschädigtem Gewebe unwirksam und greifen aus diesem Grunde den Zellbestand des eigenen Organismus nicht an. Die HCl des Magensaftes tötet als Plasmagift zuerst die Zellen der durch den Magensaft angreifbaren lebenden Gewebe; die toten Zellen werden dann erst durch das Enzym gelöst.“ Auch FERMI verlegt die Ursache der rätselhaften Erscheinungen in das Lebende: „Die Selbstverdauung des Magens, des Pankreas und des Darmes geschieht intra vitam nicht, weil das lebende Protoplasma, diese wunderbare chemische Verbindung .... mit Leichtigkeit der Wirkung der proteolytischen Enzyme widersteht.“ Eine Möglichkeit der Erklärung auf physiologischer Basis scheint durch Untersuchungen von WEINLAND angebahnt, indem er für gewisse parasitisch lebende Eingeweidewürmer (*Ascaris, Taenia*) das Vorhandensein von „Antifermenten“ in den Geweben feststellte, die im gegebenen Falle als Schutzstoffe fungieren. Es gelang ihm (646aa), nachzuweisen, daß der ausgepreßte Extrakt der Tiere die Fähigkeit besitzt, Fibrin sowohl gegen Pepsin (in salzsaurer Lösung) wie gegen Trypsin (in alkalischer Lösung) auf kürzere oder längere Zeit (bis zu 14 Tagen und mehr) zu schützen, so daß dasselbe nicht zur Lösung gebracht wird. Die wirksame Substanz (das Antiferment) ließ sich aus den Extrakten durch

fraktionierte Alkoholfällung gewinnen, verlor aber dabei an Wirksamkeit. Nach Weinland sollen auch in der Schleimhaut des Magens und Darmes ähnliche Antifermente enthalten sein, indessen kann diese Frage zurzeit noch nicht als sicher entschieden gelten. Nach Cohnheim, der, wie auch Matthes, den „Fibrinschutz" durch Darmextrakte bestätigte, beruht derselbe „auf einem Zuviel von Enterokinase", die in größerer Menge die Trypsinwirkung beeinträchtigen soll (vgl. Nagels Handb., Bd. 2, p. 597). Für die vitalen Eiweißkörper besteht außerdem die Möglichkeit, daß auch die Konfiguration des Eiweißmoleküls eine ganz wesentliche Rolle bei der Widerstandsfähigkeit derselben spielt. Darauf scheint auch, wie Abderhalden bemerkt, die Tatsache hinzuweisen, daß die tryptische Spaltung viel rascher und gründlicher erfolgt, wenn eine Vorbehandlung mit Pepsin-Salzsäure vorausging. Pollak (510 c) gelang es durch geeignete Behandlung mit Säure, ein Pankreasextrakt so zu verändern, daß es zwar noch Gelatine, nicht aber Eiweiß zu verdauen vermochte. Er schließt daraus, daß die leimverdauende Kraft des Trypsins einem besonderen, spezifisch auf diesen Proteïnkörper abgestimmten Fermente („Glutinase") zuzuschreiben sei. Man wird dieser Schlußfolgerung kaum beistimmen können, solange nicht Versuche mit reinem Pankreassaft vorliegen, jedenfalls beweisen sie nicht, „daß das bisher als einheitlich angesehene Trypsin ein Fermentgemenge ist".

Wie schon erwähnt, war es zuerst Kühne, welcher die tiefgehende Spaltung der Eiweißkörper durch das Trypsin erkannte und die Entstehung reichlicher Mengen von Aminosäuren (Leucin, Tyrosin) nachwies. Doch sollten diese nur aus der Zerlegung eines gewissen Anteiles der Peptone (Hemipepton) hervorgehen, während ein anderer Teil derselben (Antipepton) sich durchaus refraktär verhielt. Ich will die viel umstrittene Frage nach der Natur des sogenannten Antipeptons hier nicht ausführlich erörtern. Es wird genügen, wenn ich erwähne, daß Kühne selbst sein Antipepton keineswegs für eine einheitliche Substanz, sondern für ein Gemenge (peptonartiger?) Körper hielt. Siegfried (597 a) hat neuerdings zwei verschiedene Antipeptone (α und β) angenommen und die Kühnesche Auffassung wesentlich modifiziert. „Er nimmt an, daß bei der Einwirkung von Trypsin auf Eiweiß ein Teil desselben unter Bildung von Aminosäuren und Basen leicht zersetzt wird und daß hierbei Körper (Peptone) gebildet werden, welche die Tyrosingruppe nicht enthalten und der weiteren Aufspaltung durch Trypsin hartnäckig widerstehen." Es soll diesen Körpern die elementare Zusammensetzung ($C_{10}H_{17}N_3O_5$) und ($C_{11}H_{19}N_3O_5$) zukommen. Bei Hydrolyse mit kochenden Säuren erhielt er als Spaltungsprodukte Lysin, Glutaminsäure und Asparaginsäure (Arginin?). Der angeführte Satz von Siegfried ist, wie E. Fischer und Abderhalden später zeigten, richtig, wenn die Verdauung nicht allzu lange fortgesetzt wird. „Im anderen Falle aber werden die ‚Peptone' weiter gespalten, wie das Verschwinden der Biuretreaktion zeigt" (225). Schon vorher hatte Kutscher nachgewiesen, daß bei einer ausgedehnten und hinreichend energischen Trypsinverdauung die biuretgebende Substanz auf einen ganz geringen Rest zusammenschrumpft. „Als Endprodukte einer protrahierten Trypsinverdauung treten schließlich Leucin und Tyrosin auf; nach deren Auskristallisieren gelangt man zu einem Sirup, der die übrigen Endprodukte der Verdauung, nämlich die Hexonbasen Lysin, Arginin, Histidin, weiter Ammoniak, Asparaginsäure, sowie sehr viel unbekannte Substanz enthält und der Hauptsache nach das darstellt, was bisher unter dem Sammelnamen ‚Antipepton' bezeichnet wurde." (Kutscher, 371 u. 372.) Weitere Aufschlüsse über die tryptische Eiweißspaltung verdanken wir dann namentlich den zahlreichen Untersuchungen Emil Fischers und seiner Schüler; aus denselben ergab sich zunächst, daß, wie auf Grund der Resultate der Säure- und Alkalispaltung verschiedenartiger Eiweißkörper zu erwarten war, auch die enzymatische Hydrolyse in den einzelnen Fällen qualitativ und quantitativ sehr verschieden zusammengesetzter Aminosäure-

gemische als Endprodukte der Verdauung liefert, daß aber außerdem in der Mehrzahl der Fälle ein nicht weiter angreifbarer Rest übrigbleibt. So wurde bei der tryptischen Verdauung von Caseïn neben Tyrosin, Leucin, Alanin, Asparaginsäure und Glutaminsäure als Endprodukt ein polypeptidartiger Stoff erhalten, der bei weiterer Hydrolyse mit kochender HCl reichliche Mengen von α-Pyrrolidinkarbonsäure und Phenylalanin lieferte. Dagegen scheinen die letztgenannten Aminosäuren frei niemals in merklicher Menge aufzutreten. Ein ähnliches Ergebnis wurde auch bei langer Einwirkung von Trypsin auf Edestin, Hämoglobin, Serumglobulin, Eieralbumin und Fibrin erhalten. In keinem Falle gelang es, diese Eiweißstoffe in die einfachsten Bausteine zu zerlegen. Stets blieb ein der Verdauung hartnäckig widerstehender Rest. „Dieser gab, wenn die Verdauung lange genug gedauert hatte, keine Biuretreaktion mehr. Er enthielt aber sämtliche Monaminosäuren (des betreffenden Eiweißkörpers) mit Ausnahme des Tyrosins und wahrscheinlich auch des Tryptophans. Besonders auffallend war es, daß der aus dem Verdauungsgemisch durch Phosphorwolframsäure fällbare Körper bei der Spaltung mit HCl fast ebensoviel Phenylalanin und α-Pyrrolidinkarbonsäure ergab, wie der zum Versuch verwendete Eiweißkörper selbst. Ein gleiches Verhalten zeigte das Glykokoll. Da die isolierte Verbindung keine Biuretreaktion mehr gab, wurde dieselbe im Gegensatz zu KÜHNEs Antipepton als ‚Polypeptid' aufgefaßt. Dieses Polypeptid, welches nicht als eine einheitliche Verbindung anzusehen ist, sondern höchstwahrscheinlich ein Gemisch von peptidartigen Stoffen darstellt, läßt sich auch nachweisen, wenn der Pankreasverdauung eine Einwirkung von Pepsin-HCl vorausgegangen ist, dagegen ist die Menge desselben kleiner, auch läßt sich dann in die Verdauungsflüssigkeit freie α-Pyrrolidinkarbonsäure nachweisen. Nach diesen Versuchen würde sich folgendes einfache Schema der künstlichen (Pepsin-) Trypsinverdauung ergeben“ (ABDERHALDEN):

Natives Eiweiß
|
Pepton

Polypeptid — Tyrosin, Leucin, Glutaminsäure, Asparaginsäure, α-Pyrrolidinkarbonsäure, Tryptophan etc., Histidin, Arginin, Lysin

Es ist sehr bemerkenswert, daß verschiedene Aminosäuren sehr verschieden rasch abgespalten werden. So beobachtete man, daß bei der tryptischen Verdauung aller untersuchten Eiweißstoffe schon nach sehr kurzer Zeit ein großer Teil des Tyrosins abgespalten wird. So fanden ABDERHALDEN und REINBOLD (8) bei der Verdauung von Edestin und aktiviertem Pankreassaft schon am 2. Tage alles Tyrosin in der Verdauungsflüssigkeit in freiem Zustande, während von der Glutaminsäure am 16. Tage erst $^2/_8$ der im Edestin gebundenen Aminosäure abgespalten waren. Bei einem peptonartigen, durch Behandlung von Seidenfibroin mit HCl erhaltenen Produkt erfolgt die Abspaltung des Tyrosins durch Trypsin so rasch, „daß das Phänomen fast wie eine Kristallisation der Aminosäure aus warmem Wasser aussieht“. Auch das Tryptophan wird rasch frei. Sehr frühzeitig läßt sich auch Leucin nachweisen. Doch bleibt von ihm wie auch von Alanin ein erheblicher Bruchteil in komplizierteren Komplexen fest gebunden. Besonders schwer abspaltbar scheinen, wie schon erwähnt, die α-Pyrrolidinkarbonsäure, das Phenylalanin und das Glykokoll zu sein. Hiermit steht vielleicht die Tatsache in Zusammenhang, „daß diejenigen Eiweißkörper, welche als Stützsubstanzen etc.

dienen, wie z. B. Elastin und der Leim, sehr reich an den letztgenannten Verbindungen, speziell an Glykokoll, sind" (Abdernalden, 10). Auf keinen Fall darf man aus dem regelmäßigen Auftreten einiger Aminosäuren in tryptischen Verdauungsflüssigkeiten auf eine völlige Aufspaltung des Eiweißmoleküls schließen vielmehr ergibt sich aus den Untersuchungen von E. Fischer und Abderhalden zweifellos, daß wenigstens bei der künstlichen Verdauung mit Pankreassaft von einer **vollständigen** Sprengung des Eiweißmoleküls im Sinne von Kutscher nicht die Rede sein kann. Kühnes ursprüngliche Lehre von der Existenz einer trypsinfesten und trypsinlabilen Gruppe im Eiweißmolekül erscheint demnach, wenn auch in stark modifizierter Weise und sozusagen in modernem Gewande, rehabilitiert.

Ein ganz neuer und aussichtsreicher Weg ist der Erforschung der enzymatischen Eiweißspaltung dadurch eröffnet worden, daß E. Fischer die Einwirkung des Trypsins auf die von ihm künstlich synthetisch hergestellten Polypeptide prüfte (226). Die betreffenden Beobachtungen sind um so wertvoller, als sie unter Anwendung von reinem aktivierten Pankreassaft angestellt wurden. Es stellte sich dabei heraus, daß durchaus nicht alle derartigen Verbindungen sich als angreifbar erwiesen; von 29 untersuchten Polypeptiden (vgl. die Tabelle bei Fischer und Abderhalden, 226, p. 53) erwiesen sich 15 als nicht hydrolysierbar. Außer dem Einfluß der Konfiguration macht sich hierbei auch in hohem Grade ein solcher der Zahl der Aminosäuren im Molekül geltend. In ersterer Beziehung ist besonders hervorzuheben, daß nur diejenigen Polypeptide gespalten werden, an denen natürlich vorkommende optisch aktive Aminosäuren beteiligt sind. Bei der Spaltung von Racemkörpern findet die Hydrolyse asymmetrisch statt, derart, daß die eine Hälfte des Racemkörpers angegriffen wird. Als Produkte der Spaltung resultieren stets diejenigen aktiven Aminosäuren, welche in den natürlichen Proteïnstoffen enthalten sind. (Abderhalden, 13a, p. 626 f.; vgl. auch dieses Handbuch, p. 47 ff.) In bezug auf den Einfluß der Zahl der Aminosäuren ist nach E. Fischer der Vergleich der verschiedenen Glycinkörper von besonderem Interesse. Glycilglycin, Diglycil-glycin und Triglycil-glycin werden nicht angegriffen, während beim Tetraglycil-glycin eine unverkennbare Spaltung eintritt. Die Länge der Kette macht sich auch deutlich bemerkbar bei dem Leucylglycil-glycin, das im Gegensatz zum Leucylglycin gespalten wird. Es ist von besonderem Interesse, daß sich durch die Einwirkung auf solche künstliche Polypeptide auch in sehr ausgeprägter Weise der Unterschied zwischen tryptischen und peptischen Proteasen feststellen läßt. Während z. B. Trypsin das Dipeptid Glycil-l-Tyrosin in kurzer Zeit in seine beiden Komponenten Glykokoll und l-Tyrosin zerlegt, findet unter der Einwirkung von Pepsin-HCl keine nachweisbare Hydrolyse des genannten Peptides statt.

Gegen alle diese an sich außerordentlich interessanten und wichtigen Ergebnisse darf aber ein Einwand nicht unerwähnt bleiben, der in gleicher Weise gegen alle sich über eine längere Zeit erstreckenden künstlichen tryptischen Verdauungsversuche gemacht werden kann und die Möglichkeit betrifft, daß trotz der Anwendung antiseptischer Stoffe (Thymol und möglicherweise auch Toluol) die Mitwirkung von Bakterien nicht ausgeschlossen erscheint (vgl. Schmidt, 577 a). Für das erstere darf dies jedenfalls mit Sicherheit behauptet werden.

Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß aktivierter Pankreassaft auch auf Nukleïnsäuren einwirkt, ohne dieselben aber völlig aufzuspalten. Abderhalden und Schittenhelm (l. c.) beobachteten Verflüssigung von α-thymonukleïnsaurem Natron, ohne jedoch freie Purinbasen nachweisen zu können. Dagegen traten solche auf, wenn Pankreasextrakte in Anwendung kamen (Endonuklease).

3. Die Absonderung des Pankreassaftes.

So wie bezüglich des Verlaufes der Absonderung des Magensaftes zwischen Pflanzen- und Fleischfressern (Säugetieren) ein Unterschied besteht, so scheint das gleiche auch hinsichtlich der Tätigkeit der Bauchspeicheldrüse zu gelten, indem dieselbe bei den Herbivoren kontinuierlich Sekret liefert, während sich bei den Carnivoren der tätige Zustand streng an die Verdauungsperioden knüpft, also intermittierend ist. Bei Kaninchen findet man, wie HENRY und WOLLHEIM (303 a) gezeigt haben, die Sekretion im Gange, gleichviel ob die Fistel während voller Verdauung oder nach 48-stündigem Hungern angelegt wird, wennschon die Absonderung im letzteren Falle viel spärlicher ausfällt als im ersteren. Ob niemals Absonderungsstillstand eintritt, würde nur durch Beobachtungen an permanenten Fisteln zu entscheiden sein, die beim Kaninchen untunlich sind. COLIN (146) hat Beobachtungsreihen an Rindern veröffentlicht, in denen ab und zu das Sekret zu fließen aufhörte. Allein diese Intermissionen treten so selten, so unregelmäßig und so unabhängig von dem Verdauungszustande ein, daß R. HEIDENHAIN viel eher an eine durch Verlagerung der Kanüle bedingte Hemmung des Abflusses als an einen Stillstand der Absonderung denken möchte. Nach ELLENBERGER ist bei Wiederkäuern die Sekretion jedesmal am Ende einer Ruminationsperiode am lebhaftesten.

Ueber den zeitlichen Verlauf der Pankreasabsonderung beim Hunde hat namentlich PAWLOW eingehende Mitteilungen gemacht, und ich verweise hierfür auf seine Zusammenstellung in NAGELS Handbuch, Bd. 2. Auch bei Tauben fand LANGENDORFF (l. c.) die Absonderung nachweislich von der Nahrungsaufnahme abhängig. Am günstigsten scheint eine 3—4 Stunden vorhergehende Fütterung zu wirken; wenigstens erhielt er dann bei intensiv geröteter Drüse die reichlichsten Saftmengen, obwohl der Kropf noch den größten Teil des Futters enthielt. Es scheint, als ob schon die Anfüllung des Kropfes die Sekretion befördere. Auch bei einer Gans beobachteten BAYLISS und STARLING (48 b) eine allerdings nur schwache stetige Sekretion. Minimale Sekretmengen lieferten Tiere, die seit 12 bis 15 Stunden nüchtern geblieben waren. Bei niederen Wirbeltieren ist über diese Verhältnisse zurzeit gar nichts bekannt.

Dagegen lassen sich in der ganzen Wirbeltierreihe gleichmäßig charakteristische, mit der Sekretion Hand in Hand gehende morphologische Veränderungen der Drüsenzellen feststellen, auf welche zuerst R. HEIDENHAIN die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Dieselben machen sich in erster Linie geltend an der körnigen Innenzone der Zellen, die sich in einem ersten Verdauungsstadium bis zum Verschwinden verkleinert, während die homogene (faserige) und färbbare Außenzone an Breite gewinnt (beim Hunde bis zu 6—10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme). Später (10—20 Stunden) wachsen die stark verkleinerten Zellen wieder, die Schläuche der Drüse nehmen dementsprechend wieder an Volumen zu; die vorher stark reduzierte körnige Innenzone erstreckt sich nun fast über die ganze Zelle, während die homogene Außenzone nur einen schmalen Saum bildet, meist noch weniger breit als im Hungerzustande. Die Beobachtungen R. HEIDENHAINS beziehen sich nur auf gehärtete und gefärbte Präparate, sie erfuhren durch die Untersuchungen von KÜHNE und LEA (l. c.) am lebenden Kaninchenpankreas eine erwünschte Ergänzung und Bestätigung (vgl. Fig. 460 B und C, p. 1388). Schon

Cl. Bernard hatte gehofft, daß es möglich sein würde, am Kaninchenpankreas die Sekretion im Lebenden zu sehen.

Außer gröberen Gestaltsveränderungen der Schläuche im ganzen konnten Kühne und Lea als Ausdruck des tätigen Zustandes der Drüse ein allmähliches Vorrücken und Verschwinden der Bernardschen Körnchen in der Innenzone der Zellen beobachten. Dieselben „beginnen dem zentralen Lumen zunächst heller, durchscheinender, weniger lichtbrechend zu werden, so daß zwischen den dunkleren Körnchen Stellen entstehen, welche kleinen Vakuolen gleichen. Von Zeit zu Zeit sieht man Körnchen von hinten her nachrücken . . . Gewöhnlich muß dieser Vorgang langsam, schleichend erfolgen, insofern man eben das Rücken nicht sieht, aber der Haufen sich nach rückwärts lichtet, während vorn die Vakuolen verschwinden und der Körnchenhaufen hier nicht verarmt.“ (Kühne und Lea.) Wie schon erwähnt, sind die Konturen der Läppchen am lebenden Pankreas gewissen Veränderungen unterworfen; im untätigen Zustand glattrandig, erscheinen sie in der tätigen Drüse häufig gekerbt und mit konvexen Hervorwölbungen besetzt, die sich ganz langsam wieder ausgleichen können. Während ferner die ruhenden Zellen sich nicht deutlich voneinander abgrenzen, zeichnen sich die tätigen durch scharfe, meist doppelte Grenzlinien aus. Sehr schön ließ sich auch immer die Veränderung (Erweiterung) der Gefäße an der lebenden tätigen Drüse konstatieren. Die schon makroskopisch auffallende Röte derselben gegenüber der blassen Farbe der ruhenden Drüse hat (beim Hund) schon Cl. Bernard gesehen und bildlich dargestellt (l. c.). „Das mikroskopische Bild (der lebenden Kaninchendrüse) zeigt überraschender Weise, daß unmittelbar nebeneinander hyperämische und anämische Läppchen liegen, oft von einer gemeinsamen Arterie gespeist. Es sind zwei Extreme, welche zur Anschauung kommen: 1) der langsamste Strom mit engen Arterien, Kapillaren und Venen, 2) der beschleunigte mit Erweiterung aller Teile. Bei allen Beschleunigungen ist die Blutfarbe überall gleich, die der Vene wohl so hellrot, wie die fließende Säule in der benachbarten Arterie .... Wo die Absonderung nach dem mikroskopischen Aussehen unzweifelhaft war, fand sich konstant Beschleunigung des Stromes.“ (Kühne und Lea.)

Die so außerordentlich charakteristischen Verschiedenheiten des mikroskopischen Bildes einer tätigen und einer ruhenden Pankreaszelle lassen kaum daran zweifeln, daß die Körnchen der Innenzone das Material für die Bildung der Drüsenfermente darstellen. Denn der Gehalt der Drüse namentlich an Trypsinogen geht durchaus parallel der Ausbildung der Körnchenzone, mit dem Umfang derselben steigend und sinkend. Die körnchenfreie Außenzone darf man mit Heidenhain wohl als den Teil der Zelle ansehen, „welcher einerseits zunächst durch Substanzaufnahme aus der Lymphe ihr Wachstum vermittelt, andererseits das Material für die Bildung der Körnchenzone hergibt. Sie ist es aber auch, von der die Wasserabsonderung abhängt, denn diese kann in einer Drüse sehr lebhaft sein, deren Zellen keine Spur der körnigen Innenzone mehr zeigen.“

In neuerer Zeit hat man vielfach einem an sich noch ganz unverstandenen Bestandteil der Pankreaszellen, dem sogenannten „Nebenkern“, eine große Bedeutung für den Sekretionsvorgang und insbesondere auch für die Bildung der Zymogengranula zugeschrieben. Die betreffenden Angaben sind aber so widersprechend und unklar, daß ich es vorziehe, auf diese dunkle Frage, die dringend einer gründlichen Neubearbeitung bedarf, hier nicht näher einzugehen. Es spielen bei den betreffenden Untersuchungen namentlich die niederen Wirbeltiere (Amphibien) eine große Rolle, doch sind auch die Säugetiere mitberücksichtigt worden (470a). Es wurde unter anderem behauptet, daß die Sekretgranula direkt aus den den „Nebenkern“ bildenden Fäden hervorgehen, und Mouret (456b) nennt die Substanz der Fäden direkt „Prézymogène“. Nach Ogata (484a) soll der Zymogenverlust der Zellen von seiten des Kernes durch die zum Nebenkern werdenden Kern-

körperchen (? B.) gedeckt werden, wonach also dem Kerne bei der Absonderung eine höchst wichtige Rolle zufallen würde, während nach MOURET (l. c.) das von außen her aus dem den Blutgefäßen entstammenden Nährmaterial neugebildete Protoplasma neues „Prézymogène" liefert. Auch PLATNER (510a) ist der Ansicht, daß die Nebenkerne sich bei der Zymogenerzeugung beteiligen, da sie, ursprünglich nach außen vom Kerne gelegen, später in der Innenzone gefunden werden und allmählich zwischen den Zymogenkörnchen verschwinden. MOURET (l. c.) untersuchte das Pankreas vom Kaninchen, Meerschweinchen, Hund, Ratte und besonders vom Frosch und Salamander im Hunger und nach Fütterung, sowie nach subkutaner Pilokarpininjektion. Die Pankreaszelle zeigt seinen Angaben zufolge eine von fuchsinophilen, großen Körnchen erfüllte Innenzone, während die Außenzone je nach dem Entwicklungszustand der ersteren verschieden groß ist. Der Kern mit Nucleolus liegt an der Grenze der beiden Zonen. Die fädige (präzymogene) Substanz ist zwar in der ganzen Zelle verbreitet, aber nur in dem von Zymogenkörnchen freien Basalteil direkt erkennbar. Bei der Sekretion sollen nach MOURET die Körnchen ausgeschieden werden, welche sich in der von den Vakuolen gelieferten Flüssigkeit lösen. Die Lösung kann in der Zelle selbst stattfinden, erfolgt aber meist im Lumen des Sekretganges oder im Anfang der ausführenden Kanäle. Zur selben Zeit, wo die Zelle ihre Zymogenkörnchen und den Inhalt der Vakuolen entleert, vermehrt sich die präzymogene Substanz und stellt sich nun unter der Form von Haufen (Nebenkerne) dar, die in den von Zymogenkörnchen freien Teilen der Zellen liegen. Die fädige präzymogene Substanz verwandelt sich hierauf in feine Granulationen, welche sich im ganzen Protoplasma verbreiten, wo sie allmählich groß, reif und so zu echten Zymogenkörnchen werden. (Zit. nach OPPEL, III.) Eine ganz direkte Beteiligung des Kernes an der Bildung der Zymogengranula nimmt GALEOTTI (243a) an. Er fand die Pankreaszellen bei hungernden Exemplaren von *Spelerpes* auffallenderweise frei von Granulis, welche sich nach Pilokarpininjektion erst bildeten, und zwar angeblich zunächst im Kern. Aus demselben heraustretend, verbreiten sie sich durch das Plasma und wachsen schnell, während sie sich der Peripherie nähern.

Nicht unerwähnt möchte ich einige Angaben JAROTZKYS (341a) lassen, so wenig dieselben noch als sicher begründet gelten können. Er untersuchte das Pankreas von Mäusen im Hungerzustande sowie bei verschiedener Fütterung (Hafer, Talg, Zucker, Stärke) und fand bei ausschließlicher Talg- und Stärkekost, wenn die Tiere etwa 20 Proz. ihres Anfangsgewichtes verloren hatten, die Zellkörper der Drüse in etwa gleichem Maße verkleinert, während die Kerne sich vollkommen verschieden verhielten; bei den Talgtieren verringern sie sich fast um 26 Proz. ihres anfänglichen Volumens, bei den Amylumtieren sind sie nicht nur nicht verkleinert, sondern sogar im Vergleich zur Norm etwas vergrößert. Auch strukturelle Unterschiede sollen sich bemerkbar machen, desgleichen Differenzen in der Menge und Beschaffenheit der Fermentgranula: bei der Zuckerdiät und bei der totalen Inanition haben die Granula denselben Charakter wie normal, nur ist ihre Quantität im Vergleich zur Norm stark verringert. Bei Talgfütterung sollen die Körnchen kleiner und durch Eosin schwach färbbar werden.

Wie sich aus dem Vorstehenden zur Genüge ergibt, läßt die Erforschung der physiologischen Histologie des Pankreas noch sehr viel zu wünschen übrig, und wir sind hier nicht annähernd so gut über die mit der Absonderung Hand in Hand gehenden mikroskopischen Veränderungen der Drüsenzellen orientiert, wie bei den Speicheldrüsen oder auch bei den Magendrüsen. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als die Probleme, die es bei dem in so verschiedenartiger Weise tätigen Pankreas zu lösen gilt, fast noch größeres Interesse beanspruchen.

Auch noch in vieler anderer Hinsicht stoßen wir in der Physiologie des Pankreas, ohne Zweifel einem der merkwürdigsten drüsigen Organe, auf ungelöste Fragen. Es sei nur an die hier nicht zu erörternden Beziehungen der Drüse zum allgemeinen Stoffwechsel erinnert (Pankreasdiabetes). Große Unklarheit herrscht auch noch trotz der bahnbrechenden Untersuchungen von Pawlow über die Abhängigkeit der Sekretion vom Nervensystem. Es darf als sicher gelten, daß normalerweise die Sekretion der Bauchspeicheldrüse von der Magen- resp. Darmwand aus zu beeinflussen ist. Gottlieb (261) untersuchte am Kaninchen den Einfluß örtlich reizender Substanzen und konstatierte beispielsweise, daß ein einziger Tropfen Senföl, dem Mageninhalte beigemischt, eine Steigerung der Sekretmenge auf das 4—5-fache bewirkt. Die Zunahme tritt nach 10—15 Minuten ein und dauert meist $^1/_2$—1 Stunde lang an; die Drüse entleert dabei in 1 Stunde ein Mehrfaches ihres eigenen Gewichtes an normalem Saft. Schon Bernard hatte an Hunden mit temporärer Pankreasfistel, bei denen die Absonderung stockte, durch Injektion von Aether in den Magen Sekretion bewirkt. Pawlow hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß das wichtigste normale Erregungsmittel der Bauchspeicheldrüse in der Berührung der Darmschleimhaut mit Säuren, also in dem Uebertritt des sauren Magenchymus in das Duodenum, gegeben ist (vgl. 496, p. 149). Ein Unterschied in der erregenden Wirkung verschiedener Säuren war nicht zu bemerken. Das Sekret, welches in solchem Falle geliefert wird, ist beim Hunde wesentlich verschieden von dem, welches durch Nervenreizung (Vagus, Sympathicus) erzielt wird. Es handelt sich ersterenfalls immer um einen wasserreichen, an Eiweiß und Fermenten armen Saft, während anderenfalls eine verhältnismäßig konzentrierte (dickliche), an Eiweiß und Fermenten reiche Flüssigkeit abgesondert wird. (Babkin, Rubaschkin und Ssawitsch, 28a.) Diese Differenzen prägen sich auch an den Zellen deutlich aus. Bei Säurereizung kommt es nur zu unbedeutender Körnchenausscheidung, und man findet solche, offenbar durch Ströme flüssigen Sekretes herausgeschwemmt, als solche in den Ausführgängen. Dagegen ist die Nervenreizung morphologisch charakterisiert durch Verarmung der Zellen an zymogenen Körnchen und durch die Erscheinung ihrer intracellularen Verarbeitung. Für den spezifischen Charakter der Säurereizung spricht nicht nur die große Empfindlichkeit und das der Konzentration proportionale Ansteigen der Säurewirkung, sondern auch die Unwirksamkeit anderer chemischer Reizmittel. Im Gegensatz zu Gottlieb (dessen Versuche er anders zu deuten geneigt ist) konnte Pawlow beim Hunde bei Anwendung von Pfeffer oder Senf keine Spur einer die Drüse erregenden Wirkung wahrnehmen. Lösungen verschiedener Art von Zucker, Eiweiß, Pepton erwiesen sich bei Einführung in den Magen nur dann als Erreger der Pankreasdrüse, wenn sie eine stark saure Reaktion besaßen, bei neutraler oder gar bei alkalischer Reaktion kam ihre safttreibende Wirkung der des Wassers gleich oder war noch geringer. Wenn man bei einem Tier, das sich in voller Verdauung befindet und reichlich Bauchspeichel absondert, den Mageninhalt durch Eingießen von Sodalösung, Kalkwasser oder Pankreassaft selbst neutralisiert, so tritt in der Regel schon nach einigen Minuten eine Hemmung der Absonderung ein. (Pawlow, l. c. p. 152.)

Eine wichtige Frage ist nun die, in welcher Weise die Säuren vom Darm aus wirken. PAWLOW neigte sich ursprünglich der Auffassung zu, daß es sich um einen Chemoreflex handelt, dessen Ausgangspunkt die Duodenalschleimhaut darstellt. Zugunsten einer solchen Meinung schien nicht nur die Tatsache zu sprechen, daß sekretorische Fasern erwiesenermaßen in den Vagis und im Sympathicus verlaufen, sondern auch der Umstand, daß Säuren weder dann auf das Pankreas wirken, wenn sie verhindert werden, aus dem Magen in den Darm überzutreten, noch auch, wenn sie als Klysma in den Enddarm eingeführt werden.

POPIELSKI (510e) sowie WERTHEIMER und LEPAGE, welche die Bahnen jenes Reflexes genauer festzustellen versuchten, konnten sich überzeugen, daß Säureeinfuhr ins Duodenum auch dann noch die Absonderung des Pankreas anzuregen vermag, wenn beide Vagi und Splanchnici durchschnitten sind. Sie suchten daher die Zentren des Reflexes in den im Pankreas zerstreuten Ganglienzellen oder in den Ganglien des Plexus solaris. Nach Einführung von 0,4—0,5-proz. HCl ins Duodenum von Hunden beginnt sofort eine Sekretion, die nach 2—4 Minuten ausgiebig wird und in gleicher Stärke 20—25 Minuten anhält. Die abgesonderte Saftmenge ist der Menge sowie der Konzentration der angewendeten Säure direkt proportional. BAYLISS und STARLING (48a) wiederholten diese Versuche und fanden, daß auch die Injektion von Säure in eine vollständig ihrer nervösen Verbindungen beraubte Darmschlinge eine Sekretionssteigerung hervorrief. Es war demnach höchst wahrscheinlich, daß es sich hier nicht um einen Reflex, sondern um eine direkte, offenbar chemische Beeinflussung des Pankreas handelt, und tatsächlich fanden die beiden Forscher, daß ein mit 0,4-proz. HCl hergestelltes Extrakt der Schleimhaut des Duodenum und Jejunum (nicht des Ileum) einen Stoff enthält, der die Sekretion des Pankreas anregt. Injizierten sie ein solches Mucosaextrakt intravenös, so stieg die sezernierte Pankreassaftmenge um über das Doppelte des Anfangswertes. Sie bezeichneten die wirksame Substanz dieser Extrakte als „Sekretin" (zit. nach v. BRÜCKE, 91). Sie nahmen an, daß dieser Stoff in der Darmwand als Vorstufe enthalten ist und erst durch die HCl aktiviert werde (Prosekretin). Gegen diese ganze Auffassung hat POPIELSKI (510e) Einwände erhoben, doch kann hier nicht näher auf die noch durchaus strittigen Fragen eingegangen werden. Jedenfalls handelt es sich nicht um ein Ferment, denn durch Kochen wird die Wirksamkeit nicht beeinträchtigt. Von weiteren Eigenschaften wird angegeben, daß das „Sekretin" in 90-proz. Alkohol löslich und in geringem Grade dialysierbar ist. Durch Tannin wird es nicht gefällt, durch oxydierende Stoffe zerstört. Nach BAYLISS und STARLING (48b) sollen saure Extrakte der Darmschleimhaut bei carnivoren Säugetieren reicher an Sekretin sein als bei Pflanzenfressern. Es ließ sich beim Hunde eine Steigerung der Absonderung auch mit Auszügen vom Menschen, Rind, Hammel, Schwein, Eichhörnchen und jungen Kätzchen erzielen. Desgleichen wirkte ein Extrakt aus dem Dünndarm des Hundes auf das Pankreas der Gans. Dekokte aus den oberen Abschnitten des Darmes von Schildkröten, vom Frosch und auch von Fischen (Lachs, Haie, Rochen) erwiesen sich auch beim Hunde als wirksam. Umgekehrt bewirkte Injektion eines Extraktes vom Hundedarm in den Rückenlymphsack von Fröschen oder Kröten innerhalb 24 Stunden ein

Verschwinden aller Zymogengranula aus den Zellen des Pankreas. Es kann sich hiernach keinesfalls um einen für eine Tierart oder auch nur Tierklasse spezifischen Stoff handeln, sondern um eine Substanz, die wenigstens allen Wirbeltieren gemeinsam ist. Als eine Nebenwirkung macht sich bei der Injektion sekretinhaltiger Extrakte meist ein deutliches Absinken des Blutdruckes bemerkbar, doch ist es fraglich, ob diese Wirkung dem „Sekretin" als solchem zukommt (vgl. auch Popielski, l. c.).

C. Der Darmsaft.

Indem wir uns nun dem Sekret resp. den Sekreten der eigentlichen Darmschleimhaut zuwenden, muß gleich bemerkt werden, daß sich die zurzeit vorhandenen Kenntnisse darüber ganz ausschließlich auf die Säugetiere beschränken, ein Umstand, dem es wohl auch zuzuschreiben ist, daß man die Lieberkühnschen Krypten (Drüsen) mit wohl zu großer Ausschließlichkeit als Produzenten desselben betrachtete. Denn einerseits kommen für den Anfangsteil des Dünndarmes auch die Brunnerschen Drüsen (Duodenaldrüsen) in Betracht, und andererseits liegen triftige Gründe für die Annahme vor, daß an der Erzeugung dessen, was man Darmsaft nennt, das gesamte Oberflächenepithel teilnimmt. Was zunächst die ersterwähnten Drüsen betrifft, so ist es bisher nicht möglich gewesen, das reine Sekret derselben aufzufangen, und man hat sich meist begnügt, Extrakte der betreffenden Schleimhautpartien auf ihren etwaigen Enzymgehalt zu prüfen. Zwar ist es neuerdings Pawlow (beim Hunde) gelungen, aus Fisteln des Duodenums Saft zu gewinnen, doch handelt es sich dabei sicher nicht bloß um das Sekret der Brunnerschen Drüsen allein. Abderhalden und Rona (6) erhielten solchen „reinen Duodenalsaft" von Pawlow und beschreiben ihn als eine wasserklare, zähe Flüssigkeit, welche auf rotes Lackmuspapier ganz schwach reagierte. Pawlow und Parastschuk (500) geben an, daß der Saft des die Brunnerschen Drüsen enthaltenden Abschnittes des Duodenums durch Säure aktiviert wird, wie der Saft der Pylorusdrüsen. Bei alkalischer Reaktion, d. h. in dem Zustande, in dem das Ferment zur Ausscheidung gelangt, ist es wirkungslos. Auch Abderhalden und Rona (l. c.) fanden bei Versuchen mit Caseïn, daß der nicht mit Säuren aktivierte Duodenalsaft keinerlei proteolytische Wirkung zeigte. Es spricht dies für den peptischen Charakter des betreffenden Enzymes. Eine weitere Bestätigung lieferten Versuche mit dem Dipeptid Glycil-l-Tyrosin, welches durch Trypsin rasch in seine beiden Komponenten Glykokoll und l-Tyrosin zerlegt wird, der Pepsin-HCl aber durchaus Widerstand leistet. Auch dem Duodenalsaft gegenüber erwies sich nun diese Verbindung sowohl in saurer, wie in neutraler oder alkalischer Lösung beständig. Die genannten Beobachter ziehen daraus den Schluß, daß der Duodenalsaft (wie das Sekret der Pylorusdrüsen) proteolytische Fermente enthält, „welche zu der Gruppe des Pepsins und nicht zu der des Trypsins gehören". Scheunert und Grimmer (567) konnten sich dagegen bei Versuchen mit Extrakten und Preßsäften der sehr ausgedehnten Duodenaldrüsenzone vom Pferd und Schwein nicht mit Sicherheit vom Vorhandensein eines proteolytischen Enzymes überzeugen, dagegen fanden sie in allen Fällen ein

amylolytisches Ferment. Sie legen Wert darauf, daß „gerade die charakteristischen und einwandfrei nachgewiesenen Enzyme des Pylorussekretes, die sich in seiner peptischen und milchkoagulierenden Wirkung äußern, den Duodenaldrüsen vollständig fehlen". Unter allen Umständen wird man ABDERHALDEN und RONA beipflichten müssen, wenn sie allen Versuchen, bei welchen Drüsenextrakte zum Nachweis von Fermenten in Anwendung kommen, große Bedenken entgegenstellen und nur solche Beobachtungen für wirklich beweiskräftig halten, welche mit den reinen Verdauungssäften angestellt wurden.

Gerade dieses Ziel zu erreichen, ist aber für den Darm mit besonderen Schwierigkeiten verbunden.

Bezüglich der Methoden der Gewinnung des Darmsaftes, d. h. der Flüssigkeit, welche sich in isolierten leeren Dünndarmschlingen ansammelt (im Dickdarm besteht das Sekret der Krypten lediglich aus zähem Schleim), darf auf die gangbaren Lehr- und Handbücher verwiesen werden. Es sind im Prinzip die gleichen, wie sie auch zur Gewinnung des Magensaftes üblich sind. Mit Vorliebe hat man auch hier wieder den Hund benützt, doch wurden Darmfisteln auch bei Ziegen, Rindern und Schafen angelegt.

GUMILEWSKY (279 b) beschreibt den Darmsaft (des Hundes) als eine im Anfang der Sekretion gelbliche trübe, etwas fadenziehende Flüssigkeit, die bei Verstärkung der Absonderung weißlich trübe, opalisierend und endlich ganz wasserklar wird. Nach den verschiedenen Graden der Absonderung enthält der Darmsaft bald mehr bald weniger große Mengen kleinerer oder größerer gallertiger Flocken. Bei Beginn der Sekretion tritt aus der Darmschlinge in der Regel eine größere Menge gelblicher Klümpchen hervor, die neben Schleim und leukocytenähnlichen Körperchen abgestoßene Epithelzellen enthalten. DOBROSLAWIN legt ein besonderes Gewicht auf die Unterscheidung eines dünnflüssigen und eines schleimigen Anteils und betont, daß sich die verschiedenen Angaben über die Konsistenz des Darmsaftes, der einmal dünnflüssig und dann wieder nasenschleimähnlich genannt wird, durch eine verschiedene Mischung beider Anteile erklären. MASLOFF beobachtete bei einem Hunde mit VELLA-Fistel eine verschiedene Konsistenz des Sekretes, je nach der Intensität der elektrischen Reizung. Er fand dasselbe bei schwacher Reizung dickflüssig, bei starker dünnflüssig. DOBROSLAWIN (158 b) gibt an, daß, wenn das isolierte Darmstück sich längere Zeit vor dem Versuche in leerem Zustand befunden hatte, der unter dem Einfluß der elektrischen Reizung gesammelte Saft nur sehr wenig Schleim enthielt. Hatte er dagegen schon vorher Darmsaft mittels eines eingelegten Katheters gesammelt, so enthielt darauf auch nach Entfernung des letzteren der neuerdings durch elektrische Reizung gewonnene Saft viel Schleimmassen. Nach PREGL (512) besteht der Darmsaft sowohl beim Hunde wie auch beim Lamme aus zwei Anteilen, einem flüssigen und einem darin aufgeschwemmten, der entweder nasenschleimähnliche Flocken bildet oder festere, gelblichweiße Klumpen von breiiger Beschaffenheit darstellt. Letztere findet man namentlich, wenn das Versuchstier einige Tage nicht zur Gewinnung von Saft benützt wurde; sie dürften im wesentlichen jener Masse entsprechen, welche HERMANN (304 b), W. EHRENTHAL und M. BLITZSTEIN (75 a) und M. BERENSTEIN (51 a) an Hunden als Inhalt resezierter Darmstücke, die durch eine zirkuläre Vernähung ringförmig in sich selbst geschlossen und nachher in die Bauchhöhle reponiert wurden, gefunden und als „Ringkot" beschrieben haben. Das Mikroskop läßt darin neben Bakterien runde, scharf konturierte Gebilde erkennen, die sich mit Eosin intensiv färben, aber in der Regel keinen Kern erkennen lassen. Den Geruch des Darmsaftes vom Lamm fand PREGL stärker als beim Hunde und eigentümlich aromatisch. Auf Zusatz von

wenig Essigsäure, wobei Schäumen auftritt, trübt sich der Darmsaft und scheidet bei Säureüberschuß Flocken von Mucin ab. Die Reaktion ist sehr stark alkalisch. Unter der Voraussetzung, daß dies nur von dem Gehalt an Na_2CO_3 herrührt, bestimmte Gumilewsky denselben beim Hunde im Mittel zu 0,44—0,45 Proz.; zu gleichen Zahlen gelangte Pregl auch für das Lamm. Die Dichte des dünnflüssigen Anteils bestimmte Thiry beim Hunde zu 0,0107 (Dobroslawin zu 0,0112). Im Vergleich hierzu scheint der Darmsaft der Pflanzenfresser eine größere Dichte zu haben, indem Pregl beim Lamm 0,01427, Lehmann bei der Ziege 0,0187 fanden. Beim Kochen des neutralisierten flüssigen Anteiles fällt ein reichliches Hitzekoagulat aus; er enthält demnach bedeutende Mengen von Eiweiß. Pregl erhielt bei Verdünnen des Saftes mit Aq. destill. und Durchleiten von CO_2 eine beträchtliche Trübung (Globulin). Auch Albumosen scheinen im Darmsaft enthalten zu sein, da, wie Pregl fand, das Filtrat vom Hitzekoagulat noch Eiweißreaktionen gibt. Nach Kutscher (Nagels Handb., Bd. 2, p. 592) enthält der Darmsaft beim Menschen auch ein schwer koagulierbares schleimartiges Nukleoalbumin. Bemerkenswert ist der nicht unbeträchtliche Gehalt an Harnstoff.

Wie bei den Magendrüsen, so scheint wenigstens beim Hunde auch bei den Darmdrüsen die Absonderung im nüchternen Zustande so gut wie ganz zu stocken oder sie findet doch nur in geringem Grade statt, solange nicht irgendwelche Reize auf die Schleimhaut einwirken. Als wichtigster und wesentlichster Reiz ist die Nahrungsaufnahme zu bezeichnen. Es kommt dabei nicht nur die Anfüllung des Darmes mit Speisebrei in Betracht, sondern sicher auch bestimmte chemische Reize. Abweichend vom Magen wirken die verschiedensten mechanischen Einwirkungen an sich erregend. (Sawitsch.) „Schon die Einführung eines Katheters oder von Schwammstückchen genügt, um die Sekretion des Darmsaftes herbeizuführen. Die Schleimhaut der Fistelränder infiltriert sich und stößt von Zeit zu Zeit Tröpfchen einer Flüssigkeit aus, die zuerst mit Schleimmassen und Epithel gemischt ist. So sezerniert auch die prolabierte Schleimhaut offenbar infolge katarrhalischer Affektion viel stärker als normal, wie dies Pregl am Lamm, Lehmann an der Ziege und Gumilewski am Hunde beobachtete. Von chemischen Reizen wären HCl, Seifen, Aether und Chloral zu nennen, deren Einführung nicht nur örtlich, sondern im ganzen Darme, also offenbar unter Vermittlung des Nervensystemes, Sekretion bewirkt. Ein ausgeprägter Einfluß des letzteren prägt sich auch sehr deutlich in der sogenannten „paralytischen Sekretion“ in Darmschlingen aus, deren Nerven durchschnitten wurden und die sich dann prall mit einer Flüssigkeit füllen, welche nach ihrer Zusammensetzung dem normalen Darmsaft entspricht.

Ueber die Mengenverhältnisse der Sekretion in den verschiedenen Abschnitten des Darmes während der Verdauung liegen noch keine sicheren Angaben vor, was in Anbetracht der mit solchen Untersuchungen verbundenen Schwierigkeiten kaum verwundern kann.

Die Menge des Sekretes, welche von verschiedenen Autoren durch mechanische Reize erhalten wurde, schwankt innerhalb weiter Grenzen und zeigt sich abhängig sowohl von der Intensität des angewendeten Reizes wie auch von dem Verdauungsstadium. Bei einem Hunde von Thiry, dessen isolierte Darmschlinge 10 cm lang war und eine Schleimhautoberfläche von 30 qcm hatte, betrug sie durchschnittlich 4 g pro Stunde; Gumilewski, welcher mit 4—8 ccm

Wasser aufgespritzte Gummiballons stundenlang im Darm liegen ließ, erhielt in einem Falle in maximo 10 ccm, Fubini und Lazzati bei einer 30 cm langen Schlinge selbst 15 ccm. Durch elektrische Reizung erhielten sowohl Thiry wie Dobroslawin eine bedeutende Vermehrung der Sekretion. Pregl (l. c.) kommt zu dem Resultate, daß beim Schafe der ganze Dünndarm in 24 Stunden 2835 g Darmsaft abzusondern vermag.

Aus vergleichenden Untersuchungen an drei Hunden mit Vella-Fisteln glaubt Röhmann (534) folgern zu dürfen, daß die Absonderung von Darmsaft im oberen Teil des Dünndarmes erheblich geringer ist als im unteren, worauf er auch die Verschiedenheit der Konsistenz des Sekretes in verschiedenen Abschnitten des Darmes bezieht.

Zu einem gerade entgegengesetzten Resultat gelangt Frouin (Nagels Handb., Bd. 2, p. 592), der die Saftmenge bei gleicher Reizung im oberen Duodenum am größten fand, im unteren war sie nur noch ein Drittel und nahm weiter abwärts noch mehr ab. Er schätzt sie bei einem mittelgroßen Hunde auf mehrere hundert Kubikzentimeter pro Tag. Pregl (l. c.) gewann aus Vellaschen Fisteln beim Schaf in den ersten 3 Stunden nach der letzten Nahrungsaufnahme im Mittel 5 g pro Stunde; bis zur 5. Stunde sinkt die Menge auf 3 g und behält diesen Wert bis zur 24. Stunde. Man ersieht hieraus, daß sich die Sekretion von Darmsaft beim Lamme von der, wie sie beim Hunde bekannt ist, bezüglich des Verlaufes wesentlich unterscheidet. Während es beim Hunde eine sich an die Nahrungsaufnahme anschließende Periode der Sekretion gibt, auf welche eine Ruheperiode folgt, besteht beim Schaf (und wohl überhaupt bei Pflanzenfressern) eine kontinuierliche Absonderung, die nur in den ersten Stunden nach der Nahrungsaufnahme gesteigert ist (ähnlich wie beim Pankreas und den Speicheldrüsen). Eine außerordentlich ergiebige Sekretion scheint beim Pferde zu bestehen. Ellenberger und Hofmeister (209) sowie Goldschmidt (259) fanden hier im Darm oft mehrere Liter Flüssigkeit, die wenigstens zum Teil Darmsaft war.

Man dürfte kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß nicht alles, was die verschiedenen Autoren in den einzelnen Fällen als „Darmsaft“ beschrieben haben, auch wirklich solcher gewesen ist; dies gilt in erster Linie für den „paralytischen Darmsaft“ nach Nervendurchschneidung, der trotz der Uebereinstimmung seiner Zusammensetzung mit angeblich reinem Sekret doch wohl sicher ebensowenig solches ist, wie die Flüssigkeit, welche bei starker Hydrämie „die Darmschlingen schwappend füllt“. Man erhält bei Untersuchung von möglichst normalen Tierdärmen in verschiedenen Phasen der Verdauung durchaus den Eindruck, daß in der Regel nur sehr wenig Flüssigkeit abgesondert wird, jedenfalls lange nicht so viel, wie man auf Grund mancher Beobachtungen an Fisteln erwarten sollte. Unter möglichst normalen Verhältnissen liefern übrigens Fisteln (an Hunden) nach den Angaben der berufensten Autoren nur sehr spärliche Mengen von Darmsaft. Selbst Pawlow und Boldireff hatten immer nur wenige Kubikzentimeter zur Verfügung (zit. nach Cohnheim). Es darf nicht unberücksichtigt bleiben, daß in Fällen reichlicherer Ansammlung von Flüssigkeit in einer Darmschlinge die Zusammensetzung solchen „Darmsaftes“ mit der gewisser Transsudate auffallende Uebere-

stimmung zeigt. Bei der bekannten Leichtigkeit, mit welcher die Darmschleimhaut Flüssigkeit transsudieren läßt, kann man sich daher der Vermutung kaum entschlagen, daß wenigstens ein Teil dessen, was man aus Fisteln als Darmsaft gewonnen hat, nicht sowohl Sekret, als vielmehr Transsudat ist.

Nichtsdestoweniger kann aber an der Tatsache nicht gezweifelt werden, daß die Schleimhaut des Dünndarmes, und zwar nicht nur die Zellen der Lieberkühnschen „Krypten", sondern auch das übrige Oberflächen-(Zotten-)Epithel, nach Art echter Drüsenzellen tätig ist.

Dies ist neuerdings namentlich von Asher und einigen seiner Schüler auch durch histologische Untersuchungen sicher nachgewiesen worden. Schon R. Heidenhain hat in seiner grundlegenden Abhandlung über die physiologische Histologie der Darmschleimhaut auf die Möglichkeit einer Anteilnahme des Oberflächenepithels am Sekretionsprozeß hingedeutet und zog in Erwägung, „ob die Funktion der Darmepithelien mit ihrer Resorptionsaufgabe wirklich erschöpfend bezeichnet ist und nicht vielleicht eine Teilnahme derselben an der Darmabsonderung anzunehmen sei, die ja bezüglich der im Epithel zerstreuten Becherzellen ganz unzweifelhaft ist" (296a). Bei Anwendung der Altmannschen Tinktionsmethode konnten Asher und seine Schüler (23, 156b, 663) bei verschiedenen Wirbeltieren (Ratte, Kätzchen, Taube)

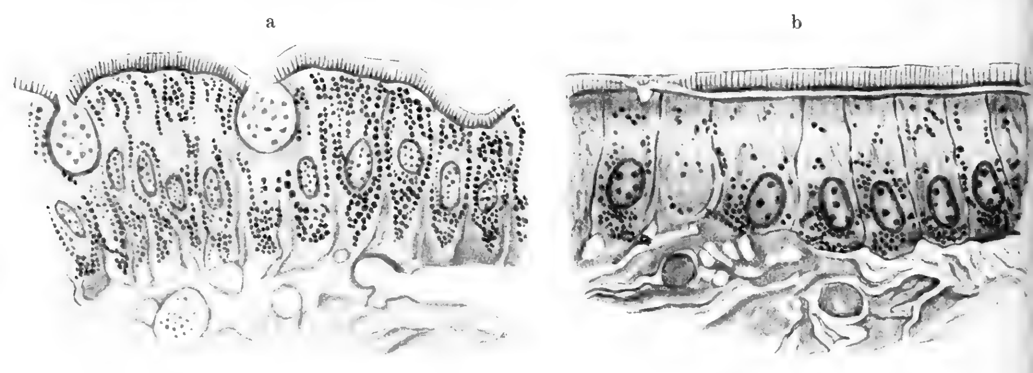


Fig. 464. a Zottenepithel einer hungernden Ratte, b dasselbe einer gefütterten Ratte. (Nach L. Asher.)

nachweisen, daß im Hungerzustande die Ephitelzellen der Darmzotten viel reichlicher mit Körnchen erfüllt sind als bei gefütterten Tieren, und daß ferner die Granula im Hunger größer als im Fütterungszustande sind. Die kleinsten Granula finden sich in den Darmepithelien der Taube, die größten in denjenigen der Ratte. „Die Anordnung der Granula bei den drei zur Untersuchung gekommenen Tierarten ist so ziemlich die gleiche. Im oberen Teil des Protoplasmakörpers unter dem Stäbchensaum und an der Zellbasis finden sich dichte Anhäufungen von Körnchen. Die mittleren Teile der Zellen sind mehr oder weniger frei von denselben." In der unterhalb des Kernes gelegenen Zone sieht man bisweilen gar keine distinkte Granulafärbung, sondern nur eine nicht mehr auflösbare diffuse Rötung. Die Bilder gleichen im wesentlichen jenen, welche Altmann von der Parotis der Katze im Ruhezustande gegeben hat (Fig. 464). Ganz analoge Granula lassen sich nun auch in den Zellen der Lieberkühnschen Drüsen darstellen, doch sind die Größenverhältnisse der Granula an den beiden Orten auffallend verschieden, indem die in den Zottenepithelien befindlichen viel größer sind und sich schärfer abheben. Es scheint dies in Ueberein-

stimmung mit der Theorie BIZZOZEROS zu stehen, wonach die Epithelzellen der Krypten jüngere, zum Nachrücken bestimmte Elemente darstellen. Man kann kaum zweifeln, daß die erwähnten verschiedenen morphologischen Typen der Darmzellen Ausdruck verschiedener Phasen einer sekretorischen Tätigkeit sind, und es wird diese Ansicht auch durch die Tatsache unterstützt, daß Pilokarpininjektion ganz entsprechende Veränderungen der Zellen hervorruft. Es muß nun aber besonders hervorgehoben werden, daß keinerlei Anzeichen vorliegen, welche darauf schließen ließen, daß ein Sekret in das Darmlumen ausgeschieden wird, so daß sich ASHER und seine Schüler veranlaßt sehen, eine „innere Sekretion" anzunehmen. Als höchst bemerkenswert muß noch angeführt werden, daß in den Phasen starker Resorptions-(Sekretions-)Tätigkeit auch in den Lymphzellen des Zottenstromas sowie derjenigen, welche in das Darmepithel eingewandert sind, sich ganz die gleichen granulären Einschlüsse nachweisen lassen. Wenn man die Granula mit einer Fermentproduktion in Zusammenhang bringen darf, so würde das bedeuten, daß auch die Lymphocyten an derselben teilnehmen, wofür ja manches zu sprechen scheint. Wenn, wie ZILLINBERG-PAUL (l. c.) annimmt, ein Unterschied zwischen Epithel- und Lymphzellen besteht, so kann er meines Erachtens nur in einer zeitlichen Differenz der Entwicklung der Granula liegen. „Die Darmepithelzelle ist erfüllt mit Granulis, wenn sie die Aufgabe hat, Stoffe von außen aufzunehmen, und der Höhepunkt ihrer Tätigkeit ist die Abgabe dieser Stoffe, ganz analog anderen Drüsenzellen. Die Lymphzelle hingegen hat als Hauptaufgabe die Aufnahme von Stoffen und bildet erst, wenn die Aufnahme und innere Verarbeitung von statten gehen soll, ihr Protoplasma derart um, daß Auftreten von Granulis beobachtet wird."

Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß MINGAZZINI auch noch andersartige Unterschiede zwischen dem Zottenepithel von gefütterten und Hungertieren beschrieben hat, doch haben sich die betreffenden Angaben nicht bestätigt, und ich darf sie hier übergehen (zit. 156 b).

Wenn so durch die histologische Untersuchung der Darmschleimhaut eine „innere Sekretion", d. h. die Erzeugung von Endoenzymen, wahrscheinlich gemacht wird, so steht mit einer solchen Annahme alles das in Uebereinstimmung, was bisher über den Fermentgehalt des Darmsaftes bekannt geworden ist. Es darf als sicher gelten, daß in demselben kein proteolytisches Ferment vorkommt, welches genuine Eiweißkörper zu spalten vermag. Dagegen ist in der Schleimhaut selbst eine Peptase enthalten, welche Albumosen und Peptone in kristallinische Produkte zerlegt. Die Entdeckung dieser wichtigen Tatsache verdanken wir COHNHEIM (130, 134, 135, 136). Nachdem schon NEUMEISTER die Spaltung von Albumosen durch die Darmschleimhaut beobachtet hatte, gelang es COHNHEIM, aus derselben ein Ferment zu extrahieren, welches er als „Erepsin" bezeichnete und dessen Wirkung sich (abgesehen vom Caseïn, den Protaminen und Histonen) ausschließlich auf Albumosen und Peptone beschränkt, von denen namentlich die letzteren sehr rasch weiter gespalten werden. Vom Erepsin wird auch jener tryptisch nicht angreifbare Rest, von dem oben die Rede war (Antipepton), glatt aufgespalten; es besteht daher die Möglichkeit, durch kombinierte Wirkung von Pepsin-HCl und später Erepsin Eiweißstoffe weiter als durch Trypsin oder Pepsin und Trypsin zu zerlegen, nämlich so vollständig wie durch siedende Säuren (COHNHEIM); auch zeichnet sich das Ferment durch große Energie der Wirkung aus. Nach COHNHEIM zerfallen Pepsin-

peptone unter dem Einfluß des Erepsins schon nach Minuten in Aminosäuren, während Trypsin Tage und Wochen braucht, um die Biuretreaktion zu vernichten.

Wie die alten Hofmeisterschen Versuche lehren, besitzt die Darmschleimhaut an sich die Fähigkeit, in ihr vorhandene Peptone zum Verschwinden zu bringen, ein Erfolg, den wir nunmehr auf das Erepsin beziehen müssen, welches demnach unzweifelhaft als Gewebsenzym (Endoenzym) fungiert oder doch fungieren kann. In welchem Maße es auch ins Lumen des Darmes ausgeschieden wird, ist nicht leicht festzustellen. Wenn man es im Darmsaft gefunden hat, so ist dies mit Rücksicht auf den Umstand, daß ja fortwährend zahlreiche Epithelzellen der Schleimhaut abgestoßen werden und zugrunde gehen, nicht ohne weiteres als Beweis für „Sekretion" anzusehen. Das gleiche muß auch für die von Kossel und Dakin (Zeitschr. f. phys. Chem., Bd. 41, 1904, p. 321) in der Darmschleimhaut aufgefundene „Arginase" gesagt werden, ein Enzym, welches Arginin in Ornithin und Harnstoff zerlegt. Sein Vorhandensein im Darmsaft kann nicht als sicher erwiesen gelten. Als typische Endoenzyme sind beide auch schon dadurch charakterisiert, daß sie in ihrem Vorkommen keineswegs auf die Darmschleimhaut beschränkt sind, sondern in den verschiedensten Organextrakten nachgewiesen wurden. Auch für die im Darm der Wirbeltiere wirksamen Karbohydrasen scheint die Regel zu gelten, daß es sich nicht sowohl um Exoenzyme (Sekretenzyme) als vielmehr um Endoenzyme handelt, die vielleicht nur insoweit im „Darmsaft" vorkommen, als sie beim Zerfall abgestoßener Epithelzellen frei werden. Amylolytische Eigenfermente spielen im Darm sicher nur eine ganz unbedeutende Rolle. Aeltere Autoren (Thiry, Schiff, v. Wittich) haben zumeist dem Dünndarm das Vermögen, Stärke zu verzuckern, ganz abgesprochen, doch finden sich auch gegenteilige Angaben.

So fanden Bidder und Schmidt (65), daß Darmsaft dicken Stärkekleister in 10 Minuten dünnflüssig macht. Cu-Tartrat lieferte einen starken roten Niederschlag und nach spätestens 30 Minuten war gar kein Amylum mehr nachzuweisen. Nach 5—6 Stunden war aller Zucker bereits in Milchsäure umgewandelt, und die Flüssigkeit reagierte stark sauer. Auch Masloff und Gumilewski fanden stets nach kurzer Zeit Zucker. Röhmann fand den Darmsaft aus dem oberen Teil des Jejunums vom Hunde sehr energisch saccharifizierend, indem 1 ccm nach Zusatz von etwas Thymol mit Stärkekleister schon nach 7 Minuten beim Kochen mit NaOH + $CuSO_4$ eine reichliche Ausscheidung von Cu-Oxydul gab. Dagegen erwies sich das Sekret tieferer Abschnitte des Dünndarmes absolut nicht wirksam. Der Unterschied in der diastatischen Wirkung zwischen oberem und unterem Teil des Darmes zeigte sich am deutlichsten, wenn man Stärkekleister in die Darmschlingen einfüllte und die alsbald wieder herausgenommene Flüssigkeit unter Zusatz von Thymol einige Zeit digerierte. Im ersteren Falle erfolgte sehr schnell vollkommene Saccharifikation ganz erheblicher Mengen von Stärke, anderenfalls bildeten sich dagegen selbst im Verlauf von Stunden nur Spuren von Zucker. Bezüglich der Natur des gebildeten Zuckers ist zu erwähnen, daß Brown und Heron schon 1880 zeigten, daß unter dem Einfluß des Darmsaftes Stärke in Maltose umgewandelt wird, daß dieser Zucker aber sehr schnell durch die Wirkung eines anderen Enzyms (Maltase) weiter in Glykose verwandelt wird. Pregl l. c.), welcher anscheinend die Arbeit von Brown und Heron nicht kannte, glaubte sogar, daß (beim Lamm) überhaupt nur Glykose gebildet werde. Er kon-

statierte die Tatsache, daß durch den Darmsaft des Lammes Maltose in 24 Stunden glatt in die gleiche Menge Glykose übergeführt wird, so als wäre erstere durch 2 Stunden nach Zusatz von 2 Proz. H_2SO_4 invertiert worden.

In neuerer Zeit fanden BIERRY und FROUIN im normalen Saft überhaupt keine Amylase, und sie schrieben eine solche nur den Zellen zu. Im paralytischen Darmsaft fand MENDEL schwache Amylasewirkung. Ueberblickt man die Gesamtheit der vorliegenden Erfahrungen, so wird man COHNHEIM (NAGELS Handb., Bd. 2, p. 599) recht geben müssen, wenn er der „sehr kleinen Menge von Ptyalin im Darmsaft eine spezifische Bedeutung nicht zuschreibt". Dagegen „ist charakteristisch für den Dünndarm das Auftreten der Fermente (Karbohydrasen), welche Disaccharide spalten, Invertin, Maltase und Laktase". (COHNHEIM.) Schon 1870 lenkte PASCHUTIN zum erstenmal die Aufmerksamkeit auf die Tatsache, daß die Darmschleimhaut in ihrer ganzen Ausdehnung vom Pylorus bis zur Ileocöcalklappe ein Enzym enthält, welches Rohrzucker in Glykose verwandelt (invertiert).

Dieselbe Tatsache wurde auch von VELLA und unabhängig davon von CL. BERNARD (60a) gefunden. Spätere Untersuchungen haben dies nur durchaus bestätigt. Es ist keinem Zweifel unterworfen, daß es sich hier um eine Invertase handelt, die in der Schleimhaut reichlicher als im Safte selbst enthalten zu sein scheint, da jene eine ausgeprägtere invertierende Wirkung ausübt als der Darmsaft. Nach RÖHMANN (533) besitzt der Darmsaft (vom Hunde), der aus einer in der oberen Hälfte des Dünndarmes angelegten VELLA-Fistel fließt, bedeutend größeres Inversionsvermögen als der Saft aus der unteren Hälfte. BROWN und HERON, welche gewogene Mengen von Schleimhaut des Schweinedarmes mit 3-proz. Rohrzuckerlösung bei 40° C digerierten, fanden, daß das Duodenum das schwächste Inversionsvermögen besitzt; nach $3^1/_2$ Stunden war noch keine Inversion wahrzunehmen. Viel stärkere Wirkung besitzen Jejunum und Ileum. Zu sehr interessanten Ergebnissen gelangten neuerdings E. FISCHER und NIEBEL (224a) bei vergleichenden Untersuchungen am Darm verschiedener Tiere. Die Wichtigkeit ihrer Ergebnisse rechtfertigt es wohl, wenn ich die Untersuchungsmethode hier näher anführe. Es wurden wässerige, mit Toluol (1-proz.) sterilisierte Infuse der ganz frischen Schleimhaut benützt. Der aufgeschnittene Darm wurde durch Spülen mit kaltem Wasser gereinigt, worauf die Schleimhaut mit dem Messer abgeschabt und sofort mit der 3-fachen Gewichtsmenge destillierten Wassers bei 10° C 24 Stunden ausgelaugt wurde. An Stelle des Toluols wurde in einigen Fällen (Dünndarm vom Pferd und Rind) 5-proz. NaFl mit gleichem Erfolg angewendet.

Als auffälliges Resultat ergab sich, daß der Zwölffingerdarm des Rindes im Gegensatz zu dem anderer Tiere (Pferd, Huhn) keine invertierende Wirkung auf Rohrzucker ausübt. Die Versuche wurden an 10 verschiedenen Ochsen, Kühen und Kälbern mit ganz frischem Darm, welcher teils als Infus, teils direkt in zerkleinertem Zustande zur Verwendung kam, ausgeführt. Auch beim Schaf war die Wirkung auf Rohrzucker negativ (PREGL l. c. hatte positiven Erfolg). FISCHERS Resultate stehen mit älteren wenig beachteten Angaben von V. PASCHUTIN (490a) über die Indifferenz des Dünndarmes von Schaf und Kalb gegen Rohrzucker in Uebereinstimmung. Sie zeigen ferner, wie vorsichtig man mit der Generalisierung auf diesem Gebiete sein muß, und rechtfertigen die zuerst gerade von E. FISCHER unternommene Ausdehnung der Versuche auf eine größere Zahl von Tierarten. Hier darf auch nicht unbemerkt bleiben, daß nach WIDDICOMBE (648a) Invertase der Darmschleimhaut der Vögel (Taube) zwar nicht fehlt, sich aber nicht im Bereich der PEYERschen Plaques findet.

Bei der relativ geringen Verbreitung des Rohrzuckers und seiner demgemäß auch nur geringen Bedeutung als Nährstoff muß es füglich als auffallend bezeichnet werden, daß ein denselben invertierendes Enzym doch eine so große Verbreitung im Darm der Wirbeltiere besitzt. Denn wenn man etwa vom zivilisierten Menschen absieht, findet Rohrzucker nur selten in größerer Menge seinen Weg in den Darm. Nicht minder auffallend ist auch das von Bourquelot und Gley (Compt. rend. Soc. Biol., 1895, p. 515 u. 555) konstatierte Vorkommen eines Trehalose spaltenden Enzymes im Dünndarm des Kaninchens. E. Fischer und Niebel fanden, daß auch das Infus der Dünndarmschleimhaut vom Pferde und Rinde eine ähnliche Wirkung zeigte. Die Spaltung war allerdings nicht immer stark, aber doch derart, daß sie sicher auf die Anwesenheit eines hydrolysierenden Enzymes schließen läßt („Trehalase"). Ungleich merkwürdiger ist aber freilich noch die Tatsache, daß dasselbe Enzym auch reichlich im Blutserum gewisser Fische (z. B. Karpfen) vorkommt.

Ungeachtet der Gleichheit der Wirkungsweise scheint es doch nicht, daß das Rohrzucker spaltende Enzym des Dünndarmes mit dem „Invertin" der Hefe identisch ist. Auch die Maltase des Darmes scheint von dem entsprechenden Enzym der Hefe verschieden zu sein; denn Fischer und Niebel fanden, daß das α-Methylglukosid, welches wie Maltose von einem wässerigen Auszug von Bierhefe leicht zerlegt wird, der Darm-Maltase Widerstand leistet. Für das β-Methylglukosid wurde eine zwar schwache, aber doch unverkennbare Spaltung (15 Proz.) durch den Auszug von Pferdedünndarm festgestellt. Letzterer zeigt daher eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Emulsin, welche auch beim Amygdalin wieder deutlich zutage tritt. Die Veränderung des Amygdalins im Tierkörper ist wiederholt und wohl am ausführlichsten von A. Moriggia und G. Ossi (Atti Accad. Lincei, 1876) untersucht worden. Dieselben stellten fest, daß der Inhalt des Dünndarmes beim Kaninchen aus dem Glukosid reichliche Mengen von Bittermandelöl und Blausäure freimacht, während beim Hunde diese Spaltung in viel geringerem Grade eintritt. Die Versuche, welche E. Fischer und Niebel in dieser Richtung anstellten, sind nicht mit Darminhalt, sondern mit der sorgfältig gereinigten und abgelösten Schleimhaut bezw. deren wässerigem Auszug angestellt. Auch hier zeigte sich ein auffallender Unterschied der Wiederkäuer (Rind, Schaf) vom Pferde und Kaninchen; denn bei ersteren blieb das Glukosid ganz unverändert, während bei den letzteren eine starke Spaltung eintrat. Als Produkte derselben wurden Bittermandelöl, Blausäure und Zucker nachgewiesen.

Der Umstand, daß in der Darmschleimhaut sowohl ein die Maltose wie ein die Saccharose spaltendes Enzym enthalten ist, legt die Vermutung nahe, daß auch ein die Laktose invertierendes Enzym („Laktase") darin vorkommt. In der Tat schreibt Halliburton (Lehrb. d. chem. Physiol., 1893, übers. von Kaiser, p. 689) dem Darmsaft die Fähigkeit zu, Milchzucker in Glykose und Galaktose zu spalten, ohne indessen Belege hierfür anzugeben. Daß tierische Flüssigkeiten nicht schon früher hinsichtlich ihrer Wirkung auf diesen Zucker geprüft wurden, hat, wie E. Fischer bemerkt, seinen Grund hauptsächlich in der Schwierigkeit gehabt, die Spaltungsprodukte zu erkennen, welche erste durch die Auffindung der Phenylhydrazinprobe beseitigt worden ist. Pregl konnte bei Digestion von Milchzucker mit Darmsaft (vom Lamm) keine Veränderung des Reduktionsvermögens wahrnehmen, und auch Voit und Lusk (zit. 646) geben an, daß der Milchzucker im Darm des Kaninchens und des Huhnes nicht invertiert wird; Mendel konnte selbst nach längerer Einwirkung bei günstiger Temperatur und mit relativ großen Mengen Darmsaft vom

Hunde nie eine Bildung von Glykose beobachten. Dagegen haben PAUTZ und VOGEL (zit. 646) zweifellos nachgewiesen, daß der mittlere Teil des Dünndarmes (Jejunum) des neugeborenen Kindes Milchzucker spaltet, und etwas später zeigten RÖHMANN und LAPPE (532 a) dasselbe vom Dünndarm des Kalbes und des jungen sowie ausgewachsenen Hundes, während sie beim Rinde negative Befunde zu verzeichnen hatten.

Sie verfuhren so, daß sie den ganzen durchgespülten Dünndarm oder auch nur die Schleimhaut zu einem Brei zerhackten, diesen unter Zusatz von Thymol oder NaFl in eine 1-proz. Milchzuckerlösung eintrugen und mehrere Stunden bei 30° digerierten. E. FISCHER und NIEBEL (l. c.) haben auch bei ausgewachsenen Rindern und alten Pferden eine unverkennbare Spaltung gefunden, aber dieselbe ist bei jungen Tieren viel stärker als bei alten, was wohl mit der veränderten Nahrung zusammenhängt. Die genannten Forscher halten es daher auch für unwahrscheinlich, daß bei länger dauernder Fütterung eines alten Tieres mit Milch die Darmschleimhaut wieder größere Mengen des betreffenden Enzyms produzieren würde.

Ausgedehntere Versuche über den gleichen Gegenstand verdanken wir neuerdings E. WEINLAND (646). Es kamen folgende Tierarten zur Untersuchung: Hund (jung und alt), Kaninchen (jung und alt), Meerschweinchen, Pferd (alt), Schwein (jung und alt), Rind (jung und alt), Schaf, Ziege (jung).

Das Darmstück, dessen Schleimhaut in ihrer Wirkung auf Laktose geprüft werden sollte, wurde aufgeschnitten und mit Wasser gewaschen, hierauf die Mucosa abpräpariert (abgeschabt) und mit wenig Wasser zu einem dünnen Brei angesetzt. Nach Zusatz von Toluol (1—3 Proz.), FlNa (1—2 Proz.) oder Thymol wurde die Mischung ins Kühle (nicht über 10—12° C) gebracht. Nach ein- bis mehrtägigem Stehen wurde die öfter umgeschüttelte Mischung filtriert und lieferte dabei eine klare fleischwasserfarbige bis gelbliche Flüssigkeit, mit welcher nun die Versuche angestellt wurden. Zu 30—100 ccm wurde so viel Milchzucker gegeben, daß die entstehende Lösung 1—6 Proz. enthielt; darauf wurde das Gefäß mit Watte verschlossen, 3—6 Stunden im Brutofen bei 36—40° C gehalten und darauf das Enzym durch 10 Minuten Kochen zerstört.

Da das Drehungsvermögen der Laktose dem der Dextrose entspricht ($[\alpha]D = 52{,}5^0$), das der Galaktose aber viel größer ist ($[\alpha]D = 80{,}3$), so war bei Inversion eine Zunahme der Drehung zu erwarten. Es ergab sich hierbei bei allen untersuchten jungen (saugend) Säugetieren (wie auch beim neugeborenen Kinde) das Vorhandensein eines wasserlöslichen, milchzuckerspaltenden Enzyms, einer „Laktase“, im Dünndarm und zwar in seiner ganzen Ausdehnung, wobei es allerdings vorkommt, daß, ein Teil fast oder gar nicht, der andere stark invertiert, ohne daß sich dabei eine Regel zeigte. So ergab beim Kalb das eine Mal Anfang und Mitte, das andere Mal das Ende keine Inversion, und umgekehrt bald Anfang, bald Mitte, bald Ende die stärkste Inversion.

Aehnlich verhielt es sich beim Saugschwein. Es scheint, als ob verschiedene Darmpartien zu verschiedenen Zeiten in der genannten Funktion wechselten. Laktase fand sich ferner auch im Darm des erwachsenen Hundes, Schweines und Pferdes, nicht jedoch im Dünndarm des alten Rindes, Schafes, Kaninchens und Huhnes. PLIMMER (510 b) fand Laktase im Darm der Herbivoren (mit Ausnahme des Kaninchens) nur bei ganz jungen Tieren; dagegen war sie beim Menschen, Affen, Carnivoren und Omnivoren immer zu finden. Amphibien und Vögeln soll sie gänzlich fehlen.

Was die Intensität der Spaltung anlangt, so ergab eine ungefähre Abschätzung, daß dieselbe eine recht beträchtliche war, indem z. B. dem gesamten Dünndarm eines Kalbes eine Inversion von 22—23 g Milchzucker bei einer Digestion von $4^{3}/_{4}$ Stunden bei 39° C entsprach. Ob sich die Spaltung beim lebenden Tier innerhalb der Zellen der Schleimhaut oder im Darmlumen vollzieht, ließ sich nicht sicher entscheiden. Hamburger und Hekma (284a) konnten Laktase jedenfalls im Darmsaft nicht nachweisen.

Sehr bemerkenswert erscheint die Tatsache, daß, wie Weinland fand, bei Tieren, welche, erwachsen, keine Laktase im Darm bilden, solche entsteht, wenn dieselben längere Zeit mit Milch genährt werden, was schon E. Fischer vermutet hatte. Beim Kaninchen war es möglich, durch mehrmonatlich fortgesetzte Milchfütterung vom Säuglingsalter an die Produktion der Laktase zu erhalten; dasselbe war beim jungen Huhn durch länger dauernde Beimengung von Milch zum Futter zu erreichen. Sicher ein interessantes Beispiel für die Abhängigkeit des Organismus von den äußeren Lebensbedingungen und die Anpassungsfähigkeit an diese.

„Wenn eine bestimmte Tierart das den Milchzucker spaltende Enzym (im Darm) für gewöhnlich im ausgewachsenen Zustand nicht produziert, so scheint die Milch für dasselbe in dieser Zeit nur wenig oder gar nicht verwertbar zu sein und es ist besonders hervorzuheben, daß dies bei einem Stoffe der Fall ist, der einmal jedem Säugetiere in der Jugend zugeführt wird und der dabei in chemischer Beziehung die nächste Verwandtschaft zu Körpern hat, die eine Hauptnahrungsquelle für den tierischen Leib bilden.

Ueberblickt man die Gesamtheit der angeführten Tatsachen, so kann es, glaube ich, kaum zweifelhaft sein, daß es sich bei den Fermenten, welche im Darm zur Wirksamkeit gelangen, in der Hauptsache um Gewebsenzyme handelt, welche, soweit sie im „Darmsaft" auftreten, nicht eigentlich sezerniert wurden, sondern durch den Zerfall abgestoßener Epithelzellen frei geworden sind. Dabei sind vielleicht auch die ins Darmlumen ausgewanderten Lymphocyten nicht unbeteiligt, von denen es ja bekannt ist, daß sie Endoenzyme, unter anderem auch Amylase enthalten (Haberlandt, 283.)

D. Verdauung und Resorption im Darm.

Sehe ich hier ab von dem, was für den Menschen und fleischfressende Säugetiere (Hund) bekannt geworden ist (gute zusammenfassende Darstellungen verdanken wir namentlich Cohnheim, 136), so macht sich der Mangel eingehender Untersuchungen kaum irgendwo so fühlbar, wie auf diesem so wichtigen Gebiete. Für die niederen Klassen der Wirbeltiere (Amphibien und Reptilien) mangeln einschlägige Untersuchungen gänzlich, wenn man etwa davon absieht, daß der Frosch gelegentlich bei Arbeiten über Fettresorption mitherangezogen wurde. Auch für die Vögel liegen nur ganz wenige und meist unzuverlässige Angaben vor, so daß eigentlich nur die herbivoren Haussäugetiere übrigbleiben, deren Darmverdauung einigermaßen bearbeitet ist, freilich sind auch hier mehr Fragen gestellt als gelöst. Was zunächst den Uebergang des vorverdauten Mageninhaltes in den Darm betrifft, so greift hier der „Pylorusreflex" regulierend ein, der beim Hunde sehr genau studiert ist

(vgl. COHNHEIM, 136, p. 16ff.) und der darauf abzielt, dem Dünndarm nur „ausgewählte, sorgfältig vorbereitete Nahrung“ zuzuführen. COHNHEIM hat die Art des Uebertrittes, sowie die Beschaffenheit des durch die Kontraktionen des Pylorus bei Oeffnung des Sphinkter in das Duodenum gespritzten Chymus bei verschiedener Fütterung am Hunde genau untersucht (l. c. p. 94f.). Es war zu diesem Behufe eine Fistel etwas unterhalb des Pylorus gerade an der Stelle angelegt, wo der Gallengang und der obere Pankreasgang münden. Es war so möglich, nicht nur den aus dem Pylorus heraustretenden Speisebrei aufzufangen, sondern auch zugleich die Sekrete der genannten Drüsen. „Läßt man den Hund hungern und öffnet dann die Kanäle, so entleeren sich aus dem Magen einige Klumpen schaumigen Speichels, sonst bleibt die Kanüle trocken. Nun frißt der Hund in wenigen Sekunden 50 g rohes, in Würfeln geschnittenes Fleisch: 2—4 Minuten später fließt aus der Kanüle eine helle, gelbe, schleimige Flüssigkeit, die rotes Lackmuspapier stark bläut und eine Fibrinflocke in 1—2 Minuten auflöst, ein Gemenge von Pankreassaft und Galle, vielleicht auch Darmsaft. Das Ausfließen dauert 10—15 Minuten und es fließen etwa ebensoviel Kubikzentimeter ab. Plötzlich, etwa 8—12 Minuten nach der Fütterung spritzt aus der Kanüle eine ebenfalls helle, kaum gefärbte Flüssigkeit heraus, die intensiv sauer ist. 1—2 Minuten vergehen, während deren Pankreassaft und Galle weiter fließen, dann kommt ein neuer Schuß Mageninhalt dazwischen gespritzt. Allmählich kommen die Schüsse häufiger, die alkalischen Sekrete hören auf und 20—25 Minuten nach der Fütterung entleert sich mit großer Regelmäßigkeit, etwa alle 15—20 Sekunden, ein Schuß Mageninhalt aus der Kanüle. Ein Schuß ist etwa 1 ccm, dazwischen kann man abortive Schüsse beobachten, die nur einige Tropfen betragen. Die Flüssigkeit ist ganz dünnflüssig, durch Hämatin aus dem Fleisch schwach gelb gefärbt und durch kleinste ungelöste Partikelchen ganz wenig getrübt; läßt man sie stehen, setzt sie einen spärlichen Bodensatz ab, der hauptsächlich aus Kernsubstanzen besteht, daneben etwas Magenschleim enthält, und vereinzelte Muskelreste erkennen läßt. Ueber 90 Proz. des Fleischstickstoffes aber sind darin schon in gelöster Form enthalten, in der Hauptsache als echtes Pepton. Greift man nun nicht ein, so dauert diese fast rein flüssige Entleerung eine Zeitlang an, etwa 40—50 Minuten nach der Fütterung aber erscheinen vereinzelte größere Stückchen Fleisch in der Kanüle, die durch den Magensaft stark angedaut, braun und schlüpfrig sind. Wenn man feingehacktes Fleisch gab, so kommen dann schon ganze Klumpen braunen schlüpfrigen Fleisches hervor. Will man natürliche Verhältnisse schaffen, so muß man Mageninhalt von einem früheren Versuch nun abwärts ins Duodenum einspritzen. Auf jede solche Einspritzung versiegen nach 20 bis 30 Sekunden die Schüsse aus dem Magen, nach ca. 1 Minute aber kommt heller, stark alkalischer Pankreassaft aus der Kanüle getropft, dem sich 1—2 Minuten später gelbe schleimige Galle beimengt. Diese Sekretion von Galle und Pankreassaft überdauert den Schluß des Pylorus, so daß etwa 5—7 Minuten nach der Einspritzung von 10 ccm Mageninhalt, zwischen die noch auslaufenden alkalischen Sekrete schon saure Schüsse hereingespritzt kommen. Man sieht dann gut den Niederschlag, den Galle in dem sauren Mageninhalt erzeugt. Nach 1½ Stunden — bei 50 g Fleisch — ist der Magen in

der Hauptsache leer, nun beginnen die Schüsse unregelmäßig zu werden, und es erscheinen trotz Einspritzungen von Säure einzelne größere Fleischstückchen in der Fistel, schließlich kommen nur ganz vereinzelte Schübe. Die vollständige Entleerung des Magens zieht sich so recht lange hin, 40 Minuten und mehr. Dabei werden Pankreassaft und Galle auch ohne Einspritzung in kleinen Mengen sezerniert und zum Schlusse erscheint in der Kanüle eine von allen anderen verschiedene helle fadenziehende, alkalische Flüssigkeit — Pylorussekret — und der deutlich erkennbare, schaumige Speichel.

Füttert man Brot, so beginnt nach 10 Minuten eine wenig reichliche Sekretion von Pankreassaft und Galle, und erst nach 30—35 Minuten entleert sich zuerst Mageninhalt, der schwächer sauer ist als bei Fleischfütterung und von vornherein viel Festes enthält; es ist keine Flüssigkeit, sondern ein saurer schleimiger, brothaltiger Brei; die chemische Untersuchung ergibt eine weitgehende Verzuckerung der Stärke. Dabei entleert sich, besonders wenn man den Brotbrei abwärts einspritzt, reichlich Pankreassaft und besonders sehr viel Galle. Das Gemisch von Mageninhalt und Darmsekreten, wie man es aus der Duodenalfistel auffängt, ist bei Fleischfütterung durch Ueberwiegen des Magensaftes stark sauer, bei Brot alkalisch. Auch bei Brotfütterung wird die Magenentleerung gegen Ende unregelmäßig und ganz langsam, und zum Schluß fließt alkalischer Schleim und Speichel. Noch länger dauert die Entleerung des Magens bei Milchfütterung" (Cohnheim).

Ich habe diese ausgezeichnete Schilderung hier wörtlich wiedergegeben, weil sie in vorbildlicher Weise wirken kann und hoffentlich dazu beitragen wird, ähnliche Untersuchungen auch an anderen Tieren anzustellen.

Im allgemeinen darf es wohl als Regel gelten, daß Nahrungsstoffe den Magen im gegebenen Falle nur gelöst oder in fein verteiltem Zustande verlassen, indessen ist diese Regel keineswegs ohne Ausnahme und es treten namentlich in den späteren Stadien der Verdauung auch gröbere Brocken in den Darm über.

Es gibt aber auch Fälle, wo zufällig oder absichtlich verschluckte unverdauliche feste Körper nicht nur den Magen fast sofort verlassen, sondern auch den ganzen Darm überraschend schnell unverändert durchlaufen; es gilt dies hauptsächlich von Knochensplittern (Röhrenknochen). Nach Fr. Müller (461) passieren verfütterte Knochen in 4 Stunden nicht nur den Dünndarm, sondern den ganzen Verdauungskanal. Noch auffallender tritt dies bei Aufnahme von Gras hervor, welches Hunde bisweilen in größerer Menge fressen.

Ich habe mich des öfteren überzeugt, daß Konvolute von Grasblättern (*Poa canina*), welche ein Terrier in völlig nüchternem Zustande aufgenommen hatte, schon nach 10 Minuten (!) wieder per anum ausgeschieden wurden. Es handelte sich dabei allerdings stets um einen nicht ganz normalen Zustand des Verdauungsapparates, wie denn die Hunde Gras in der Regel nur unter solchen Umständen fressen.

Wenn man die großen Mengen von Flüssigkeit berücksichtigt, welche als Magensaft, Pankreassekret und Galle abgesondert werden („frißt ein Hund 100 g Fleisch, so passieren 300—400 ccm den Pylorus"), so muß es füglich auffallen, wie geringfügig der Inhalt des Dünndarms in der Regel ist. „Mit Ausnahme seines untersten Stückes

findet man den Dünndarm auch während der Höhe der Verdauung niemals gefüllt. Infolge der vorzüglichen Regelung durch den Pylorusreflex geht immer nur soviel über, wie resorbiert oder fortgeschafft werden kann. Vom Pylorus bis in das unterste Viertel des Ileums findet man bei Fleischfressern wie beim Menschen selten Flüssigkeit, meist unbedeutende Mengen eines schleimigen, häufig von Luftbläschen durchsetzten, mehr oder weniger dünnflüssigen Breies" (COHNHEIM). Aber auch bei Pflanzenfressern ist der Dünndarm in der Regel nur wenig gefüllt, obschon er in manchen Fällen (Pferd, Kaninchen) große Mengen noch kaum verdauten Mageninhaltes rasch in den Dickdarm (Blinddarm) befördert. „Ein Kaninchen in einem warmen Kochsalzbad von 38° C zeigt", wie GRÜTZNER (270) beschreibt, „bei Eröffnung seines Leibes den platten Dünndarm, der keine deutlichen peristaltischen, dagegen fortwährende schwache Pendelbewegungen aufwies; der Blinddarm lag strotzend gefüllt, bewegungslos da." Beim Fleischfresser kommt es häufig vor (Hund, Katze), daß der Dünndarm ganz trocken (leer) ist, so daß in solchem Falle die Bezeichnung Jejunum (Leerdarm) ganz zutreffend erscheint. Demgegenüber ist der Inhalt des sehr langen Dünndarmes der Pflanzenfresser meist reichlicher und immer sehr wasserreich (80—98 Proz.). Er bildet in den proximalen Partien eine schleimige fadenziehende Flüssigkeit, deren Konsistenz erst in den tieferen Teilen (Ileum) etwas größer wird. Offenbar erfolgt, was auch HÖBER (308) betont, die Aufsaugung von Flüssigkeiten von der Darmschleimhaut der Fleischfresser viel schneller als von der der Pflanzenfresser. „Hier sind alle Verdauungssäfte viel dünnflüssiger und dementsprechend auch der ganze Darminhalt viel wasserreicher, und er bleibt es bis tief hinab, bis in die unteren Abschnitte des überaus langen Dünndarmes" (GRÜTZNER). Der Gehalt an unverdauten bezw. unverdaulichen Bestandteilen wird natürlich ganz wesentlich von der Ausgiebigkeit der Magenverdauung abhängig sein und es bieten in dieser Beziehung namentlich die herbivoren Säugetiere mit einhöhligem Magen interessante Verhältnisse dar. Vom Pferd ist es bekannt (ELLENBERGER, 201), daß der verhältnismäßig kleine Magen (er faßt im Mittel 11—12 Liter) sich sehr rasch und zum Teil noch während des Fressens entleert, so daß große Mengen noch ganz unveränderten oder nur schwach angedauten Futters in den zwar langen (16—24 Meter) aber engen und daher zur Aufspeicherung größerer Futterquantitäten nur wenig geeigneten Darm (Mitteldarm, Dünndarm) gelangen. „Die vom Pferde aufgenommenen Flüssigkeiten durcheilen den Magen und Dünndarm ungemein rasch, und schwemmen einen Teil der wenig verdauten Nahrung direkt nach dem Enddarm, speziell nach dem Blinddarm. Aber auch ohne dies gelangt ein Teil der festen Nahrungsmittel (des Hafers, Häcksels, Heues und Maises) in relativ kurzer Zeit nach dem Coecum. Schon 4—5 Stunden nach der Mahlzeit und selbst noch früher, ist ein kleiner Teil der Nahrung bereits im Coecum, einem Darmabschnitt, welcher beim Pferde, ebenso wie das Colon, eine mächtige Ausbildung besitzt. Von vornherein kann man also schon annehmen, daß der Blinddarm bei diesen von einer cellulosereichen, schwer verdaulichen Nahrung, lebenden Tieren, die bekanntlich ihre Nahrung gut ausnutzen und einen nicht unerheblichen Teil der in ihr enthaltenen Cellulose lösen, eine besondere Rolle bei der Verdauung spielen wird" (ELLENBERGER). Ein noch schnellerer Uebertritt von Dünndarminhalt in

das Coecum erfolgt nach Scheunert und Grimmer (565) bei Maisfütterung.

Der Dünndarminhalt wird beim Pferde als eine bräunliche schleimige Flüssigkeit beschrieben, in der sich stets cellulosehaltige Nahrungsbestandteile erkennen lassen. Der Gehalt an Trockensubstanz ist gering (2—3 Proz.), die Masse aber sehr beträchtlich (ein etwa 22 m langer Pferdedünndarm enthält bis zu 9000 g Flüssigkeit). Mit der fortschreitenden Verdauung scheint die Inhaltsmenge abzunehmen, obschon sich die Hauptmasse der aufgenommenen Nahrungsstoffe immer noch im Magen befindet. Für das Kaninchen, dessen Magen bekanntlich fast stets gefüllt ist, liegen genauere Untersuchungen über die Art des Uebertritts, sowie über die Beschaffenheit der übergetretenen Massen nicht vor. Das Coecum spielt bei diesem Tier, wie wir noch sehen werden, eine ganze analoge Rolle wie beim Pferde und es ist daher wohl anzunehmen, daß auch hier noch unaufgeschlossene Nahrungsbestandteile den Dünndarm mehr oder weniger rasch passieren.

Wenn man bloß die Verhältnisse im Auge behält, wie sie auf Grund der recht dürftigen Untersuchungen an den letzterwähnten pflanzenfressenden Säugetieren sich gestalten, so gewinnt es den Anschein, daß der Dünndarm hier trotz seiner Länge bei weitem nicht die Wichtigkeit als „Verdauungsorgan“ besitzt, wie bei den Fleischfressern und wohl auch den Omnivoren. Dagegen spricht vor allem der Umstand, daß bei Herbivoren mit einhöhligem Magen (Pferd, Kaninchen) ein guter Teil der Nahrung so wenig vorbereitet und so rasch in den Enddarm (Blinddarm) gelangt, daß man sich zu der Annahme gezwungen sieht, hier erst erfolge die eigentliche Verdauung. Wesentlich anders liegen ja die Dinge für die Wiederkäuer, in deren Vormagen sich bereits die für die „Aufschließung“ der Pflanzennahrung so wichtige, ja unerläßliche Celluloselösung vollzieht, die bei jenen, wie noch gezeigt werden wird, ausschließlich im Coecum zustande kommt. Man würde demgemäß auch annehmen müssen, daß hier erst eigentlich, die oberhalb in den Darm ergossenen Sekrete (Galle und Pankreassaft) ihre Hauptwirkung entfalten. Leider scheinen über diesen Punkt Untersuchungen nicht vorzuliegen, wenigstens habe ich in den mir zugänglichen Schriften keinerlei Angaben finden können. Es ist aber auch noch eine andere Frage, die sich hier sofort aufdrängt, unentschieden. Wenn, was ja nicht zu bezweifeln ist, bei allen Wirbeltieren die mit Zotten oder diesen entsprechenden Faltenbildungen versehenen oberen Abschnitte des Darmes, also bei den Säugetieren der sogenannte Dünndarm, als Hauptstätte der Resorption der Verdauungsprodukte anzusehen sind, so ist nicht recht ersichtlich, wie sich in Hinblick auf die erwähnten Verhältnisse bei Tieren, wo der Dickdarm eine ähnliche Rolle spielt, wie beim Pferd oder beim Kaninchen, die Resorption vollzieht, wenn nicht die Möglichkeit zu einem Rücktritt der gelösten Verdauungsprodukte in den Dünndarm gegeben ist. Nach Ellenberger (201) kann zwar „auf eine gewisse aufsaugende Tätigkeit des Coecums geschlossen werden aus der Art seines Oberflächenepithels, aus den dichten subepithelialen Kapillarnetzen, aus der bedeutenden Größe seiner inneren Oberfläche, aus seinem Reichtum an Lymphgefäßen und Lymphknötchen und aus dem geringen Inhalt an Pepton, Zucker u. dgl. Diese Funktion kann aber von

einer größeren Bedeutung nicht sein, was schon aus dem großen Wassergehalt des Blinddarminhaltes hervorgeht". Es liegen nun in dieser Beziehung sehr bemerkenswerte Beobachtungen von Grützner vor, die, wie mir scheint, bisher nicht genügende Beachtung gefunden haben. Er fand, daß kleine Körperchen (*Lycopodium*-Sporen) selbst vom Mastdarm aus unter günstigen Bedingungen, namentlich wenn genügend Flüssigkeit im Darm vorhanden ist, weit aufwärts, selbst bis in den Magen gelangen können (270).

Es wurde dies hauptsächlich bei Ratten festgestellt. Wird einem laparotomierten Kaninchen im warmen Kochsalzbad ein Klysma mit einer gefärbten Flüssigkeit verabreicht (physiologische Kochsalzlösung mit Berlinerblau), „so sieht man dieselbe sofort 10—20 cm weit hinauflaufen, dann dringt sie, rascher oder langsamer, durch die Spannung der gedehnten Darmwand getrieben, noch um einige Zentimeter zwischen dieser und dem geformten Inhalt hinauf ... Erst im Verlauf von einigen Stunden hat die Flüssigkeit, wenn auch nicht immer, doch oft, teils durch Mischung oder durch die Peristaltik selbst, die mittleren und auch die oberen Dickdarmabschnitte erreicht, also einen Weg von etwa 100 cm in einem mit mehr oder weniger festen Massen erfüllten Darme antiperistaltisch, d. h. gegen den Magen zu, zurückgelegt." (Christomanos, zit. bei Grützner, l. c.) Bezüglich der Kräfte, welche hierbei wirksam sind, herrscht leider noch nicht genügende Klarheit. Von großer Bedeutung für diese Frage sind neuere Untersuchungen, welche Elliot und Barclay-Smith (221) über die Bewegungen des Colons und Coecums bei verschiedenen Säugetieren angestellt haben. Hiernach wären rückwärtslaufende Einschnürungen (myogenen Ursprungs?) geradezu als charakteristisch für diesen Darmabschnitt zu bezeichnen. Die genannten Autoren bringen die Entwicklung des Coecums und eines starken Sphinkters (S. ileo-coecalis) an der Grenze von Ileum und Colon mit diesem Bewegungsmodus in Zusammenhang. Wie Elliot (l. c.) bemerkt, vertritt dieser starke Ringmuskel bei den von ihm untersuchten Tieren (Hund, Katze, Kaninchen) die Stelle der aus der menschlichen Anatomie bekannten Valvula Bauhini. Ueber die Bedingungen, unter welchen er sich öffnet oder schließt, ist bisher nichts bekannt. Bei den Wiederkäuern findet sich an Stelle des Sphinkter eine Ringklappe (Valvula ileo-coecocolica). Wenn diese Verschlußeinrichtungen nun auch den Rücktritt festerer Massen wirksam verhindern, so wäre es doch sehr wohl denkbar, daß flüssigere Teile des Colon- resp. Coecuminhaltes auf die erwähnte Weise rückwärts in den Dünndarm befördert werden. Cannon (100), der ähnlich, wie es beim Magen schon erwähnt wurde, auch die Darmbewegungen mittels Röntgenstrahlen untersuchte, hat an Katzen, die einen wismuthaltigen Brei von Milch, Ei und Stärke per clysma erhalten hatten, beobachtet, wie der injizierte Brei erst eine Zeitlang im Coecum Halt macht, dann aber ins Ileum hineingelangte. Freilich handelt es sich hier um einen nicht normalen Vorgang, indessen wissen wir ja leider trotz der ausgezeichneten Untersuchungen von Magnus über den Ablauf der Darmbewegungen unter streng physiologischen Verhältnissen im uneröffneten Tier noch recht wenig, auch sind die Schwierigkeiten, hier zu eindeutigen Ergebnissen zu gelangen, gerade für den mächtigen Dickdarm der Pflanzenfresser

noch viel größer als beim Dünndarm. Nach Elliot (l. c.) erscheint die Antiperistaltik auf den oberen proximalen Abschnitt des Colon und auf das Coecum beschränkt und steht nicht, wie die Peristaltik, unter Nerveneinfluß (? B.). Bei fleischfressenden Säugetieren (Katze) scheinen die rückläufigen Wellen im proximalen Teil des Colons und des Coecums bei geschlossenem Sphinkter hauptsächlich der Durchmischung des breiigen Inhaltes zu dienen. Nach Cannon (l. c.) liegt der leere Dickdarm ruhig da oder zeigt nur gelegentlich schwache Einkerbungen. Sobald er sich aber vom Dünndarm her füllt, beginnen antiperistaltische Bewegungen, die in Perioden von 2—8 Minuten auftreten; während dieser Perioden folgen sich ziemlich genau 11 Wellen in 2 Minuten. Zwischen den Perioden liegen Pausen von völliger Ruhe des Colons. Nach einer gewissen Zeit, die Cannon nicht näher angibt, die aber anscheinend nach Stunden zählt, hört die Antiperistaltik dann plötzlich auf und der Inhalt des oberen Colonteiles wird nun ziemlich rasch durch eine starke, abwärts laufende peristaltische Welle oder durch eine allgemeine tonische Kontraktion seiner Muskulatur ins Colon descendens geschoben, wo sich die Kotmassen sammeln und wieder eine Zeitlang liegen bleiben, bis sie durch abwärts gerichtete peristaltische Wellen rektalwärts transportiert werden. Beim Meerschweinchen, dessen Coecum nicht eben bedeutend entwickelt ist, ließ sich feststellen, daß die Antiperistaltik des mächtigen Colons immer dann besonders lebhaft einsetzt, wenn das Coecum seinen Inhalt entleert (zit. nach Nagels Handb., Bd. 2).

Da die mit dem Vermögen der Antiperistaltik ausgestatteten Abschnitte des Dickdarmes, wie schon erwähnt wurde, auch rechtläufige peristaltische Kontraktionen ausführen können, welche letztere ohne Zweifel der Vorwärtsbewegung der Kotmassen dienen, so fragt es sich, welche Bedeutung jenen rückläufigen Kontraktionswellen zukommt. Zugunsten der oben ausgesprochenen Vermutung scheint mir einmal die Tatsache zu sprechen, daß die Antiperistaltik des Dickdarmes um so deutlicher hervortritt, je stärker das Coecum entwickelt ist. Da dies nun aber wieder bei Pflanzenfressern und Omnivoren (Ratte) in ungleich höherem Maße der Fall ist, als bei Fleischfressern, und da, wie wir sehen werden, das Coecum bei jenen hauptsächlich der Aufschließung cellulosereicher Pflanzennahrung dient, so scheint es am natürlichsten, die Antiperistaltik so zu deuten, daß sie ein Mittel darstellt, die freigemachten, noch unverdauten Nährstoffe (Stärke, Fett, Eiweiß) wieder in den Dünndarm überzuführen und hier der Wirkung der Verdauungssäfte (besonders des Pankreassaftes) auszusetzen. So würde auch die früher schon erwähnte Tatsache, daß bei den meisten Herbivoren, im Gegensatze zu den Fleischfressern, Galle und Pankreassaft oder doch der letztere sich erst weit unterhalb des Pylorus in den Dünndarm ergießen, noch von einem anderen Gesichtspunkte aus Bedeutung gewinnen. Dazu kommt nun noch, daß, wie es scheint, der Umschlag der Bewegungsrichtung der Colonmuskulatur mit einer Aenderung der Konsistenz des Inhaltes zusammenfällt. „Im Gebiete der Antiperistaltik, im oberen Colon, ist der Inhalt ziemlich weich, breiig, noch recht ähnlich dem Chymus im Dünndarm. Unterhalb des Gebietes der Antiperistaltik, im Colon descendens, findet

sich harter Kot. Es kann wohl kein Zweifel sein, daß hier ein Zusammenhang besteht und daß offenbar die Peristaltik so lange aufwärts gerichtet ist, bis die Eindickung einen gewissen Grad erreicht hat, um dann in umgekehrter Richtung zu laufen.“ (COHNHEIM.)

Da der aus dem Magen austretende Chymus immer stark sauer reagiert, während die sämtlichen in den Dünndarm ergossenen Verdauungssäfte (Galle, Pankreassaft, Darmsaft) stark alkalisch sind, so scheint es naheliegend, anzunehmen, daß hier die Reaktion neutral oder alkalisch wäre. Indessen liegen die Dinge keineswegs so einfach, indem einerseits Kohlensäure, andererseits organische Säuren (Fettsäuren, aus der Spaltung der Fette entstehend) wesentlich mit in Betracht kommen.

Wie schon an verschiedenen Stellen dieses Buches bemerkt wurde, kommt für die Beurteilung der Reaktion die Natur des Indikators ganz wesentlich in Betracht. Dies gilt nun ganz besonders für den Darminhalt, der einerseits Karbonate und andererseits freie CO_2 in reichlicher Menge enthält. Für diese letztere ist bekanntlich Lackmus so wenig empfindlich, daß eine Lösung des neutralen Bikarbonates $NaHCO_3$ den roten Farbstoff bläut, also alkalische Reaktion anzeigt. Es erscheint daher unbedingt erforderlich, auch noch andere, CO_2-empfindlichere Reagentien anzuwenden (besonders Phenolphthaleïn). Nur wenn solche Indikatoren alkalische Reaktion anzeigen, darf diese Alkaleszenz als wahre, d. h. durch Na_2CO_3 bedingte angesehen werden. Nach MATTHES und MARQUARDSEN (zit. 464aa) soll bei Hunden und Ratten die Reaktion des Dünndarminhaltes eine alkalische sein, da derselbe aber mit freier CO_2 gesättigt ist, so wird bei Verwendung von CO_2-empfindlichen Indikationen eine scheinbar saure Reaktion angezeigt. Der Darminhalt reagiert den genannten Autoren zufolge gleichförmig alkalisch auf folgende Indikatoren: Cochenille, Methylorange und rotes Lackmoïd; aber derselbe Darminhalt wird zugleich immer sauer gefunden bei folgenden Indikatoren: Phenophthaleïn, Rosolsäure und Curcuma. Lackmus gibt verschiedene Resultate. Bei Fettnahrung reagierte der Inhalt des oberen Dünndarmes sauer, Lackmus wurde rot, aber der untere Dünndarm alkalisch, Lackmus wurde blau. Bei ausschließlicher Fleischnahrung zeigte Lackmus sofort alkalische Reaktion unter dem Pylorus (bei Hunden). Diese Ergebnisse wurden von HEMMETER (299a) am Menschen bestätigt. J. MUNK (464aa) findet dagegen beim Hund nach Fleischfütterung „wirkliche, wenn auch nur schwach saure Reaktion durch den ganzen Dünndarm“ und bezieht dieselbe auf Grund der Prüfung von Aetherextrakten des Inhaltes auf freie Fettsäuren, denen MATTHES keinen Einfluß beimessen will. Nach J. MUNK „wird der Inhalt des Dünndarmes, weder des Jejunums noch des Ileums, beim Hunde niemals alkalisch gefunden“. Dasselbe soll auch für das Schwein gelten. Bei einem jungen Schwein, das 18 Tage lang mit Eiweiß (Plasmon) und Fett (Mandelöl) überfüttert wurde, fand J. MUNK im ganzen Dünndarm schwach saure bis neutrale Reaktion gegen die CO_2-empfindlichen Indikatoren; selbst im letzten Drittel, dessen Inhalt schon stark fäkal aussah und ebenso auch roch, zeigten nur die gegen CO_2 weniger resp. wenig empfindlichen Indikatoren (Rosolsäure, Curcuma, Lackmoïd, Lackmus) eine schwach alkalische Reaktion an. In einem anderen Fall, wo reichlich Eiweiß (500 g Plasmon) und Kohlehydrate (200 g Reis) gefüttert worden waren, erwies sich der Inhalt überall im Dünndarm schwach sauer bis neutral, und zwar gegen alle Indikatoren. MUNK ist daher der Meinung, „daß weder bei Carnivoren noch bei Omnivoren unter irgendwelchen Bedingungen der Fütterung der Inhalt des Duodenums, Jejunums oder Ileums jemals alkalisch reagiert (wenigstens bei Benutzung der für CO_2 sowie für freie Fettsäuren empfindlichen Indikatoren)“ (MUNK). STAMBKE (611) fand bei bewegten Schweinen 1 Stunde nach Beendigung der Mahlzeit den Inhalt des

Dünndarmes in allen seinen Teilen alkalisch (Lackmus als Indikator); 2 Stunden später war der Inhalt im ersten Drittel sauer, in den beiden letzten Dritteln alkalisch; bei Ruhe war nur der Inhalt der letzten Hälfte gegen Lackmus alkalisch. Nach Ellenberger und Scheunert (Lehrb., 1910) soll der Inhalt der proximalen Portionen des Dünndarmes, und zwar $^1/_3$—$^2/_3$ beim Pferd, Schwein und Wiederkäuern, stets sauer reagieren; dann folgt neutrale und alkalische Reaktion, der Inhalt des Ileums reagiert fast stets alkalisch, selten sauer. Nur bei sehr kohlehydratreicher Nahrung reagiert bei Pferden in den späteren Verdauungsstunden der gesamte Dünndarminhalt sauer. Beim Hamster fand Anna Hopffe (331b) die Reaktion im Duodenum schwach sauer oder amphoter; ebenso im Ileum und Jejunum.

Wenn es nach dem früher Mitgeteilten nicht zweifelhaft sein kann, daß bei Fleischfressern die im Dünndarm ablaufenden Verdauungsprozesse, denen, welche sich im Magen vollziehen, an Bedeutung nicht nur nicht nachstehen, sondern sogar viel wichtiger sind, was am besten aus den bekannten Versuchen der Totalexstirpation des Magens bei Hunden erhellt, so erscheint es um so bedauerlicher, daß wir über die chemische Zusammensetzung des Darmchymus sehr viel weniger unterrichtet sind als über die des Mageninhaltes. Es muß aber gleich bemerkt werden, daß ein Prävalieren der Darmverdauung, wie es für fleischfressende und omnivore Säuger sicher feststeht, durchaus nicht verallgemeinert werden darf, denn man braucht sich bloß der Verhältnisse zu erinnern, wie sie bei den Wiederkäuern gegeben sind, um einzusehen, daß die Behauptung, der Dünndarm sei „das eigentliche Zentrum der Verdauung", keineswegs als durchgreifende Regel gelten kann. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst der Umwandlung der Eiweißkörper zu, so stoßen wir gleich auf mannigfache Widersprüche und Unsicherheiten. Auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse über die Wirkung der im Darm wirksam werdenden proteolytischen Enzyme steht der Annahme, daß hier auch unter normalen physiologischen Verhältnissen eine vollständige Aufspaltung des Nahrungseiweißes zu Aminosäuren stattfindet, kein Hindernis entgegen, zumal es ja bekannt ist (P. Rona, 536a), daß der tierische Organismus sein Körpereiweiß aus den einfachsten Bausteinen, den Aminosäuren, aufbauen kann, wenn diese nur alle und in genügender Menge vorhanden sind. „Ein direkter Beweis für die Größe des Eiweißabbaues unter natürlichen Bedingungen steht aber noch aus. Der Umstand, daß es gelingt, durch sukzessive Verdauung mit Magen-, Pankreas- und Darmsaft Eiweiß vollständig zu zerlegen, darf vorläufig nicht als Beweis dafür betrachtet werden, daß der Abbau im Magendarmkanal selbst ein entsprechender ist. Jedenfalls muß a priori **die Möglichkeit** zugegeben werden, daß der Abbau der Nahrungsproteïne zum Teil bei komplizierteren Produkten — Polypeptiden — stehen bleiben kann und solche Gruppen direkt zur Synthese des neuen Körpereiweißes Verwendung finden können" (Abderhalden, 3). Es läßt sich die erwähnte Möglichkeit um so weniger von der Hand weisen, als es ja feststeht, daß sogar ganz unveränderte genuine Eiweißkörper in Lösung vom Darme aus aufgenommen werden können, was schon von R. Heidenhain einwandfrei nachgewiesen und später oft bestätigt wurde (vgl. Lit. in Nagels Handb., Bd. 2, p. 622). Frei-

lich dürfte ein solcher Vorgang unter normalen Verhältnissen nur in sehr beschränktem Maße vorkommen, da ja das Nahrungseiweiß zum weitaus größten Teil in organisierter, also fester Form aufgenommen wird. „Daß eine solche Resorption nativen Eiweißes keine Rolle spielt, ergibt sich auch daraus, daß die Eiweißkörper bei Fütterung niemals, dagegen bei jeder „parenteralen“, d. h. mit Umgehung des Verdauungskanales ausgeführten Einführung bei intravenöser, subkutaner und intraperitonealer Injektion Präzipitinbildung hervorrufen und in vielen Fällen ganz oder teilweise im Harn ausgeschieden werden“ (NAGELS Handb., Bd. 2, p. 623).

Um nun einen Einblick in den Gang der Eiweißverdauung im Darm zu erhalten, wurden von ABDERHALDEN und mehreren seiner Schüler (3, 12, 10, 1a und b) Versuche an Hunden nach zwei verschiedenen Methoden angestellt. In einem Falle wurde nach reichlicher Fleischfütternng der Inhalt des Magendarmkanales in verschiedenen Phasen der Verdauung chemisch untersucht, anderenfalls der Darminhalt aus Fisteln, die an einzelnen Abschnitten des Darmes angebracht waren, gewonnen. Dabei ergab sich übereinstimmend, „daß im Magen keine Aminosäuren in nachweisbarer Menge entstehen, daß dagegen im Darminhalt einfachste Spaltprodukte, wie Alanin, Leucin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Lysin, Arginin, Tyrosin, Histidin etc. nachweisbar sind (freilich immer nur in geringer Menge). Ein großer Teil des Chymus bestand aber noch aus komplizierteren Produkten“ (Peptonen, Polypeptiden).

Sowohl der Inhalt des Duodenum wie der des übrigen Dünndarmes gab im Gegensatze zum Mageninhalt eine eben nur sichtbare Biuretreaktion; mit Ammonsulfat trat eine geringe Trübung auf. Durch direktes Einengen ließen sich ohne weiteres kristallinische Produkte erhalten und zwar war die Ausbeute an denselben im Duodenum am größten, während aus dem Inhalt des Ileums nur noch spärliche Kristallisationen erhalten wurden. Dennoch darf man behaupten, daß abiurete Spaltungsprodukte (Aminosäuren) bis an die Ileocöcalklappe (Sphinkter) gelangen.

Ueber die Zusammensetzung des Dünndarmchymus und speziell dessen Gehalt an Eiweißspaltungsprodukten bei Pflanzenfressern besitzen wir einige Angaben aus dem ELLENBERGERschen Institute, aus denen hervorgeht, daß Albumosen und Peptone auch hier nur in sehr geringen Mengen vorkommen. Beim Pferd sind nach ELLENBERGER und SCHEUNERT (Lehrb. 1910) im Dünndarminhalt durchschnittlich 60—90 Proz. der N-haltigen Verbindungen in Form unkoagulabler Produkte vorhanden. Diese bestehen wieder zu 15—40 Proz. aus Peptonen und zu 20—60 Proz. aus abiureten Substanzen. Der Peptongehalt der gesamten Dünndarmflüssigkeit beträgt nur 0,1 bis 0,4 Proz. Aehnlich soll es sich auch bei Wiederkäuern verhalten (auch beim omnivoren Schwein).

In einer ganz neuen Arbeit von ABDERHALDEN, KLINGEMANN und PAPPENHUSEN (1d) wird mitgeteit, daß, wie beim Hunde, so auch bei Rind, Pferd, Schaf, Schwein, Gans und Huhn im Darminhalt (nicht im Magen) stets Aminosäuren zu finden sind. Es konnten Glykokoll, Alanin, Leucin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Phenylalanin, Tyrosin und Cystin isoliert werden. Die Mengen, in denen diese Aminosäuren auftraten, waren je nach

der Dauer der Verdauung sehr verschiedene. Im Nachtrag sei noch bemerkt, daß auch im Magen des Schweines und im Inhalt des Labmagens bei Wiederkäuern kleine Mengen von Aminosäuren nachweisbar waren. Doch glauben die genannten Autoren nicht, daß ihre Bildung auf die Wirkung des Magensaftes zu beziehen sei. „Sie dürften vielmehr in der Nahrung bereits vorgebildet gewesen sein“ oder (bei den Wiederkäuern) in den Vormägen aus dem Eiweiß durch die Fermente der Nahrung selbst abgespalten werden. In der Tat ließen sich im Panseninhalt immer geringe Mengen von Aminosäuren konstatieren.

Es ist ohne weiteres ersichtlich, daß alle diese Bestimmungen einen klaren Einblick in den Verlauf und Umfang der Eiweißspaltung im Darm nicht gewähren. Als sicher erwiesen darf nur gelten, daß, wie im Reagenzglas, so auch im Dünndarm unter dem Einfluß des Pankreassaftes nicht nur Albumosen und Peptone, sondern auch Aminosäuren gebildet werden, daß aber eine **vollständige** Aufspaltung zunächst nicht erfolgt, indem polypeptidartige Körper in nicht unbeträchtlicher Menge zurückbleiben, die wohl als solche zur Resorption gelangen könnten. Die ersterwähnte Tatsache ist ja nicht neu und schon Kölliker und Müller (zit. 372) war sie bekannt. Sie fanden Leucin und Tyrosin konstant in großer Menge im Duodenum in der oberen Hälfte des Dünndarmes; auch in der unteren Hälfte waren jene Aminosäuren vorhanden, aber immer viel spärlicher, dagegen fehlten sie im Dickdarm ohne Ausnahme. Später suchte dann Kühne (zit. 372) mit Erfolg die innerhalb des Tierkörpers erhaltenen Resultate der Trypsinwirkung auch durch den Tierversuch zu erhärten. Er führte 20 g Fibrin in ein abgebundenes ausgespültes Darmstück, in welches der Pankreasgang mündete, ein. Nach 4 Stunden war bereits ein wesentlicher Teil des Fibrins verdaut. In dem Inhalt des ausgeschalteten Darmstückes vermochte Kühne 0,3 g Tyrosin, die gleiche Menge Leucin und etwas Pepton nachzuweisen. Gleichwohl faßte er die erhaltenen kristallinischen Spaltungsprodukte als wertlos für den Organismus auf, als Abfälle einer Luxuskonsumption (zit. nach Kutscher, 372). Diese Ansicht hat sich in der Folge, namentlich unter dem Einfluß der Arbeiten von Schmidt-Mühlheim, fast allgemein Eingang verschafft. Dieser letztere Forscher kam zu dem Schluß, daß „die Bildung kristallinischer Zersetzungsprodukte des Eiweißes unter physiologischen Verhältnissen so unbedeutend ist, daß von der Umwandlung und Resorption einer irgend nennenswerten Menge Eiweiß in Form kristallinischen Körper gar keine Rede sein könne“. Bunge (Lehrb.) hat dieser auch durch Untersuchungen von Sheridan Lea (396a), sowie Macfayden, Nencki und Sieber (420) gestützten Auffassung den entschiedensten Ausdruck gegeben, indem er die Meinung vertritt, daß es schon a priori aus teleologischen Gründen bezweifelt werden müsse, „daß unter normalen Verhältnissen die Menge der im Darm gebildeten Aminosäuren eine erhebliche sei“. Es wäre, wie er meint, „eine Verschwendung der chemischen Spannkräfte, welche bei der Spaltung zwecklos in lebendige Kraft sich umsetzen und eine Wiedervereinigung der Produkte einer so tiefgreifenden Spaltung jenseits der Darmwand ist sehr unwahrscheinlich“. Mit Recht haben Kutscher und Seemann demgegenüber darauf hin-

gewiesen, daß auch „die im Dunkeln keimende Pflanze das im Samenkorn angehäufte Eiweiß vor der Verwendung zunächst bis zu kristallinischen Spaltungsprodukten wie Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Histidin, Arginin und Lysin abbaut. Die Pflanze ist also mit der Liquidation und Peptonisierung (vgl. p. 204 ff.) des Sameneiweißes nicht zufrieden, trotzdem es sich bei ihr um ein adäquates (arteigenes) Eiweiß handelt . . . . . Warum diese Verhältnisse beim Tier, das in seiner Nahrung nicht einmal gleichartiges Eiweiß aufnimmt, nicht ähnlich liegen sollten, ist von vornherein nicht einzusehen" (Kutscher und Seemann). Von solchen Erwägungen ausgehend, haben dann Kutscher und Seemann die alten Versuche von Kölliker-Müller und Kühne am Hunde wieder aufgenommen und gezeigt, daß wenigstens unter bestimmten Bedingungen die eingeführten Eiweißkörper im Darme über das Pepton hinaus gespalten werden. Von kristallinischen abiureten Spaltungsprodukten fanden sie in nicht unbeträchtlicher Menge Leucin, Tyrosin und Lysin, in geringer Menge Arginin. Albumosen und Peptone konnten sie im Darminhalt nicht nachweisen (vgl. oben).

Große Unklarheit herrscht noch in bezug auf die Frage der Resorption der Eiweißkörper und ihrer weiteren Schicksale. Daß gelöstes Eiweiß als solches aufgenommen werden kann, steht über jeden Zweifel fest und es ist daher von vorneherein im hohen Grade wahrscheinlich, daß das gleiche, und zwar in noch höherem Grade, auch für Albumosen und Peptone gilt. In der Tat fand Hofmeister in der Magen-Darmschleimhaut verdauender Hunde beträchtliche Mengen von Pepton, welches aber als solches innerhalb derselben bald verschwindet, also entweder weiter zu Aminosäuren aufgespalten oder zu Eiweiß regeneriert wird. Der Nachweis einer Peptase (Erepsin) in der Schleimhaut läßt an die erstere Möglichkeit denken, doch fehlt bisher der sichere Nachweis von Aminosäuren in dem aus dem Darm abfließenden Blut. Da nun auch Peptone in demselben nicht aufzufinden sind, so bleibt nur die Annahme übrig, daß entweder schon in loco, d. h. in der Darmschleimhaut eine Rückverwandlung (Synthese) der Spaltungsprodukte zu Eiweiß stattfindet oder daß, „falls das Blut wirklich Aminosäuren und vielleicht auch Peptone vom Darm aus aufnimmt, diese Produkte von den Körperzellen vollständig aufgenommen werden, so daß es unter normalen Verhältnissen nie zu einer Anhäufung von (Eiweiß-) Abbauprodukten im Blute kommt" (Abderhalden). Als einziger positiver Befund liegt bisher nur die von Cohnheim an Cephalopoden (Octopoden) gemachte Beobachtung vor, bei denen er unter besonderen Bedingungen Aminosäuren im Blute nachweisen konnte, wenn Pepton in den Darm gebracht wurde oder die Tiere ihre normale Nahrung verdauten (136, p. 219).

Die früher erwähnten Befunde über das Verhalten der Leukocyten in der Schleimhaut des Darmes machen es wahrscheinlich, daß sie bei dem Vorgang der Eiweißresorption in irgendeiner Weise aktiv beteiligt sind und weitere Forschungen werden mit dieser Möglichkeit zu rechnen haben.

Was nun das Verhalten der Kohlehydrate im Darme betrifft, so darf hier die Bildung von Zucker aus Stärke und ähnlichen Stoffen ganz übergangen werden, da dieser Gegenstand in allen Lehrbüchern

der Physiologie eingehend besprochen wird. Dagegen muß ich noch die Frage der Celluloseverdauung behandeln, weil sie sich, wenn man von den Wiederkäuern absieht, bei allen herbivoren Wirbeltieren fast ausschließlich in gewissen Abteilungen des Darmes vollzieht und für die Aufschließung der Pflanzennahrung die wichtigste Rolle spielt. Die mächtige Entwicklung des Dickdarmes und namentlich auch des Coecums und des Processus vermiformis, bei den Pflanzenfressern, steht mit diesen Vorgängen in engstem Zusammenhang.

Es mag gleich an die Spitze gestellt sein, daß es sich dabei wie in den Vormägen der Wiederkäuer, nicht um eigentliche Verdauungsvorgänge im strengen Wortsinn, d. h. um die Wirkung selbst erzeugter (autochthoner) Enzyme handelt, sondern um Gärungsprozesse, welche durch in Symbiose lebende niederste Organismen (hauptsächlich Bakterien) vermittelt werden.

Man darf zurzeit mit Sicherheit behaupten, daß bei vielen pflanzenfressenden Säugetieren, namentlich bei solchen mit einhöhligem Magen (Pferd, Kaninchen), das mächtig entwickelte Coecum durchaus die gleiche Rolle spielt, wie die Vormagen der Wiederkäuer, d. h. der Aufschließung cellulosereicher Pflanzennahrung dient. Nach den Untersuchungen von Basler (37) wäre das Coecum in vielen Fällen geradezu als ein zweiter Magen (Darmmagen) zu bezeichnen, dessen Füllung und Entleerung sich in ganz ähnlicher Weise vollzieht wie bei dem Hauptmagen. Er fütterte Ratten, deren Coecum, geradegestreckt, etwa 5 cm lang ist und einen Durchmesser von etwa 2 cm besitzt, nacheinander mit verschieden gefärbtem Futter und untersuchte dann Durchschnitte des gefrorenen Organes. Wurden die Tiere 5—7 Stunden nach der letzten Fütterung getötet, so ließ sich eine deutliche Schichtung der Futtermassen feststellen. „Der neu eintretende Inhalt des Ileum wird an der der Dünndarmmündung zugelegenen Seite in die alten Massen hineingedrückt, wobei zunächst die neu hinzugekommene Nahrung viel geringer ist als die alte. Allmählich ändert sich das Verhältnis zugunsten des neuen Inhaltes, indem ein Teil von dem alten in den Dickdarm wandert, der neue aber vom Dünndarm her nachrückt.“

„Läßt man den Inhalt des gefrorenen Rattencoecums auftauen, so erhält man eine breiartige Masse von einer solchen Konsistenz, daß sie auf einer flachen Unterlage sich gerade noch ausbreitet. Aber trotzdem ist die Zähigkeit des Blinddarminhaltes der Ratten immer noch hinreichend, um die Schichtung, wenn auch nicht so scharf getrennt wie im Magen, deutlich erkennen zu lassen.“ Beim Pferd fand Ellenberger (201) den Inhalt des Coecums stets sehr wasserreich (90—96 Proz.) und demgemäß dünnflüssig, so daß eine Schichtung hier wohl kaum vorauszusetzen ist. Nach Ellenberger tritt dann auch im Blinddarm des Pferdes stets eine Durchmischung der Nahrungsmittelreste mehrerer Mahlzeiten ein; „es ist daher unmöglich, die Untersuchungen so vorzunehmen, daß man dieselben nur auf die Reste einer einzigen Versuchsmahlzeit erstreckt. Dies gelingt selbst dann nicht, wenn man die Tiere 72 Stunden hungern läßt, ehe man die Versuchsmahlzeit verabreicht. Das Coecum wird niemals leer! Die neu aus dem Dünndarm ankommenden Nahrungsreste treffen stets auf Reste früherer Mahlzeiten und mischen sich

wegen des reichlich im Coecum vorhandenen Wassers rasch mit demselben.“ (Ellenberger.) Die großen Wassermengen im Coecum scheinen hauptsächlich Trinkwasser zu sein, welches, wie Ellenberger feststellen konnte (hauptsächlich beim Pferde) fast sofort nach dem Blinddarm geschafft wird, indem es den Magen einfach durchläuft und auch im Dünndarm nur kurz verweilt. Außerdem kommt vielleicht auch noch Sekret der in seiner Schleimhaut zahlreich vorhandenen Drüsen in Betracht. „Der Wasserreichtum des Coecuminhaltes ist ebenso notwendig, wie der des Inhaltes von Pansen und Haube der Wiederkäuer; für die Wasserzufuhr zum Psalterinhalte sorgt die anhaltende Sekretion der Parotis, die hier wichtiger als die Aufnahme des wesentlich in Pansen und Haube gelangenden Trinkwassers ist.“ (Ellenberger.) Auch bei der Ratte bleibt nach Basler, wenn kein neues Futter verabreicht wird, das alte tagelang im Blinddarm liegen. Bei zwei Meerschweinchen, von denen das eine in üblicher Weise gefüttert wurde, während das andere 48 Stunden hungerte, fanden sich die Coeca in gleicher Weise gefüllt. Auch bei sehr lange hungernden Kaninchen, die außerdem durch Maulkörbe verhindert waren, ihren eigenen Kot zu fressen, fand Swirski (618) den Blinddarm niemals ganz leer.

Aus den angeführten Beobachtungen ergibt sich, daß der Blinddarm des Pferdes sich ähnlich verhält, wie Pansen und Haube der Wiederkäuer, die auch niemals leer werden und in denen auch stets eine Durchmischung der bei mehreren Mahlzeiten aufgenommenen Nahrungsmittel eintritt. Dagegen gleicht das Coecum der Ratte mehr dem einhöhligen Magen. Aehnlich wie beim Pferd scheinen die Verhältnisse auch bei Kaninchen und Meerschweinchen zu liegen, bei denen der Blinddarm im Vergleich zu dem von Katzen und Ratten geradezu ungeheure Dimensionen besitzt. Basler (l. c.) fand als Inhalt desselben, wenn verschiedenfarbiges frisches Futter (Blätter, rote Rüben) oder künstlich gefärbte Nahrung (Brot mit Ziegelmehl und am folgenden Tage solches mit Porzellanpulver) verabreicht wurde, immer eine gleichmäßige Mischung ohne jede Spur einer Schichtung.

Ueber die Aufenthaltszeiten der aufgenommenen Nahrung im Coecum hat Ellenberger beim Pferde zahlreiche Versuche angestellt, aus denen sich ergibt, daß bei gewöhnlicher Fütterung (Hafer, Häcksel, Heu etc.) die Nahrung im Durchschnitt 24 Stunden im Blinddarm verweilt. Bei Aufnahme von wasserreichen oder fettreichen Nahrungsmitteln (Gras, frischer Klee, Wurzelwerk, Leinsamen etc.) ist die Aufenthaltszeit eine viel kürzere. Die lange Dauer des Verweilens im Coecum, die für den Ablauf der Gärungsprozesse in diesem Darmabschnitt unbedingt erforderlich ist, wird nach Ellenberger leicht erklärlich, wenn man die anatomischen Verhältnisse des Organes in Betracht zieht. Der Blinddarm vermag beim Pferde 30—40 Liter zu fassen; „er ist mit vier Reihen zahlreicher und großer Ausbuchtungen (Poschen, Haustra, Cellulae coeci) und vier Bandstreifen (Taeniae) versehen und liegt schräg von oben (vom Rücken) nach unten (bauchwärts), also schräg dorso-ventral. Sein weitester magenähnlicher Abschnitt (Caput coeci) liegt oben am Rücken und der engere, spitz zulaufende Teil unten, und zwar im Scrobiculum cordis. Die Einmündung des Ileum liegt oben am Caput coeci; hier tritt

der Darminhalt in das Coecum ein und gelangt von hier aus nach unten. Auch die in das Colon mündende ausführende Oeffnung liegt oben an dem gestaltlich dem Magen nicht unähnlichen Coecumkopf. An letzterem befinden sich daher die Eingangs- und die Ausgangspforte. Ein direkter Uebergang des Darminhaltes aus der einen in die andere Oeffnung ist aber nach der ganzen anatomischen Einrichtung (klappenartige Faltung der Schleimhaut usw.) ganz ausgeschlossen."

„Die Entleerung des Coecums, d. h. das Fortschaffen seines Inhaltes nach dem Colon, kann nur stattfinden, wenn das Coecum bis zu einem gewissen Grade gefüllt ist, wenn sein Inhalt verhältnismäßig wasserreich und weich ist, und wenn dieser durch eine sehr ausgiebige, energische Muskelarbeit in die Höhe, d. h. in den Raum des Caput coeci geschafft wird, und wenn auch dieses sich stark zusammenzieht. Durch die Kontraktion der Tänien des dorsal fixierten, im übrigen freischwebenden Coecums wird dieses verkürzt; indem sich gleichzeitig die Ringmuskulatur kontrahiert, wird der Inhalt in das dehnbare Caput coeci getrieben. Dieses kontrahiert sich nun und schafft den Inhalt in das Colon, weil die ungemein starke Ileummuskulatur und die eigenartigen Verhältnisse des der Cardia des Pferdemagens entsprechenden Ostium ileo-coecale einen Rücktritt des Inhaltes in das Ileum verhindern." (Ellenberger, 201.)

Mit Rücksicht auf das früher schon Gesagte scheint es mir doch nicht ausgeschlossen, daß ein solcher Rücktritt normalerweise erfolgt (daß dies bei anderen Tieren unter freilich nicht normalen Verhältnissen wirklich der Fall ist, kann ja nicht zweifelhaft sein). Aber gerade auch beim Pferde, in dessen Coecum nachweislich noch unverdaute oder jedenfalls in bezug auf Cellulose noch nicht aufgeschlossene Nahrung gelangt, erscheint es nicht verständlich, wie ohne jene Annahme eine vollständige Ausnutzung der Nahrung erfolgen sollte, es sei denn, daß im Blinddarm selbst die Fermente der Darmsekrete, insbesondere der Pankreassaft und die Galle wirksam werden, wofür keinerlei sichere Beweise vorliegen. Ganz entsprechende Erwägungen gelten natürlich auch für andere Pflanzenfresser, insbesondere für das Kaninchen.

In bezug auf die chemische Beschaffenheit des Blinddarminhaltes ist zu erwähnen, daß die Reaktion, im Gegensatz zu den Behauptungen der meisten älteren Autoren, alkalisch ist (d. h. gegen Lackmusfarbstoff). Ellenberger hat bei mindestens 300 Pferden diese Tatsache festgestellt und nur ganz ausnahmsweise saure Reaktion unter Verhältnissen gefunden, die zweifellos als abnorm gelten mußten, so vor allem bei Fütterung mit sehr stärkereichen Futtermitteln (Mais oder reine Stärke). Auch der Inhalt der proximalen Colonabschnitte reagiert alkalisch, während in den distalen Colonpartien die Reaktion wechselt.

Hemmeter (299a) und Grober (267) fanden beim Menschen und beim Hunde die Reaktion des Dickdarminhaltes ungefähr neutral. Da nun, wie wir sehen werden, erhebliche Mengen von organischen Säuren durch Gärung entstehen, so muß die entsprechende Alkalimenge von der Darmwand geliefert worden sein. Dasselbe ergibt sich aus den Beobachtungen von Tappeiner (621), der im Dickdarm

der Wiederkäuer dieselben Produkte der bakteriellen Gärung fand, wie im Pansen, Kohlensäure, Butter-, Propion-, Essigsäure, Methan etc., aber nicht, wie dort, saure, sondern neutrale Reaktion; die gebildeten Säuren müssen also durch vom Darm geliefertes Alkali neutralisiert worden sein. (COHNHEIM, NAGELS Handb., Bd. 2, p. 634.)

Daß mit dem Dünndarminhalt lösliche Verdauungsprodukte (Zucker, Peptone, Aminosäuren) in den Blinddarm resp. ins Colon gelangen, dürfte ja für Fleischfresser und Omnivoren kaum zweifelhaft sein, doch liegen, wie es scheint, direkte Bestimmungen bisher nicht vor. Beim Pferd konstatierte ELLENBERGER (201), „daß stets nur geringe Mengen von Verdauungsprodukten, Zucker, Dextrinarten, Pepton im Coecuminhalt zugegen waren. Zuweilen, bei Fütterung mit Heu, Stroh und anderen, an Nährstoffen armen Nahrungsmitteln konnten nur Spuren dieser Stoffe oder auch nicht einmal diese nachgewiesen werden. Offenbar werden diese Stoffe, wenn sie nicht sofort resorbiert werden, sehr rasch vorher gespalten, es entstehen Milchsäure, Leucin, Tyrosin u. dgl.; ein Teil derselben geht auch in Fäulnis über und wird zu Indol, Phenol u. dgl. Gelöste Eiweißkörper, die noch nicht peptonisiert waren, fanden sich in nicht unbedeutender Menge im Coecuminhalte vor.“ (ELLENBERGER.) Wesentlich anders verhielt es sich, wenn N-freie Nahrung (Brei aus roher Kartoffelstärke, Papiercellulose) verfüttert wurde. Dann fand sich stets relativ viel Zucker im Blinddarm und so viel Gärungsmilchsäure, daß die normale alkalische Reaktion ins Saure umschlug.

Mit Rücksicht auf die oben angedeuteten Fragen ist es nun von großem Interesse, zu prüfen, ob etwa Verdauungsenzyme aus dem Dünndarm bis ins Coecum resp. in das Colon gelangen und hier wirksam werden. Die Angaben, welche hierüber vorliegen, sind noch recht spärlich und gestatten kaum ein sicheres Urteil. Als sicher darf gelten, daß im Dickdarm selbst keinerlei Fermente gebildet werden. Dagegen scheinen in der Tat solche mit dem Dünndarminhalt hineinzugelangen. GROBER (267) will im Dickdarm von Hund und Kaninchen kleine Mengen von Trypsin gefunden haben und glaubt, aus der Art, wie Fibrinflocken in Lösung gingen, mit Sicherheit annehmen zu dürfen, daß es sich um Pankreastrypsin und nicht etwa um von Bakterien produziertes handelt. ELLENBERGER gibt an, daß im Blinddarminhalt des Pferdes sowohl ein proteolytisches wie ein amylolytisches Enzym vorkommt (l. c.), dagegen blieb Fett meist unverändert, und nur selten konnten bei künstlichen Verdauungsversuchen mit der aus dem Coecuminhalt gewonnenen kolierten und filtrierten Flüssigkeiten Spuren gebildeter Fettsäuren nachgewiesen werden. Setzte man Traubenzucker mit Cöcalflüssigkeit in den Thermostaten, so ging ein Teil davon in Milchsäure über, Rohrzucker wurde zum Teil invertiert. Es dürfte schwer sein, bei derartigen Versuchen mit einer an Bakterien verschiedener Art so reichen Flüssigkeit den sicheren Nachweis zu führen, daß die beobachteten Zersetzungsvorgänge durch autochthone und nicht durch von Bakterien erzeugte Fermente bedingt sind. Jedenfalls ist ein einwandfreier Beweis dafür bis jetzt nicht geliefert. Ich kann aus diesem Grunde auch die Angaben HEMMETERS (l. c.) über das Vorkommen von proteolytischen

und amylolytischen Enzymen im Inhalt des menschlichen Colons nicht für beweisend halten.

Ein Sekret des Blinddarmes zu gewinnen, ist bisher bei Haussäugetieren nicht gelungen. Dagegen liegen Versuche mit Extrakten der Cöcalschleimhaut vor, die in üblicher Weise mit Wasser oder Glyzerin hergestellt wurden. Dieselben reagierten neutral und enthielten außer Mucin mäßige Eiweißmengen und Spuren von Albumosen und zuweilen Pepton. Es kamen außerdem auch Preßsäfte zur Verwendung. „Die sämtlichen, auf das etwaige Vorhandensein eines proteolytischen (tryptischen oder peptischen) Enzymes gerichteten Versuche hatten ein negatives Resultat." Ebensowenig ließ sich Erepsin oder Enterokinase feststellen. Dagegen war in der Regel ein schwach wirkendes amylolytisches Ferment zu konstatieren. Eine Lipase fehlte.

Wenn demnach bezüglich der cöcalen Proteolyse, Amylolyse und Steatolyse Zweifel berechtigt sind, inwieweit diese Vorgänge durch Bakterien oder durch Eigenenzyme vermittelt werden, so darf es als ganz sicher gelten, daß die so wichtige Celluloseverdauung sich bei vielen Pflanzenfressern, vor allem beim Pferd und Kaninchen, vorwiegend im Coecum vollzieht und nur jenen Mikroben zuzuschreiben ist.

Schon vor einer längeren Reihe von Jahren stellte Ellenberger Versuche an, welche zeigen sollten, ob kolierte oder nur durch ganz grobe Filter filtrierte Cöcalflüssigkeit vom Pferd die Fähigkeit besitzt, cellulosereiche Nahrungsstoffe, wie Rohfaser aus dem Mageninhalt, Papiercellulose, Heu oder künstlich aus solchem bereitete Cellulose, anzugreifen. Es wurden gewogene Mengen der genannten Substanzen (1—2 g) mit 100—200 g jener Flüssigkeit für 36—72 Stunden in den Thermostaten gebracht und dann die noch vorhandene Cellulosemenge festgestellt. Bei Versuchen mit der Cellulose aus Mageninhalt waren 40—60 Proz. und bei den mit Heu im Durchschnitt 59 Proz. Cellulose verschwunden. In keiner der Digestionsflüssigkeiten konnte Zucker nachgewiesen werden.

Ebensowenig gelang es, Dextrine darin zu finden. „Wurden die Cöcalflüssigkeiten gekocht und mit den gekochten Flüssigkeiten Verdauungsversuche mit Cellulose vorgenommen, so fand man auch nach 72 Stunden Digestionszeit noch die gesamte angewandte Cellulose vor oder es fehlten nur Spuren." Alkoholniederschläge, getrocknet und dann mit Wasser wieder aufgenommen, gaben stets absolut unwirksame Lösungen. Man muß aus diesen Versuchen den Schluß ziehen, „daß die Cöcalflüssigkeit des Pferdes Cellulose (Rohfaser) zu lösen vermag und daß die Menge der bei den künstlichen Verdauungsversuchen gelösten Cellulose in einem gewissen Verhältnis zur Menge der angewandten Cöcalflüssigkeit und der Dauer der Digestion steht und daß auch die Art der Cellulose und ihre Darstellung einen Einfluß ausübt" (Ellenberger). Ein autochthones cellulose-lösendes Enzym (eine Cytase) ließ sich aber hier ebensowenig wie in der Pansenflüssigkeit der Wiederkäuer nachweisen. Neben dem Coecum spielt bei der Lösung der Cellulose im Pferdedarm auch das große (weite) Colon eine bedeutende Rolle, während

das kleine (enge) Colon dabei nicht in Betracht kommt. „Das große Colon hat eine mittlere Kapazität von 70—85 Liter Flüssigkeit (das kleine faßt im Mittel kaum $^1/_4$ davon) und ist so eingerichtet, daß der Chymus lange in ihm verweilen muß. Dafür sorgen enge Stellen, die zwischen weiten Partien eingeschaltet sind oder sich an deren Ende befinden, und außerdem die Poschenbildungen. Die Colonflüssigkeit und der Colonsaft sind in ihren Eigenschaften der Cöcalflüssigkeit und dem Cöcalsaft ähnlich, namentlich gilt dies für die ventrale Anfangsschleife des Colons. Die Colonflüssigkeit löst in vitro Cellulose. Der Chymus verweilt im Coecum und großen Colon 48—72 Stunden und mehr . . . Coecum und Colon der Einhufer verhalten sich zueinander vielleicht ähnlich wie Haube und Pansen der Wiederkäuer.“ (ELLENBERGER l. c.) Neuerdings wurden in ELLENBERGERS Institut derartige Versuche auch auf die Cöcalflüssigkeit des Schweines und des Kaninchens ausgedehnt, und es erwiesen sich auch diese auf Cellulose wirksam. Es stellte sich aber zugleich heraus, daß die nur kolierte Cöcalflüssigkeit bezüglich der Lösung der Cellulose viel wirksamer war, als die durch feinste Papierfilter filtrierte Flüssigkeit und meist doppelt oder dreimal so viel Cellulose löste als diese. Die durch BERKEFELD-Filter bakterienfrei gemachten Flüssigkeiten lösten am wenigsten und die gekochten Cöcalflüssigkeiten gar keine Cellulose. „Es kann sonach gar keinem Zweifel unterliegen, daß bei der Lösung der Cellulose die in der Dickdarmflüssigkeit vorhandenen Mikroorganismen eine Rolle spielen“ (ELLENBERGER). Ob sie allein für die genannte Wirkung verantwortlich ist, wurde zwar mehrfach bezweifelt. So hat HOLDEFLEISS (322) die durch das Filtrieren des Cöcalinhaltes bedingte Abnahme der Fähigkeit, Cellulose zu lösen, auf eine durch lange Berührung mit der Luft verursachte Schädigung einer angeblich darin vorhandenen Cytase zu erklären versucht. Indessen darf dieser Einwand durch die bekannte Unempfindlichkeit hydrolytischer Fermente gegen den Luftsauerstoff als ausgeschlossen gelten. Dagegen sind anaërobe Bakterien gegen den hohen O-Partialdruck der Luft in mehr oder weniger hohem Grade empfindlich. Eher könnte man in den Beobachtungen von LOHRISCH (407—409) einen Beweis dafür erblicken, daß es zum mindesten nicht ausschließlich Bakterien sind, welche Cellulose lösen, sondern daß beim Vorgang der Celluloseverdauung auch Enzyme tätig sind, welche beim längeren Stehen an der Luft an Wirksamkeit einbüßen. Er fand in Uebereinstimmung mit HOLDEFLEISS, daß die Celluloselösung im unkolierten Cöcalinhalt des Pferdes um so mehr abnimmt, je länger die Flüssigkeit bei Zimmertemperatur stand, trotzdem reichliches Bakterienwachstum nachzuweisen war; ebenso fand er, daß im Eisschrank, wo die Lebensbedingungen für die Bakterien schlecht sind, die Bedingungen für die Erhaltung der enzymatischen Wirkung aber gute sind, die Celluloselösung durch längeres Stehen kaum vermindert wird. Demgegenüber sind Versuche, welche neuerdings ALTKAUFER (18a) an Kaninchen angestellt hat, von großer Bedeutung. Er verwendete als Fütterungsmaterial isolierte Kartoffelzellen, die in folgender Weise hergestellt werden. Man bringt geschälte und in Würfel zerkleinerte Kartoffeln in den Brütofen, zuerst für 24 Stunden in $^1/_{10}$ n. HCl, darauf wiederum für 24 Stunden in eine mit etwas

Chloroform versetzte 1-proz. Sodalösung; diese wird dann abgegossen und durch Wasser ersetzt. Darauf wird die ganze Masse durch ein feines Sieb gepreßt. Die durchgesiebte Masse läßt man im Wasser zu Boden sinken, das Wasser wird dann abgegossen, durch Alkohol und dann durch Aether ersetzt und filtriert. Darauf wird der erhaltene Brei auf flache Teller ausgebreitet und getrocknet. Diese Masse enthält neben den isolierten Zellen etwa $^1/_3$ loser Stärkekörner. Bei Fütterung mit diesem Präparat ergab sich, daß nur „der Blinddarm und der proximale Teil des Dickdarmes diejenigen Abschnitte des Verdauungskanales des Kaninchens sind, welche das Vermögen besitzen, Cellulose zu verdauen". Auf anderem Wege, nämlich durch Exstirpation des Coecums, konnten Zuntz und Ustjanzew (665) feststellen, daß der Verdauungsquotient für Rohfaser von 25,0 Proz. auf 14,6 Proz. sank, während die übrigen Nährstoffe mit geringen Schwankungen gleich gut vor und nach der Exstirpation ausgenutzt wurden".

Um nun festzustellen, ob etwaige, von der Schleimhaut des Blinddarmes gelieferte Fermente oder die im Inhalt vorhandenen Bakterien für die genannte Wirkung in Betracht kommen, stellte Altkaufer folgende Versuche an. Es wurden bei einem Kaninchen zwei nebeneinander gelegene und gleich lange Blinddarmschlingen einzeln abgebunden. Die eine wurde dann mit warmer physiologischer Kochsalzlösung ausgespült, die andere ohne Veränderung belassen. Sodann erfolgte in jede Schlinge eine Injektion von 0,5 g in Wasser aufgeschwemmte Kartoffelzellen. Nach 24 Stunden fanden sich in der ausgewaschenen Blinddarmschlinge einzelne Bröckel, aus unveränderten Kartoffelzellen und Stärkekörnern bestehend, während in der anderen, außer wenigen bereits angegriffenen Zellen, keine mehr vorhanden waren. Es geht daraus hervor, daß „die normale Darmwand ohne Beteiligung des Inhaltes nicht imstande ist, Cellulose zu lösen". Die weiteren Versuche, welche nun Altkaufer mit dem Inhalte selbst anstellte, lieferten das sehr auffallende Resultat, daß derselbe unter den anscheinend günstigsten Bedingungen des Bakterienwachstums sich unfähig erwies, Cellulose zu verdauen. Er verteilte den Blinddarminhalt in sterilen Röhrchen unter Zusatz von Kartoffelzellen und es ergab sich, daß selbst kleinste Mengen unbeeinflußt blieben. Dies war sogar dann der Fall, wenn eine abgebundene Blinddarmschlinge nach Injektion von Kartoffelzellenemulsion in einem mit auf 37° erwärmter Ringer-Lösung gefüllten Becherglas suspendiert wurde. Nach 25 Stunden wurden noch große Mengen unversehrter Zellen vorgefunden. Als Endresultat seiner Untersuchungen ergab sich, „daß die Celluloseverdauung nur innerhalb des mit normalem Inhalt gefüllten und in der Peritonealhöhle in der Kontinuität des Darmes belassenen Coecums und des proximalen Colonteiles vor sich ging".

Dies klingt nun freilich sehr „vital", aber man vermißt bei dieser Schlußfolgerung die Berücksichtigung der hauptsächlich durch Omelianskys grundlegende Forschungen festgestellten Tatsache (vgl. dieses Handbuch, p. 198), daß die Cellulosegärung in erster Linie durch streng anaërobe Bakterien verursacht wird, ein Umstand, der schon in einer ebenfalls aus der medizinischen Klinik in Halle hervor-

gegangenen Arbeit von v. HOESSLIN und LESSER (309) genügend betont wird. Da ALTKAUFER diese Arbeit auch zitiert, ist es schwer verständlich, daß seine eigenen Versuche ohne Rücksicht auf diesen so wichtigen Umstand angestellt wurden.

HOESSLIN und LESSER haben den Cöcalinhalt von Pferden geprüft und gingen dabei von der Erfahrung aus, daß zahlreiche Bakterien, insbesondere Anaërobier den Zucker als Energiequelle allem anderen Material vorziehen. „Wenn es nun anaërobe Bakterien sind, die im Kolat der Cöcalinhalte die Zerstörung der Cellulose bewirken, so war es vielleicht möglich, durch Zuckerzusatz bei nicht zu langer Versuchsdauer die Cellulose vor dem Angriff durch Bakterien zu schützen.“ Es ergab sich dabei in der Tat, daß zum Kolat zugesetzte Dextrose die Cellulose vor der Zersetzung schützt. „Dies ist vollkommen unverständlich, wenn es Cytasen wären, welche die Cellulose hydrolysieren. Dagegen ist es leicht verständlich, wenn die Cellulose von Bakterien angegriffen wird, die bei ausreichenden Mengen von Zucker diesen leicht wasserlöslichen Stoff der ungelöst am Boden liegenden Cellulose als Energiequelle vorziehen“ (HOESSLIN und LESSER). Es ergibt sich demnach aus diesen Versuchen, „daß das Verschwinden der Cellulose im Kolat des Pferdeblinddarmes auf einer durch Mikroorgnismen bewirkten Gärung beruht“. Wenn dem so ist, so mußten auch die für die Cellulosegärung charakteristischen Gase (CO_2, CH_4, H) gefunden werden. In dieser Beziehung liegen schon ältere Versuche von TAPPEINER vor.

Speziell beim Pferde ist die Gasentwicklung im Grimmdarm und noch mehr im Blinddarm sehr bedeutend. Es handelt sich, wie im untersten Teil des Dünndarmes und des Dickdarmes der Wiederkäuer (Rind), hauptsächlich um CO_2 und CH_4, die kleinen vorgefundenen Mengen von H stammen wahrscheinlich noch aus dem Dünndarm, da sie in den bei der Nachgärung entwickelten Gasen nicht mehr erscheinen:

Blinddarm direkt aufgefangen		Blinddarm durch Nachgärung entwickelt	
CO_2 + SH_2	85,47	CO_2 + SH_2	85,4
O	0,14	H	0,5
H	2,23	CH_4	13,4
CH_4	11,16	N	1,2
N	0,90		

Das Verhältnis des bei den Nachgärungen entwickelten Sumpfgases zur Kohlensäure ist bei dem Blinddarminhalt des Pferdes ziemlich dasselbe wie bei dem Dickdarminhalt des Rindes (1 : 7 und 1 : 5). Im übrigen bestehen aber Verschiedenheiten in bezug auf die Reaktion des außerhalb des Organismus gärenden Darminhaltes. Während der Dickdarminhalt der Wiederkäuer hierbei alkalisch oder neutral bleibt, wird der ursprünglich meist schwach alkalisch oder neutral reagierende Inhalt des Blind- und Grimmdarmes vom Pferde bei der Nachgärung intensiv sauer. Es beruht dies aber keineswegs auf einem wirklichen Gegensatz in beiden Fällen, sondern vielmehr

darauf, daß die im Dickdarm der Wiederkäuer gebildeten Säuren hier durch Alkali neutralisiert werden. Bei schwacher Gärung (Heufütterung) ist die Säurebildung gering und die Reaktion des Inhaltes bleibt neutral, die gebildete Säure ist Essigsäure; bei starker Gärung (Körnerfütterung) ist die Säurebildung dagegen erheblich, dann nimmt der Dickdarminhalt auch beim Rinde saure Reaktion an (Essigsäure und Buttersäure), wie es im Panseninhalt und bei künstlichen Cellulosegärungen der Fall ist. Man darf sagen, daß die Gärung im Dickdarm der Wiederkäuer die Fortsetzung der

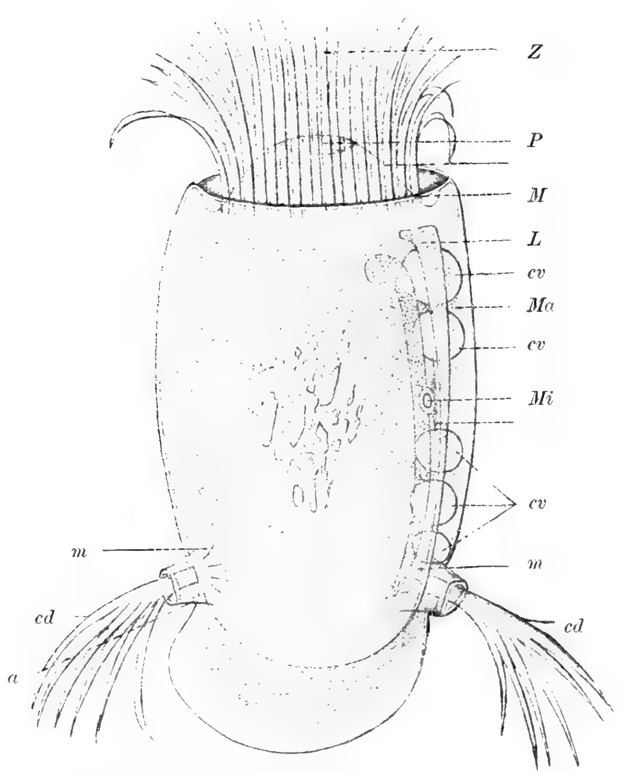


Fig. 465. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein Infusorium aus dem Coecum des Pferdes. *a* After, *cd* Kaudalanhänge, *cv* kontraktile Vakuolen, *Ma* Hauptkern, *Mi* Nebenkern, *P* Peristom, *m* Myophane, *L* Leisten, *Z* Membranellen. (Nach Bundle.)

durch den Labmagen unterbrochenen Cellulosegärung des Pansens und der Haube ist (Tappeiner). Desgleichen kann kein Zweifel bestehen, daß die Gärung im Blinddarm und namentlich im Grimmdarm des Pferdes mit der im Pansen der Wiederkäuer im wesentlichen identisch ist. „Die durch äußere Analogien hervorgerufene, oft ausgesprochene Ansicht, daß der Blind- und Grimmdarm des Pferdes einen zweiten Magen darstellt, der in seinen Funktionen den Vormägen der Wiederkäuer vergleichbar ist, gewinnt also wenigstens nach einer Richtung hin ihre innere

Berechtigung." (Tappeiner.) Neben CO_2 und CH_4 werden sowohl im Pansen der Wiederkäuer wie im Blind- und Grimmdarm des Pferdes Aldehyd und große Mengen flüchtiger Säuren, und zwar vorwiegend Essigsäure und Buttersäure, gebildet. Als ein weiterer Beweis für die funktionelle Uebereinstimmung zwischen dem Blinddarm des Pferdes (und Kaninchens) mit den Vormägen der Wiederkäuer, darf wohl auch das Vorkommen ciliater Infusorien in dem ersteren gelten. Nachdem schon Fiorentini (zit. 98) 14 Arten aus dem Blind- und Grimmdarm des Pferdes beschrieben und benannt hatte, hat dann Bundle (98) dieselben einer abermaligen sehr eingehenden Untersuchung unterworfen. Es handelt sich durchwegs um andere Formen, als sie sich im Pansen der Wiederkäuer finden, doch sind sie nicht minder auffallend gestaltet als diese (Fig. 465). Es sind Arten der Gattungen *Cycloposthium* (*bipalmatum*), *Blepharocorys* (*uncinata, valvata, jubata*), *Paraisotricha* (*colpoidea, oblonga, truncata*), *Didesmis* (*quadrata, ovalis*), *Bütschlia* (*postciliata*), *Blepharoprosthium* (*pireum*), *Blepharosphaera* (*intestinalis*), *Blepharodon* (*appendiculatus*). Außer diesen Ciliaten finden sich im Blinddarm des Pferdes auch noch Flagellaten (6 Arten).

Die Bedeutung aller dieser Protozoen ist hier noch ebenso dunkel, wie bei den entsprechenden Arten bei den Wiederkäuern. Auch beim Schwein finden sich im Cöcalinhalt Infusorien, doch sind dieselben nicht näher studiert. Für das Kaninchen habe ich Angaben nicht finden können, doch darf man bei der sonstigen Uebereinstimmung der Funktion des Blinddarmes auch hier das Vorkommen von Infusorien für wahrscheinlich halten. Tappeiner konnte feststellen, daß im Blinddarm dieses Tieres, wie bei den anderen Pflanzenfressern „eine Gärung statthat, die im wesentlichen nur CO_2 und CH_4 entwickelt. Die Reaktion des Dickdarminhaltes war schwach sauer".

Gleichwohl ist die saure Sumpfgasgärung in demselben anscheinend nicht mit der im Pansen der Wiederkäuer und im Dick- (Blind-)darm des Pferdes völlig identisch. Denn sie unterscheidet sich von dieser dadurch, „daß der aus dem Darm genommene Inhalt diese Gärung nicht fortsetzt, sondern nur CO_2 und große Mengen freier Säure produziert, während dieselbe bei den genannten großen Pflanzenfressern regelmäßig weitergeht und vorübergehende Abkühlung, mäßiger Zutritt der Luft usw. so gut wie keinen Einfluß auf den Fortgang derselben ausüben". Dies war nicht nur bei Aufnahme von Grünfutter (Gemüse und Grasblätter), sondern auch bei der ausschließlichen Verabreichung von Heu der Fall. Auch bei Omnivoren (Schwein und Gans) setzt sich nach Tappeiners Beobachtungen die Sumpfgasgärung außerhalb des Organismus nicht fort. Es erinnern diese Befunde an die oben besprochenen Versuche von Altkaufer. Es wäre an die Möglichkeit zu denken, daß auch Tappeiners Befunde darauf beruhten, daß bei der Cellulosegärung im Dickdarm (Blinddarm) des Kaninchens und der genannten omnivoren Tiere streng anaërobe Mikroorganismen beteiligt sind, bei der vom Pferd und von Wiederkäuern aber vielleicht auch aërobe Formen (? B.).

Wenn es auf Grund der mitgeteilten Tatsachen kaum noch zweifelhaft sein kann, daß die Aufschließung cellulosehaltiger Nahrungsmittel

im Magendarmkanal herbivorer und omnivorer Säugetiere ausschließlich gewissen Bakterien zuzuschreiben ist, die sich in den Vormägen der Wiederkäuer und im Dickdarm, namentlich dem Blinddarm der Pflanzenfresser mit einhöhligem Magen finden, so darf nicht außer acht gelassen werden, daß sich an gleicher Stelle auch noch andere Gärungs- und Fäulnisprozesse abspielen, als deren Substrat Kohlehydrate, Fette und Eiweißkörper in Betracht kommen. Von der großen Rolle der Milchsäuregärung im Magen war schon an verschiedenen Stellen früher die Rede. Auch wurde schon auf die Eiweißfäulnis in den Vormägen der Wiederkäuer hingewiesen (p. 1345 f.). Den gleichen Prozessen begegnen wir nun auch wieder in den tieferen Abschnitten des Darmes (Dickdarm). Dagegen treten alle Bakterienwirkungen im Dünndarm sehr zurück, obschon sich mikroskopisch auch hier Bakterien in großer Zahl nachweisen lassen. Füllt sich doch eine aus der Kontinuität ausgeschaltete Darmschlinge (Hermanns Darmring) sehr bald mit einer Masse, die zu einem guten Teil aus lebenden und abgestorbenen Bakterien besteht. Um so auffallender erscheint daher die vielfach (vgl. Nagels Handb., Bd. 2, p. 660) konstatierte Tatsache, daß es in der Regel nicht gelingt, aus dem Dünndarminhalt Bakterien zu züchten, ein Umstand, der noch nicht genügend aufgeklärt ist.

Ich kann hier nicht auf alle die zahlreichen Arbeiten näher eingehen, welche über die Zusammensetzung der Bakterienflora des Darmes bis jetzt vorliegen und will mich darauf beschränken, eine in der letzten Zeit erschienene Untersuchung zu besprechen, die sich auf ein Tier bezieht, welches in bezug auf seine Ernährungsverhältnisse und den Bau seines Verdauungskanales (speziell des Magens) sozusagen eine Mittelstellung zwischen den großen Herbivoren mit einhöhligem Magen (Pferd) und den Wiederkäuern einnimmt und außerdem omnivor ist, indem es auch Fleischnahrung aufnimmt und verdaut. Man darf daher wohl annehmen, daß die Bakterienflora seines Darmes die vielseitigsten Verhältnisse darbietet. Es handelt sich um den Hamster, über dessen Verdauung wir durch zwei ausgezeichnete Arbeiten Scheunerts gut unterrichtet sind, von denen ich leider die eine, welche sich auf die Fleischverdauung bezieht, nicht mehr berücksichtigen konnte.

Auf Veranlassung Scheunerts hat Anna Hopffe (331 b) eine bakteriologische Untersuchung des Inhaltes der einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktus vorgenommen und gelangte dabei zu interessanten Ergebnissen. Als vegetabilische Nahrung wurden Möhren, Rüben und Hafer benützt, während anderenfalls rohes Fleisch verfüttert wurde.

Es ließen sich im schwach alkalischen Magen- und Darminhalt von aëroben Bakterienformen Milchsäurebakterien, *Bact. lactis aërogenes, Bact. coli commune*, verschiedene Vertreter der Heubacillengruppe, *Bac. mycoïdes, Bact. Güntheri, Bac. fluorescens liquefaciens, Bac. proteus, Bac. subtilis, Bac. mesentericus, Bac. megatherium* und verschiedene andere, zum Teil nicht näher bestimmte Formen nachweisen. Regelmäßig wurden im Magen (Vor- und Drüsenmagen) sowie im Dünndarm als „obligate" Bewohner in erster Linie *Bact. Güntheri*, ferner *Bact. coli commune* und *Bact. lactis aërogenes* gefunden. Im Enddarm (Dickdarm) tritt *Bact.*

coli commune in den Vordergrund, während *Bact. lactis aërogenes* und *Bact. Güntheri* mehrfach nicht aufgefunden werden konnten. Es ist bemerkenswert, daß bei Fleischfütterung sich die Zusammensetzung der Bakterienflora nicht wesentlich änderte. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß es A. Hopffe gelang, beim Hamster nicht nur im Enddarm (Dickdarm), in welchem sich sonst bei Tieren mit einhöhligem Magen Eiweißfäulnis fast ausschließlich abspielt, sondern auch (wie in den Vormägen der Wiederkäuer) in der Vormagenabteitung obligat anaërobe, der Gruppe der Buttersäurebacillen zuzurechnende Fäulniserreger nachzuweisen (vor allem *Bac. putrificus* Bienstock). Die gleichen Formen fanden sich auch im Blinddarm und Colon, wurden aber stets vermißt im Drüsenmagen und Dünndarm. Auch schienen sie im Rectum zu fehlen. „Jedenfalls sind die anaëroben Fäulniserreger zur obligaten Flora des Vormagens, Coecums und des Colons beim Hamster zu rechnen.“ Es entspricht dem oben Gesagten, daß die Darmflora des Hamsters gewissermaßen einen Ueberblick über die der Säugetiere überhaupt zu geben vermag, daß die Resultate, zu welchen A. Hopffe gelangte, nicht nur mit denen übereinstimmen, welche Ankersmit (19, 19a) bei Untersuchung des Rindes erhielt, sondern auch gut zu den Angaben stimmen, die für Fleischfresser vorliegen (vgl. Nagels Handb., Bd. 2, p. 661).

Die große Wichtigkeit der Darmfäulnis läßt es gerechtfertigt erscheinen, wenn ich auf dieselbe und namentlich auch auf die bei verschiedenen Tieren hervortretenden Unterschiede hier noch etwas näher eingehe. Wie sich schon aus der bloßen Beschaffenheit des Inhaltes in den einzelnen Abschnitten des Darmkanales unmittelbar ergibt, sind beim Menschen und den Fleischfressern typische, sich auf gewisse Zersetzungsprozesse von Eiweißstoffen erstreckende Fäulnisprozesse auf den Enddarm (Dickdarm) beschränkt. Beim Studium der Zusammensetzung des Fistelkotes einer Patientin mit Anus praeternaturalis am unteren Ende des Ileums gelangte Ad. Schmidt (576b) zu der Ueberzeugung, daß in dem gesamten Darmteil magenwärts von der Ileocöcalklappe, also im Dünn-(Mittel-) Darm die Darmfäulnis überhaupt nicht oder wenigstens so gut wie gar nicht vorhanden ist. 8 Jahre vorher hatten auch Macfadyen, Nencki und Sieber (420) dieselbe Tatsache festgestellt, indem sie an einem Menschen mit Dünndarmfistel fanden, daß im Dünndarm keine aromatischen Körper auftreten und daß sich dort vorwiegend nur Bakterienarten finden, die nicht Eiweiß, sondern Kohlehydrate zersetzen. Durch künstliche Anlegung von Fisteln an Hunden ist derselbe Nachweis auch für fleischfressende Säugetiere erbracht worden. Wesentlich anders verhalten sich die Pflanzenfresser, indem hier Darmfäulnis keineswegs nur an den Enddarm gebunden ist. Für Pferd und Rind darf es als sicher gelten, daß sich derartige Vorgänge auch im Dünndarm und Magen und bei Wiederkäuern namentlich in den Vormägen abspielen. Tappeiner (620 u. 620a) hat Phenol und andere Zersetzungsprodukte des Eiweißes (bezw. Tyrosins) im Mitteldarm von Pferd und Rind und im Pansen des letzteren nachgewiesen; es gelang ihm sogar, bei ersterem im einhöhligen Magen, allerdings nur in der linken Hälfte, Spuren von Phenol zu finden. Dies kann ebensowenig, wie der oben schon

erwähnte Nachweis von anaëroben Fäulnismikroben in der ebenfalls drüsenfreien Vormagenabteilung des Hamsters überraschen, da ja bei der hier noch einige Zeit nach der Nahrungsaufnahme herrschenden alkalischen Reaktion die betreffenden Bakterien durchaus entsprechende Lebensbedingungen finden. Neuerdings hat Alfred Meyer (441 aaa) auch beim Schaf in allen Abschnitten des Verdauungsschlauches Phenole nachgewiesen.

Bezüglich der Beurteilung des Umfanges der Eiweißfäulnis im Darm der Carnivoren und Herbivoren finden sich in der Literatur sehr auffallende Widersprüche. Während z. B. Meyer (l. c.) in seiner aus dem Ellenbergerschen Institut hervorgegangenen Arbeit die Ansicht vertritt, „daß die Herbivoren, im Gegensatz zu Mensch und Fleischfresser, sich durch eine starke Darmfäulnis und dementsprechend auch vermehrte Ausscheidung von Fäulnisprodukten von diesen unterscheiden“, was er auf die viel beträchtlichere räumliche Ausdehnung jener Prozesse und die große Volumentwicklung des Dickdarmes beziehen will, äußert sich Cohnheim in Nagels Handb., Bd. 2, p. 663 in direkt entgegengesetztem Sinne: „Bei den Pflanzenfressern, zumal bei den Wiederkäuern, treten die Eiweißkörper hinter der Stärke und Cellulose der Nahrung so weit zurück, daß die Fäulnis in ihrem Darm kaum eine Rolle spielt. Stärkere Fäulnis findet sich nur bei den reinen Fleischfressern; der angenehm säuerliche Geruch des Kuhstalles und der scheußliche Gestank des Raubtierhauses veranschaulichen den Gegensatz.“ Ich glaube, daß dieses letztere Argument in der Tat sehr geeignet ist, um das Ueberwiegen der Darmfäulnis bei den Fleischfressern darzulegen. Es kommt noch dazu, daß, wie seit lange bekannt ist, eine stärkere Eiweißfäulnis niemals zustande kommt, wenn Kohlehydrate zugegen sind. In dieser Beziehung sind namentlich Versuche von Hirschler (306 a) bedeutungsvoll, aus denen hervorgeht, daß sowohl außerhalb des Organismus als auch bei der natürlichen Verdauung die Bildung der entschiedensten Fäulnisprodukte der Eiweißstoffe, wie Indol, Phenol, Oxysäuren, ausbleibt oder doch wesentlich eingeschränkt wird, wenn Rohrzucker, Stärke, Dextrin, Glyzerin, Milchsäure zugegen sind. Später hat man erkannt, daß auch die Milch infolge ihres Gehaltes an Kohlehydraten (Milchzucker) fäulnishemmend wirkt (vgl. die Literatur bei Meyer, 441 aaa). Auffallenderweise fand Alfred Meyer den Harn von Schafen nach Milchfütterung besonders reich an Phenolen, was auf eine gesteigerte Darmfäulnis zu deuten scheint, „die trotz des Milchgenusses infolge des eigenartig gebauten Verdauungstraktus der Wiederkäuer aufzutreten vermag“. „Die relativ stärkste Einwirkung auf die Darmfäulnis scheint der *Bacillus bulgaricus* zu besitzen (vgl. p. 104), der alle anderen bekannten Milchsäurebakterien an Gärungsvermögen übertrifft und durch diese Eigenschaften am besten die Bedingungen im Darme schafft, die einer größeren Eiweißfäulnis hinderlich und direkt schädlich sind. Von größtem Einfluß auf die Darmfäulnis und die Beurteilung ihres Ablaufes und ihrer Intensität dürfte vor allem die Art, die Massenhaftigkeit und das Vorkommen der als Gärungs- und Fäulniserreger wirkenden Mikroorganismen in den Darmabschnitten, also die Bakterienflora der einzelnen Darmteile, sein. Einerseits

kommen die Erreger der Eiweißfäulnis, andererseits auch die der Milchsäuregärung, der Kohlehydrat- und anderer Gärungs- und Fäulnisprozesse in Betracht. Die verschiedenen Bakterienarten beeinflussen sich gegenseitig im günstigen und ungünstigen Sinne, fördernd oder hemmend. Die Hauptrolle bei der Eiweißfäulnis spielen ohne Zweifel die Anaërobier, wie namentlich aus BIENSTOCKS Untersuchungen hervorgeht (vgl. p. 103). Er war der Ansicht, daß überhaupt nur Anaërobier eine vollkommene Eiweißfäulnis, d. h. den Abbau bis zu den übelriechenden Fäulnisprodukten, zuwege brächten und die im Darm sich aufhaltenden Aërobier eine derartige eiweißspaltende Wirkung nicht besäßen, allerdings könnten sie eventuell die Daseinsbedingungen für die Anaërobier verbessern und schließlich auch den durch diese begonnenen Zerfall des Eiweißes fortsetzen. So soll Skatol und Indol nur durch die Mitwirkung der Aërobier entstehen können, eine Ansicht, die früher auch schon NENCKI ausgesprochen hatte. Doch haben andere Autoren (PASSINI, HERTER, zit. bei MEYER, 441aaa) Indol und Skatol auch durch die Einwirkung von fäulniserregenden Anaëroben (Buttersäurebacillus, *Bac. putrificus*) entstehen sehen." (MEYER.)

BIENSTOCK hat dem von ihm entdeckten anaëroben *Bac. putrificus* die wesentlichste, ja ausschließliche Rolle bei der Eiweißfäulnis zugeschrieben. Seiner Meinung nach ist dieselbe „ein ebenso spezifischer, an den Lebensprozeß einer einzigen bestimmten Mikroorganismenart gebundener Vorgang, wie der Milzbrand, der Rotz, die Tuberkulose, das Erysipel. Diese Bacillenart ist imstande, Eiweiß bis in seine letzten Endprodukte zu zerlegen, und nur diese Art, keine andere. Andererseits wirkt diese Art nur auf Eiweiß und auf keinen anderen zersetzungsfähigen Stoff (Stärke, Milchzucker). Die Art ist weiter imstande, nicht nur das Eiweiß in seiner ursprünglichen Zusammensetzung, sondern jedes der einzelnen Spaltungsprodukte für sich bis in seine Endprodukte zu zerlegen." Wenn nun auch dem *Bac. putrificus* eine so ausschließliche Bedeutung für die Eiweißfäulnis in Wirklichkeit nicht zukommt, so muß doch zugegeben werden, daß er ohne Zweifel der wichtigste Fäulniserreger ist (vgl. oben p. 103).

„BIENSTOCK hat auch die wahren Verhältnisse, wie sie sich durch Mischinfektion mit anderen Bakterien im Darm abspielen, mit Erfolg zu erforschen versucht. Es kommen da vor allem zwei Bacillenarten in Betracht, die wohl am sichersten und am zahlreichsten im Darmkanal anzutreffen sind, nämlich *Bact. coli* und *lactis aërogenes*. BIENSTOCK hat festgestellt, daß auf zuckerhaltigem Nährboden der *Bac. putrificus* nicht gedeiht, wohl aber die beiden genannten Aërobier. Auf zuckerfreiem Nährboden gedeihen alle drei Arten, es treten dabei aber weder fauliger Geruch noch Gasentwicklung auf, d. h. die Fäulnis schreitet nicht so weit fort, wie sonst. Daraus erhellt, daß *Bact. coli* und *lactis aërogenes* die Regulation für die Darmfäulnis bilden; wo diese beiden günstige Wachstumsbedingungen finden, wirken sie hemmend auf die Entwicklung und Wirkung des *Bac. putrificus* ein und somit auch auf die Eiweißfäulnis. Die beiden ersteren vergären die Kohlehydrate, vor allem Zucker und bilden Milchsäure, Bernsteinsäure, Alkohol und andere Stoffe und schaffen so die saure Reaktion des Darminhaltes, die für die Fäulnisprozesse im Darm am meisten hinderlich ist. Es kann wohl nicht bestritten werden, daß neben den

Anaërobiern auch Aërobier an der Eiweißfäulnis beteiligt sein können. So besitzen *Bac. proteus* und *Bact. coli* die Fähigkeit, Eiweiß zu spalten oder dessen Abbauprodukte noch weiter zu zerlegen. Eine ganze Reihe von aëroben Arten, die Eiweiß zu zerlegen vermochten, so daß der charakteristische Fäulnisgeruch und die bekannten Zersetzungsprodukte gebildet wurden, konnten auch Macfayden, Nencki und Sieber (l. c.) und Jakowsky feststellen.“ (Alfred Meyer, 441 aaa.)

Wenn schon die Vergärung des Zuckers im Magen-Darmkanal als ein Vorgang gelten muß, dessen Nutzen für den Organismus recht fragwürdig erscheint, so gilt dies in noch gesteigertem Maße von der intestinalen Proteïnfäulnis. Denn wenn sie sich auch in der Hauptsache, wenigstens beim Fleischfresser, nur auf die voraussichtlich kaum erheblichen Ueberreste der im Dünndarm nicht zur Resorption gelangten Produkte der Eiweißverdauung (Aminosäuren, namentlich auch Tyrosin und Tryptophan) beschränkt, so bedeutet es doch immerhin einen Verlust, denn die betreffenden Stoffe werden bis zu Produkten abgebaut, welche für den Organismus nicht weiter verwendbar, ja zum Teil geradezu als Gifte zu bezeichnen sind und im Harn zur Ausscheidung gelangen (gepaarte Schwefelsäuren). Wenn man nun auch nicht so weit gehen will, wie Metschnikoff, der nicht ansteht, sogar die Alterserscheinungen und den frühen Tod auf die verderbliche Wirkung der Autointoxikation durch schädliche Produkte der Darmfäulnis zu beziehen („plus un tube digestif est peuplé de microbes, plus il devient une source de mal capable d'abréger l'existence“), so wird man doch von einem irgend erkennbaren Nutzen derselben kaum sprechen können.

Es bliebe nun noch die ja fast ausschließlich auf den Darm beschränkte Fettverdauung und -resorption zu besprechen. Da aber die betreffenden Vorgänge sich anscheinend in der ganzen Wirbeltierreihe in gleicher Weise vollziehen, auch von den dabei wirksamen Fermenten schon früher die Rede war, so bietet sich für eine vergleichende Betrachtung kaum Anlaß.

Rückblick.

Am Ende des langen und vielfach wenig erfreulichen Weges angelangt, lenkt sich der Blick fast unwillkürlich zurück auf den Anfang, und man erkennt leicht, daß es dieselben Fragen sind, von deren Erörterung wir ausgingen, die sich auch jetzt wieder aufdrängen. Dort handelt es sich im wesentlichen darum, festzustellen, aus welchen Stoffen (Nährstoffen), grüne, sowie chlorophyllfreie Pflanzen ihre Leibessubstanz (Plasma) aufzubauen vermögen. Hier stehen wir der gleichen Frage in bezug auf tierische Zellen gegenüber. Ich sage absichtlich „Zellen“ und nicht „Tiere“, weil diese, auch wenn sie nur den morphologischen Wert einer Zelle repräsentieren, im allgemeinen der Aufnahme geformter Nahrung angepaßt erscheinen, was für die Gewebselemente der Metazoen, von einigen Ausnahmen abgesehen, nicht gilt.

Mit der Aufnahme geformter Nahrung ist nun aber auch ohne weiteres die Notwendigkeit ihrer Verflüssigung und Lösung zum Zwecke der Resorption und weiteren Verwertung, d. h. einer „Verdauung“

gegeben. Die resorbierten Verdauungsprodukte bilden erst das eigentliche Ernährungsmaterial, welches sowohl von einzelligen Tieren wie von Gewebszellen der Metazoen assimiliert wird, und da drängt sich sofort die Frage auf: welche Bestandteile der Ernährungsflüssigkeit sind es, die in jedem einzelnen Falle zum Aufbau des betreffenden spezifischen Plasmas verwendet werden? Wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, kann und muß man jede Gewebszelle gewissermaßen als Einzelorganismus auffassen, der sich in ganz ähnlicher Weise ernährt, wie eine chlorophyllfreie Pflanzenzelle und daher auf die Zufuhr komplizierter organischer N- und C-haltiger Moleküle in Lösung angewiesen ist. Es sind also Fragen des sogenannten intermediären Stoffwechsels, welche hier im Vordergrunde stehen. In bezug auf diese Assimilationsvorgänge im eigentlichen Wortsinne, zu denen alle die geschilderten, mehr oder weniger verwickelten Verdauungs- und Resorptionsprozesse sozusagen nur das Vorspiel darstellen, sind unsere derzeitigen Kenntnisse, wenn man von wenigen Ausnahmen, wie etwa die Leber, absieht, noch äußerst dürftig, und es befindet sich dieses große Wissensgebiet in den ersten Stadien der Entwicklung. Speziell der intermediäre Eiweißstoffwechsel, also gerade die wichtigste Frage, darf als vollkommene terra incognita angesehen werden. Galt es doch vor nicht langer Zeit noch als fraglich, ob tierischen Zellen überhaupt die Fähigkeit zukommt, Eiweiß aus den einfachen Spaltungsprodukten synthetisch aufzubauen, was für Pflanzenzellen längst eine erwiesene Tatsache ist. Das, was wir über den intermediären Stoffwechsel der der Tiere wissen, bezieht sich zumeist auf den Kraftstoffwechsel, dagegen liegen unsere Kenntnisse über den Baustoffwechsel noch sehr im argen. Ich zweifle nicht, daß ein eingehenderes Studium der vergleichenden Physiologie gerade mit Rücksicht auf diese wichtigsten Fragen der Assimilation sich als fruchtbar erweisen wird, und gebe mich der Hoffnung hin, daß dieses Buch dazu beitragen möge, die Wege zur Erreichung dieses Zieles zu ebnen.

Literatur.

Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugetiere.

1. **Abderhalden, E., Prym, O.,** *und* **London, E. S.,** *Ueber die Resorptionsverhältnisse von in den Magendarmkanal eingeführten Monaminosäuren. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 53 (1907), p. 326.*

1a. — *und* **Gigon, E.,** *Ueber den Abbau des Edestins durch Pankreassaft etc. Ibid. p. 117.*

1b. — *und* **Voegtlin, C.,** *Studien über den Abbau des Caseïns durch Pankreassaft. Ibid. p. 315.*

1c. — *und* **Schittenhelm, A.,** *Der Ab- und Aufbau der Nukleïnsäuren im tierischen Organismus. Ibid. Bd. 47 (1906), p. 452.*

1d. —, **Klingemann, W.,** *und* **Pappenhusen, Th.,** *Ueber den Abbau der Eiweißkörper im Magendarmkanal verschiedener Tiere. Ibid. Bd. 71 (1911), p. 411.*

2. —, **London, E. S.,** *und* **Voegtlin, C.,** *Abbau des Diglycil-glycins und der Biuretbase im Magendarmkanal des Hundes. Ibid. p. 334.*

3. —, **v. Körösy, K.,** *und* **London,** *Weitere Studien über die normale Verdauung der Eiweißkörper im Magendarmkanal des Hundes. Ibid. p. 148.*

4. — *und* **Steinbeck, E.,** *Beiträge zur Kenntnis der Wirkung des Pepsins und der Salzsäure. Ibid. Bd. 68 (1910), p. 293.*

5. ***Abderhalden, E.***, *und* ***Ternucchi, Y.***, *Studien über die proteolytische Wirkung der Preßsäfte einiger tierischer Organe sowie des Darmsaftes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 49 (1906), p. 1.*
6. — *und* ***Rona, P.***, *Zur Kenntnis des proteolytischen Fermentes des Pylorus und des Duodenalsaftes. Ibid. Bd. 47 (1906), p. 359.*
7. — *und* ***Medigreceanu, Fl.***, *Ueber das Vorkommen von proteolytischen Fermenten im Mageninhalt. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 57 (1908).*
8. — *und* ***Reinbold, B.***, *Der Abbau des Edestins durch Pankreassaft. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 46 (1905), p. 159.*
9. — *und* ***Suwa, Akikazu***, *Weiterer Beitrag zur Frage nach der Verwertung von tief abgebautem Eiweiß im tierischen Organismus. XV. und XVI. Mitteilung. Ibid. Bd. 67 (1910), p. 405, und Bd. 68 (1910), p. 416.*
10. —, *Abbau und Aufbau der Eiweißkörper im tierischen Organismus. Ibid. Bd. 44 (1905), p. 17.*
11. — — *Die Monaminosäuren des Edestins und dessen Verhalten gegen Pankreassaft. Ibid. Bd. 44 (1905), p. 284.*
12. —, ***Kautsch*** *und* ***London***, *Studien über die normale Verdauung der Eiweißkörper im Magendarmkanal des Hundes. Ibid. Bd. 48 (1906), p. 549.*
13. — *und* ***Rona***, *Fütterungsversuche mit durch Pankreatin usw. hydrolysiertem Kasein. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 42 (1905), p. 108.*
13a. — *Lehrb. d. physiol. Chem., 2. Aufl., Wien (Urban & Schwarzenberg) 1909.*
14. ***Aders-Plimmer, R. H.***, *On the presence of lactase in the intestine of animals etc. Journ. of Physiol., Vol. 35 (1906), p. 20.*
15. ***Afanassiew, M.***, *Ueber anatomische Veränderungen der Leber während verschiedener Tätigkeitszustände. Pflügers Arch., Bd. 30 (1883), p. 385.*
16. ***Aggazzotti, A.***, *Beitrag zur Kenntnis der Rumination. Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 201.*
17. ***Åkermann, J. H.***, *Experimentelle Beiträge zur Kenntnis des Pylorussekretes beim Hunde. Skandinav. Arch. f. Physiol., Bd. 5 (1895), p. 134.*
18. ***Albertoni, P.***, *Untersuchungen über die Vorgänge der Verdauung und Stoffumsatz im Dickdarm. Moleschotts Untersuch. z. Naturlehre, Bd. 14 (1889), p. 359.*
18a. ***Altkaufer, Haim***, *Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung der Cellulose beim Kaninchen. Inaug.-Diss. Halle, 1911.*
19. ***Ankersmit, P.***, *Untersuchungen über die Bakterien im Verdauungskanal des Rindes, Diss. Lausanne, 1905.*
19a. — *Untersuchungen über die Bakterien im Verdauungskanal des Rindes. Ctbl. f. Bakt., Bd. 39 (1905), p. 477. 574. 687; Bd. 40 (1906), p. 100 (hier auch Literatur).*
20. ***Aron, H.***, *und* ***Klempin, P.***, *Studien über die proteolytischen Enzyme in einigen pflanzlichen Nahrungsmitteln. Biochem. Ztschr., Bd. 9 (1908), p. 163.*
21. ***Arthus, M.***, *et* ***Pagès***, *Action du lab et coagulation du lait. Arch. de Physiol., (sér. 5) T. 2 (1890), p. 333.*
22. ***Ascoli, M.***, *und* ***Bonfanti, A.***, *Ueber Blutserumdiastasen und Antidiastasen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 43 (1904/05), p. 156.*
23. ***Asher, L.***, *Das Verhalten des Darmepithels bei verschiedenen funktionellen Zuständen. I. Mitteilung. Ztschr. f. Biol., Bd. 51 (1908), p. 115.*
24. ***Astaschewsky, P.***, *Ueber die diastatische Wirkung des Speichels bei verschiedenen Tieren. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1877, p. 531.*
25. ***Auerbach, Leop.***, *De ventriculo carnoso avium. Habilit.-Schrift Breslau, 1863.*
26. ***Babák, E.***, *Ueber die morphogenetische Reaktion des Darmkanals der Froschlarve auf Muskelproteïne verschiedener Tierklassen. Hofmeisters Beitr., Bd. 7 (1905), p. 323.*
27. — *Ueber den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903), No. 13—15.*
28. — *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Ctbl. f. Physiol., Bd. 18 (1905), No. 21.*
28a. ***Babkin, B. R., Rubaschkin, W. J.***, *und* ***Ssawitsch, W.***, *Ueber die morphologischen Veränderungen der Pankreaszellen unter der Einwirkung verschiedener Reize. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 74 (1909), p. 68.*
29. ***Bachmann***, *Studien über die Eiweißfäulnis im Darm. Arch. f. Verdauungskrankh., Bd. 7 (1901), p. 435.*
29a. ***Bainbridge, F. A.***, *On the adaptation of the pancreas. Journ. of Physiol., Vol. 31 (1905), p. 98.*
30. ***Balthazard, E.***, *und* ***Roux***, *Étude de fonctionnement moteur de l'estomac. Arch. de Physiol., 1898, p. 85.*

31. **Bang, J.,** *Ueber Parachymosin, Pflügers Arch., Bd. 79 (1900), p. 425.*
32. **Bärner, M.,** *Ueber die Backendrüsen der Haussäugetiere. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 19 (1892), p. 149—179.*
33. **Barthels, Ph.,** *Beiträge zur Histologie des Oesophagus der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59 (1895), p. 655.*
34. **Bartlett** and **Murie, J.,** *Proceed. Zool. Soc. London, 1886, p. 28.*
35. **Bartram, E.,** *Anatomische, histologische und embryologische Untersuchungen über den Verdauungstraktus von Eudyptes chrysocome. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 74 (1901), p. 173.*
36. **Baruchello,** *Untersuchungen über die Darmstreptokokken des Pferdes. Ctbl. f. Bakt., Bd. 39 (1905), p. 569.*
37. **Basler, A.,** *Beiträge zur Kenntnis der Bewegungsvorgänge des Blinddarminhaltes. Pflügers Arch., Bd. 128 (1909), p. 251.*
38. **Basslinger, J.,** *Rhythmische Zusammenziehungen an der Cardia des Kaninchenmagens. Moleschotts Untersuch. z. Naturlehre, Bd. 7 (1860), p. 359.*
39. — *Untersuchungen über die Schichtung des Darmkanales der Gans etc. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 13 (1854), p. 536.*
40. **Bastianelli, D.,** *Die physiologische Bedeutung des Darmsaftes. Moleschotts Untersuch. z. Naturlehre, Bd. 14 (1889), p. 138.*
41. **Batelli, A.,** *Delle glandule salivari del Cypselus apus. Atti e Rendic. della Accad. med.-chir. di Perugia, Vol. 2 (1890), p. 27.*
42. — *e* **Giacomini, E.,** *Struttura istol. delle glan dolesalivari degli uccelli. II. Commun. Ibid. Vol. 1 (1889), p. 57 u. 87.*
43. **Bauer, M.,** *Beitrag zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 57 (1901), p. 653.*
44. **Baum, H.,** *Die Histologie der Leberzellen und ihre Veränderungen während der Tätigkeit. Ellenbergers Mitteil., Sep.-Abdr. a. d. Ber. üb. d. Veterinärwesen im Königr. Sachsen f. d. J. 1884, Dresden 1885, p. 164.*
45. — *Die morphologisch-histologischen Veränderungen in den ruhenden und tätigen Leberzellen. D. Ztschr. f. Tiermed., Bd. 12 (1886), p. 114.*
46. — *Dasselbe. Ber. über das Veterinärwesen im Königr. Sachsen f. d. J. 1886, Dresden 1887, p. 164.*
46a. — *Die Lage des Magens vom Hunde in den verschiedenen Füllungsgraden und die Rotationstheorie. D. Ztschr. f. Tiermed., Bd. 15 (1889), p. 422.*
47. **Baumgart, A.,** *Vergleichende Untersuchungen über Mus rattus und M. decumanus. Inaug.-Diss. Zürich, 1904.*
48. **Bayer, Hans,** *Ueber die Prüfung der Speicheldrüsen des Saugkalbes auf Anwesenheit eines diastatischen Fermentes und von Rhodan. Maly, Jahrg. 6 (1876), p. 172.*
48a. **Bayliss, W. M.,** *and* **Starling, E. H.,** *The proteolytic activities of the pancreatic juice. Journ. of Physiol., Vol. 30 (1903), p. 61.*
48b. — —, *On the uniformity of the pancr. mechanism in Vertebrata. Ibid. Vol. 29 (1903), p. 174.*
49. **Beaumont, W.,** *Experiments and observations on the gastric juice and the physiology of digestion. Reprinted from the Plattsburgh edition by Andrew Combe, M. D. Edin., 1838, und Neue Versuche und Beobachtungen über den Magensaft und die Physiologie der Verdauung. Deutsch von D. K. Luden, Leipzig 1834.*
50. **Bengen, F.,** *und* **Haane-Gunnar,** *Ueber den Enzymgehalt der Magenschleimhaut des Schweines etc. Pflügers Arch., Bd. 106 (1904), p. 267.*
51. — — *Ueber die Aenderungen des Säure- und Fermentgehaltes im Mageninhalt des Schweines. Ibid. p. 286.*
51a. **Berenstein, M.,** *Ein Beitrag zur Physiologie des Dünndarmes. Pflügers Arch., Bd. 53 (1893), p. 52.*
52. **Bergmann, E.,** *Einiges über den Drüsenmagen der Vögel. Reicherts und Du Bois' Arch., 1862, p. 581.*
53. — *Studien über die Digestion der Pflanzenfresser. Skandin. Arch. f. Phys., Bd. 18 (1906), p. 119.*
54. — *und* **Leuckart, R.,** *Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart 1855.*
55. **Bergmann, J.,** *und* **Hultgren, E.,** *Zur Physiologie des Blinddarmes bei den Nagern. Skandin. Arch. f. Phys., Bd. 14 (1903), p. 188.*
56. **Bergonzini, C.,** *Sulla struttura dello stomaco dell' Alcedo hispida e sulla strato cuticulare (corneo) del ventriglio degli ucelli. Atti della Soc. dei Naturalisti di Modena, Memorie, Ser. 3, Vol. 4, Anno 19 (1885), p. 1.*
57. **Berlatzki, G.,** *Material zur Physiologie des Dickdarmes. Inaug.-Diss. Petersburg, 1903; Malys Jahresber., Bd. 33, p. 569.*

58. **Bermann, J.**, *Ueber die Zusammensetzung der Gland. submax. aus verschiedenen Drüsenformen etc., Würzburg 1878.*

59. **Bernard, Cl.**, *Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur les glandes salivaires chez l'homme et les animaux vertébrés. Compt. rend. Acad. Paris, T. 34 (1852), p. 236.*

60. — *Mémoire sur le pancréas et sur le rôle du suc pancréatique dans les phénomènes digestives. Ibid. Suppl. T. 1 (1856), p. 379.*

60a. — *Leçons sur le diabète, Paris 1887, p. 259.*

61. **Bial, M.**, *Ueber das diastatische Ferment des Lymph- und Blutserums. Inaug.-Diss. Breslau, 1892.*

62. — *Ueber die diastatische Wirkung des Blut- und Lymphserums. Pflügers Arch., Bd. 52 (1892), p. 137.*

63. — *Weitere Beobachtungen über das diastatische Ferment des Blutes. Ibid. Bd. 53 (1893) p. 156.*

64. **Bickel, P.**, *Anlegung eines kl. Magens nach Pawlow bei der Ziege. Berl. klin. Wochenschr., 1905, No. 6.*

65. **Bidder** und **Schmidt, C.**, *Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel, Leipzig 1852.*

66. **Biedermann, W.**, *Untersuchungen über das Magenepithel. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 71 (1875), p. 377.*

67. — *Ueber morphologische Veränderungen der Zungendrüsen des Frosches bei Reizung der Drüsennerven. Ibid. Abt. 3, Bd. 86 (1882), p. 67.*

68. — *Zur Histologie und Physiologie der Schleimsekretion. Ibid. Bd. 94 (1886), p. 2.*

69. **Bielfeld, P.**, *Zur Frage über die amylolytische Wirkung des Speichels. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 360—367.*

69a. **Bienenfeld, Bianca**, *Das anatomische Verhalten der Muscularis mucosae in Beziehung zu ihrer physiologischen Bedeutung. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903), p. 389.*

70. **Biernacky, E.**, *Das Verhalten der Verdauungsenzyme bei Temperaturerhöhungen. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1891), p. 66.*

71. **Bizzozero, G.**, *Ueber das konstante Vorkommen von Bakterien in den Lymphfollikeln des Kaninchendarmes. Med. Ctbl., Jahrg. 23 (1885), p. 801.*

72. — *Zusatz dazu. Ibid. Jahrg. 24 (1886), p. 80.*

73. — *Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanales und die Beziehungen ihres Epithels zum Oberflächenepithel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 33 (1889), p. 216.*

74. — *Dasselbe. 2. Mitteil. Ibid. Bd. 40 (1892), p. 325. 3. Mitteil. Ibid. Bd. 42 (1893), p. 82.*

75. **Bleyer, E.**, *Magenepithel und Magendrüsen der Batrachier. Inaug.-Diss. Königsberg, 1874.*

75a. **Blitzstein, M.**, und **Ehrenthal, W.**, *Neue Versuche zur Physiologie des Darmkanales. Pflügers Arch., Bd. 48 (1890), p. 74.*

76. **Blum, L.**, und **Fuld, E.**, *Ueber das Vorkommen eines Antipepsins im Magensaft. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 58, p. 1.*

77. **Boehm, P.**, *Ueber den feineren Bau der Leberzellen bei verschiedenen Ernährungszuständen. Ztschr. f. Biol., Bd. 51, p. 409.*

78. **Boldyreff, W. N.**, *Anpassung der Verdauungsorgane an die Eigenschaften der ihre Tätigkeit anregenden Reize. Ztschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre, Bd. 1 (1907), p. 129: Zusammenfassung der Versuche Pawlows und seiner Schüler.*

79. — *Die Lipase des Darmsaftes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 50 (1907), p. 394.*

80. **Bouchardat** et **Sandras, A.**, *Des fonctions du pancréas etc., Paris 1846, p. 147.*

81. **Bos, P. E.**, *Experimentelle Untersuchungen über Speichel und Speichelsekretion. Diss. Amsterdam, 1906, 62 p.*

82. **Boycott, A. E.**, und **Damant, G. C. C.**, *Im Verdauungskanal von Ziegen erzeugte Mengen CH_4, H_2 und CO_2. Journ. of Physiol., Vol. 36 (1901), p. 283; zit. nach Chem. Cbl., Bd. 1 (1908), p. 967.*

83. — *Dasselbe. Maly, Jahrg. 36 (1906), p. 390—392.*

84. **Braitmaier, H.**, *Ein Beitrag zur Physiologie und Histologie der Verdauungsorgane bei Vögeln. Inaug.-Diss. Tübingen, 1904.*

84a. **Brand, E.**, *Die Chylusresorption in der Dünndarmschleimhaut. Biol. Ctbl., Bd. 4 (1884).*

85. **Brandes, G.**, *Ueber den vermeintlichen Einfluß veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896), p. 825.*

85a. **Bräuler, R.,** *Der Einfluß verschiedener Labmengen etc. Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 544.*

86. **Braun, C. W.,** *Muskulatur der Zunge bei Leporinen und Myrmecophagen, Marburg 1864.*

87. **Braus, H.,** *Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Wirbeltiere. Jen. Denkschr., Bd. 5, Jena (G. Fischer) 1896.*

88. **Bronn, H. G.,** *Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 6 Bände. Abt. 1: Fische (Sagemehl), unvoll.; Abt. 2: Amphibien (Hoffmann), 1878; Abt. 3: Reptilien (Hoffmann), 1890; Abt. 4: Vögel (Gadow, Selenka), 1869—91; Abt. 5: Mammalia (Goebel).*

89. **Brown, H. T.,** *On the search for a cellulose dissolving enzyme in the digestive tract of certain grain-feeding animals. Proceed. of the Chem. Soc., 1892, No. 107, p. 30.*

90. **Brücke, E.,** *Ueber die Zunge der Chamäleonen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 8 (1852).*

90a. — *Ueber ein in der Darmschleimhaut aufgefundenes Muskelsystem. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., 1851.*

91. **v. Brücke, E. Th.,** *Die Ergebnisse neuerer Untersuchungen über das Trypsin. Schmidts Jahrb. d. ges. Med., Bd. 291.*

92. **Brugnatelli, A.,** *Versuch einer chemischen Zerlegung der Magensäfte. Crells Ann., 1786, Bd. 1, p. 69; Bd. 2, p. 230.*

93. **Brugnone, A.,** *Essai anatomique et physiologique sur la digestion dans les oiseaux. Mém. de l'Acad. Imp. de Sc. etc. de Turin; Sc. physiques et math., T. 3 (1809), p. 306.*

94. **Brümmer, J.,** *Anatomische und histologische Untersuchungen über den zusammengesetzten Magen verschiedener Säugetiere. D. Ztschr. f. Tiermed., Bd. 2 (1876), p. 299.*

95. — *Ueber Futterzubereitung und Futterzeiten. Mitteil. d. Oekon. Ges. im Königr. Sachsen, Bd. 6 (1892/93).*

96. **Bruno, G. G.,** *Die Galle als wichtiges Agens bei der Verdauung. Arch. d. Sc. biol., T. 7 (1899), No. 1 u. 2.*

96a. **Bujard, E.,** *Étude des types appendiciels de la muqueuse intestinale en rapport avec les régimes alimentaires. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 26 (1909), p. 1.*

97. **Bunch, S. L.,** *Die Volumenveränderungen, welche die Tätigkeit der Submaxillardrüsen begleiten. Journ. of Physiol., Vol. 12 (1900), p. 25.*

98. **Bundle, A.,** *Ciliate Infusorien im Coecum des Pferdes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 60 (1895), p. 284.*

98a. **Camus, L.,** *et* **Gley, E.,** *Sur la sécrétion pancréatique active. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 54 (1902), p. 895.*

99. **Cannon, W. B.,** *The movements of the stomac etc. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1898), p. 359.*

100. — *The movements of the intestines, studied by means of the Röntgen rays. Ibid. Vol. 6 (1902), p. 251, und Bd. 12 (1904), p. 387.*

101. — *The acid control of the pylorus. Ibid. Vol. 20 (1908), p. 283.*

102. — *The passage of different food stuffs from the stomach and through the small intestine. Ibid. Vol. 12 (1904), p. 387.*

103. — *The acid closure of the cardia. Ibid. Vol. 23 (1908), p. 105.*

104. — *Recent advances in the Physiology of the digestive organs bearing on Medicine and Surgery. Amer. Journ. of the med. Sc., 1906, April.*

105. — *and* **Day, E.,** *Salivary digestion in the stomach. Amer. Journ. of Physiol., 1903, p. 396.*

106. — *and* **Moser,** *The movement of the food in the oesophagus. Ibid. Vol. 1 (1898), p. 435.*

106a. **Carlier, A.,** *Changes that occur in some cells of the Newts stomach during digestion. La Cellule, T. 16 (1899), p. 405.*

107. **Carminati, A.,** *Untersuchungen über die Natur und den verschiedenen Gebrauch des Magensaftes, Wien 1785.*

108. **Carnot, P.,** *Ueber ein oxydierendes Ferment des Speichels und einiger anderer Sekrete. Soc. Biol., Vol. 48 (1896), p. 552—555.*

109. **Carus, C. G.,** *Lehrb. d. vergl. Zootomie, 2. Aufl., Leipzig (F. Fleischer) 1834.*

110. **Cattaneo, G.,** *Istologia e sviluppo del apparato gastrico degli uccelli. Atti della Soc. ital. di Sc. nat., Vol. 27 (1884), p. 90.*

111. **Cattaneo, G.,** *Sulla struttura e formazione dello strato cuticulare (corneo) del ventricolo muscolare degli uccelli. Boll. scient., Pavia, Vol. 7 (1885), p. 87.*

112. — *Sullo stomaco del Globiocephalus Svineval e sulla digestione gastrica nei Delfinidi. Atti Soc. ligust. Sc. nat., Vol. 5 (1894).*

113. **Cavazzani, E.,** *Sur le pouvoir saccharifiant du sérum du sang. Arch. ital. de Biol., T. 20, p. 241.*

114. **Cazin, M.,** *Développement de la couche cornée du gésier du poulet et des glandes qui la sécrètent. Compt. rend., T. 101 (1885), p. 1282.*

115. — *Recherches sur la structure de l'estomac des oiseaux. Ibid. T. 102 (1886), p. 1031.*

116. — *Glandes gastriques à mucus et à ferment chez les oiseaux. Ibid. T. 104 (1887), p. 590.*

117. — *Recherches antomiques, histologiques et embryologiques sur l'appareil gastrique des oiseaux. Ann. de Sc. nat., Zool., (sér. 7) T. 4 (1888), p. 177.*

118. **Cerny, C.,** und **Latschenberger,** *Untersuchungen über Verdauung und Resorption im Dickdarm des Menschen. Virchows Arch., Bd. 59, p. 161.*

118a. **Chauveau** et **Toussaint,** *Le mécanisme de la rumination. Arch. de Physiol. norm. et pathol., 1875, p. 141.*

119. **Charbonel-Salle** et **Phisalix,** *Sécrétion lactée du jabot des pigeons en incubation. Compt. rend. Acad. Paris, T. 103 (1886).*

120. **Chigin, P. P.,** *Die sekretorische Arbeit des Magens des Hundes. Arch. de Sc. biol., T. 3 (1894).*

121. **Chissin Chaim,** *Ueber die Oeffnungsbewegung des Unterkiefers und die Beteiligung der äußeren Pterygoidmuskeln. Inaug.-Diss. Bern, 1906.*

122. **Chittenden, R. H.,** und **Ely, J. S.,** *Einfluß von Peptonen und ähnlichen Stoffen auf die diastatische Wirkung des Speichels. Amer. chem. Journ., Vol. 3 (1881), No. 5.*

123. — und **Grieswald, W. L.,** *Ueber die diastatische Wirkung des Speichels. Ibid.*

123a. — und **Hart,** *Elastin und Elastosen. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 7 (1889), p. 368.*

124. — und **Martin, W. E.,** *Einfluß der Temperatur auf die relative Wirkung des Speichels. Trans. Connect. Acad., Vol. 7; Maly, Jahrg. 16 (1886), p. 263—264.*

125. — und **Painter, H. M.,** *Einfluß gewisser therapeutischer und toxischer Mittel auf die amylolytische Wirkung des Speichels. Trans. Connect. Acad., Vol. 7; Maly, Jahrg. 15 (1885), p. 259—263.*

126. **Cholodkowsky, N.,** *Zur Kenntnis der Speicheldrüsen der Vögel. Zool. Anz., Jahrg. 15 (1892), p. 250.*

127. — *Zur Kenntnis der Speicheldrüsen der Vögel. Rev. de Sc. nat. St. Pétersbourg, T. 3 (1893), p. 201.*

127a. **Ciaccio, A.,** *Sur l'entérokinase. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 60, p. 676.*

128. **Clado, E.,** *Appendice coecal. Compt. rend. Soc. de Biol., (sér. 9) T. 4 (1892), p. 133.*

129. **Cloetta, M.,** *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogeldarmes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 41 (1893), p. 88.*

130. **Cohnheim, O.,** *Die Umwandlung von Eiweiß durch die Darmwand. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 33 (1901), p. 451.*

131. — *Ueber die Dünndarmresorption. Ztschr. f. Biol., Bd. 36, N. F. Bd. 18 (1897), p. 152.*

132. — *Ueber die Resorption im Dünndarm und der Bauchhöhle. Habilit.-Schrift Heidelberg, 1898, und Ztschr. f. Biol., Bd. 37 (1898), p. 443.*

133. — *Versuche am überlebenden Darm. Ztschr. f. Biol., Bd. 38, N. F. Bd. 20 (1899), p. 419.*

134. — *Die Spaltung des Nahrungseiweißes im Darm. I. Zeitschr. f. phys. Chem., Bd. 49 (1906), p. 64.*

135. — *Dasselbe. II. Ibid. Bd. 51 (1907), p. 417.*

136. — *Die Physiologie der Verdauung und Ernährung, Wien (Urban & Schwarzenberg) 1908.*

137. — *Ztschr. f. Biol., Bd. 33 (1896), p. 489.*

138. — *Versuche über Eiweißresorption. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 59 (1909), p. 239.*

139. — *Beobachtungen über Magenverdauung. Münchener med. Wochenschr., 1907, No. 52.*

140. — *Zur Technik der Duodenalfisteln. Ztschr. f. biol. Technik u. Methodik, Bd. 1 (1909), p. 268.*

141. — und **Baumstark, R.,** *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 65 (1910), p. 483.*

142. — und **Best, Fr.,** *Ueber Bewegungsreflexe des Magendarmkanals. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 69 (1910), p. 113.*

143. — — *Ueber die Verweilungsdauer von Flüssigkeiten im Magen. Ibid. p. 117.*

143a. ***Cohnheim, O.,*** *und* ***Krüger, H.,*** *Ztschr. f. Biol., Bd. 40 (1900), p. 95.*
143b. — *und* ***Makita, F.,*** *Zur Frage der Eiweißresorption. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 61 (1909), p. 189.*
144. — *und* ***Soetbeer, F.,*** *Die Magensaftsekretion des Neugeborenen. Ibid. Bd. 37 (1903), p. 468.*
145. ***Colin, G.,*** *De la comparaison de l'estomac et de l'intestin dans nos espèces domestiques. Recueil de Méd. vétér. pratique, Paris, (3) T. 6 (1849).*
146. — *Traité de physiol. comp. des animaux domestiques, Paris, 2me éd., T. 1 (1871).*
146a. — *Expériences sur la sécrétion pancréatique des grands ruminants. Compt. rend., T. 32 (1851).*
147. ***Connstein, W.,*** *Ueber fermentative Fettspaltung. Ref. in Ergebn. d. Physiol. Asher-Spiro, Bd. 3, 1 (1904).*
148. ***Contejean, Ch.,*** *Sur la digestion stomacale de la grenouille. Compt. rend. Acad. Paris, T. 112 (1891), p. 954.*
149. — *Sur les fonctions des cellules des glandes gastriques. Travaux du Labor. de Chauveau. Arch. de Physiol. norm. et pathol., Année 24, (sér. 5) T. 4 (1892), p. 554.*
150. ***Cordier, J. A.,*** *Observations anatomiques sur la gouttière dite oesophagienne de l'estomac de quelques mammifères. Bull. de la Soc. philomat. Paris, (sér. 8) T. 5 (1892/93), p. 59.*
151. — *Observations sur la vascularisation stomacale chez les ruminants et sur une fonction probable des papilles du rumen et des cloisons cellulaires du réseau. Ibid. p. 31.*
152. — *Observations d'anatomie comparée sur l'estomac des Caméliens. Bull. de la Soc. zool. de France, T. 18 (1893), p. 75.*
153. — *Recherches sur l'anatomie comparée de l'estomac des ruminants, Paris, und Ann. de Sc. nat., Zool., (sér. 7) T. 16 (1893), p. 1.*
154. — *Considérations sur l'assimilation des cavités de l'estomac composé des ruminants. Compt. rend. Soc. philomat. de Paris, 1893/94, p. 6.*
155. ***Curschmann, H.,*** *Zur Histologie des Muskelmagens der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 16 (1866) p. 224.*
155a. ***Dastre, A.,*** *et* ***Stassano, E.,*** *Les facteurs de la digestion pancréatique. Arch. internat. de Physiol., T. 1 (1904), p. 86.*
156. ***Deimler, J.,*** *Vergleichende Untersuchungen über die Pylorusdrüsenzone des Magens und die Duodenaldrüsenzone des Darmes der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Zürich, 1904.*
156a. ***Delezenne, C.,*** *Activation du suc pancréatique. Compt. rend. Soc. de Biol. Paris, 1902, 1903 et 1905.*
156b. ***Demjanenko, K.,*** *Das Verhalten des Darmepithels bei verschiedenen funktionellen Zuständen. II. Mitteil. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 153.*
157. ***Dewèvre, E.,*** *Le mécanisme de la projection de la langue chez le Chaméléon. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 31 (1895), p. 343.*
157a. ***Diamare, V.,*** *Studii comp. sulle isole di Langerhans del Pankreas. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 16 (1899), p. 155.*
158. ***Dieminger,*** *Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Mundspeichels in gesunden und pathologischen Verhältnissen. Diss. Würzburg, 1898, 63 p.*
158a. ***Dietze, A.,*** *Einfluß von $Ba(OH)_2$, $Ca(OH)_2$ und $Sr(OH)_2$ auf die tryptische Verdauung. Inaug.-Diss. Leipzig, 1900.*
158b. ***Dobroslawin, A.,*** *Beiträge zur Physiologie des Darmsaftes. Untersuch. a. d. Inst. f. Physiol. u. Histol. in Graz, 1870. Leipzig, Engelmann, 1870.*
158c. ***Dobson, G. E.,*** *On the presence of Peyer's patches in the coecum and colon of certain mammals. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 18 (1884), p. 388.*
158d. ***Donath, Hedwig,*** *Aktivierung und Reaktivierung des Pankreassteapsins. Hofmeisters Beitr., Bd. 10 (1907), p. 390.*
159. ***Doyon, M.,*** *Contribution à l'étude des phénomènes mécaniques de la digestion gastrique chez les oiseaux. Arch. de Physiol. norm. et pathol., Paris, (sér. 5 et 6) Année 26 (1894), p. 869.*
160. ***Drago, A.,*** *Relazione fra le recenti istologiche e fisiologiche sull' apparecchio digerente etc. Rassegna internat. della Med. moderna, Catania, Anno 1 (1900).*
161. ***Du Bois-Reymond, R.,*** *Ueber gestreifte Darmmuskulatur, insbesondere der Schleie. Inaug.-Diss. Berlin, 1889.*
162. — *Ueber die gestreiften Muskeln im Darm der Schleie. Engelmanns Arch., 1890, p. 176.*

163. ***Ducceschi, V.***, *Sulle funzioni motrici dello stomaco. Arch. per le Sc. mediche, Vol. 21 (1897), p. 121.*
164. ***Dugès, A.***, *Recherches anatomiques et physiologiques sur la déglutition dans les reptiles. Ann. de Sc. nat., T. 12 (1827), p. 337.*
165. ***Dupouy, R.***, *Ueber das Oxyferment des Speichels. Journ. Pharm. Chém., (6) T. 8 (1898), p. 551—553.*
166. ***Duvernoy, G. L.***, *De la langue considérée comme organe de préhension des alimens etc. Mém. Soc. d. Hist. nat. de Strasbourg, T. 1 (1830), p. 5.*
167. ***Dyar, H. G.***, *and* ***Keith, S. C.***, *Notes on the normal intestinal bacilli of the horse etc. Techn. Quarterly, Vol. 2, No. 3, zit. nach Ctbl. f. Bakt., Bd. 14 (1894), p. 838.*
168. ***Eberle, E.***, *Physiologie der Verdauung nach Versuchen auf natürlichem und künstlichem Wege, Würzburg 1834.*
169. ***Eberlein, R.***, *Ueber die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 49 (1895), p. 233.*
170. ***Eberth, J.***, *Neue Untersuchungen über Flimmerepithel im Vogeldarm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 11 (1862), p. 95.*
171. ***v. Ebner, V.***, *Köllikers Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., III (Verdauungsorgane), Leipzig 1899.*
172. ***Ebstein, W.***, *Beiträge zur Lehre vom Bau und den physiologischen Funktionen der sogenannten Magenschleimdrüsen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 6 (1870), p. 515.*
173. — *und* ***Grützner, P.***, *Ueber den Ort der Pepsinbildung im Magen. Pflügers Arch., Bd. 6 (1872), p. 1.*
174. — — *Kritisches und Experimentelles über die Pylorusdrüsen. Ibid. Bd. 8 (1874), p. 617.*
175. — — *Ueber Pepsinbildung im Magen. Ibid.*
176. ***Eckhard, C.***, *Noch einmal die Parotis des Schafes. Cbl. f. Physiol., 1893, No. 12.*
177. ***Edelmann, J.***, *Vergleichend-anatomische und physiologische Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Cardialdrüsenregion bei Säugetieren). D. Ztschr. f. Tiermed., Bd. 15 (1889), p. 165, und Inaug.-Diss. Rostock.*
178. ***Edinger, A.***, *Ueber die Bedeutung der Rhodanverbindungen für den tierischen und menschlichen Organismus. D. med. Wochenschr., 1903, No. 29, p. 515—518.*
179. ***Edinger, L.***, *Notiz betreffend den Magen von Tropidonotus natrix. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 17 (1879), p. 212.*
180. — *Ueber die Reaktion der lebenden Magenschleimhaut. Pflügers Arch., Bd. 29 (1882), p. 247.*
181. ***Ellenberger, W.***, *Die Magenverdauung des Schweines. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 12 (1886), p. 126.*
182. — *Der Zuckergehalt des Magendarminhaltes bei Ernährung mit stärkemehlhaltigen Nahrungsmitteln. Pflügers Arch., Bd. 41 (1887), p. 484.*
183. — *Die Darmverdauung und die Resorption im Darm des Schweines. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 14 (1888), p. 127.*
184. — *Ueber die Verdauung der Kartoffelstärke resp. der Kartoffeln bei Schweinen. D. Ztschr. f. Tiermed., Bd. 14 (1887), p. 317.*
185. — *Ein weiterer Beitrag zur Frage der Amylolyse im Magen. Ber. üb. d. Veterinärwesen im Königr. Sachsen, 1890, p. 143.*
185a. — *Ueber die eosinophilen Körnchenzellen der Darmschleimhaut. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 11 (1885), p. 269.*
186. — *Ueber die Verdauung von Fleisch bei Schweinen. Du Bois' Arch., 1890, p. 280.*
187. — *Ein Beitrag zur Verdauungslehre. Fortschr. d. Med., Bd. 4, No. 21.*
188. — *Ueber die Verdauung des Schweines. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1889, p. 138.*
189. — *Ueber den Aufenthalt der aufgenommenen Nahrung im Darm des Schweines etc. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 12 (1886), p. 271.*
190. — *Das Vorkommen eines proteolytischen und anderer Fermente im Hafer und deren Einwirkung auf die Verdauungsvorgänge. Ibid. Bd. 14 (1888), p. 182.*
191. — *Die Verdauung der Haussäugetiere. Landw. Jahrb., Bd. 16 (1885), p. 201.*
192. — *Der Magensaft und die Histologie der Magenschleimhaut der Schweine. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 11 (1885), p. 249.*
193. — *Die physiologische Bedeutung des Blinddarmes der Pferde. Ibid. Bd. 5 (1879), p. 434.*
194. — *Ueber die den deutschen Militärpferden zu gewährende Haferration. Veröffentl. d. Inspektion d. Militärveterinärwesens, 1. Quartal 1887, p. 30.*

195. **Ellenberger, W.**, *Der Pilocarpinspeichel des Pferdes. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 8 (1882), p. 233.*
196. — *Die Funktion der Speicheldrüsen der Haussäugetiere. Ibid. Bd. 11 (1885), p. 41.*
197. — *Die verdauenden Eigenschaften der Galle unserer Haustiere. Ibid. Bd. 10 (1884), p. 393.*
198. — *Ueber die Verdauungssäfte und die Verdauung des Pferdes. Die Eigenschaften und Wirkungen des Pankreassaftes und der mikroskopische Bau des Pankreas des Pferdes. Ibid. Bd. 7—12 (1881—1886), p. 141.*
199. — *Handb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, Bd. 1 (1890).*
200. — *Zum Mechanismus der Magenverdauung. Pflügers Arch., Bd. 114 (1906), p. 93.*
201. — *Beiträge zu rFrage des Vorkommens, der anatomischen Verhältnisse und der physiologischen Bedeutung des Coecums, des Processus vermiformis etc. Engelmanns Arch., 1906, p. 139.*
202. — *Ueber die Natur und die Herkunft des bei der Magenverdauung wirksamen amylolytischen Fermentes. Arch f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 13 (1887), p. 188.*
203. — *Zur Anatomie und Physiologie des dritten Magens der Wiederkäuer. Ibid. Bd. 7 (1880), p. 17.*
204. — *Ein Beitrag zur Lehre von der Lage und Funktion der Schlundrinne der Wiederkäuer. Ibid. Bd. 21 (1895), p. 1.*
205. — *Vergleichende Histologie der Haussäugetiere, Berlin (P. Parey) 1887.*
206. — *Ein Beitrag zur Frage der Ausscheidung von Salzen durch die Speicheldrüsen. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 22 (1896), p. 79—92.*
207. — *Ueber die Beeinflussung der Verdauung und die Ausnutzung der vegetativen Nahrungsmittel durch die in den Pflanzen vorkommenden Enzyme. Skandin. Arch. f. Phys., Bd. 18 (1906), p. 306.*
208. — *und* **Baum, A.**, *Vergleichende Anatomie der Haustiere, 11. Aufl., 1906.*
209. — *und* **Hofmeister, W.**, *Ueber die Verdauungssäfte und die Verdauung des Pferdes. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 7, p. 265, u. Bd. 8, 9 u. 10 (1881—1884).*
210. — — *Die Unterschiede zwischen dem sogenannten Vormagen und dem eigentlichen Magen des Pferdes. Königl. Sächs. Veterinärber., 1885, p. 36.*
211. — — *Die histologische Einrichtung der Speicheldrüsen der Pferde. Ibid. 1881, Dresden 1882, p. 139.*
212. — — *Die Verbreitung des saccharifizierenden Fermentes im Pferdekörper. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 8 (1882), p. 91.*
213. — — *Ueber die Verdauung der Stärke bei Hunden. Arch. f. (Anat. u.) Phys., 1891, p. 212.*
214. — — *Ueber die N-haltigen Bestandteile dos Darminhaltes, die aus dem Tierkörper stammen. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 14 (1888), p. 39.*
215. — — *Ueber den N-Gehalt der Verdauungssäfte bei N-freier Nahrung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 11, p. 497.*
216. — — *Beiträge zur Erforschung der Verdauungsvorgänge der wiederkauenden Haustiere. Ber. üb. d. Veterinärwesen im K8nigr. Sachsen, 1885.*
217. — — *Ueber die Verdauungssäfte und Verdauung des Pferdes. I. u. II. Speichel und Speicheldrüsen. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 7 (1882), p. 265 u. 433.*
218. — — *Die Säureverhältnisse im Magensaft des Hundes bei Ernährung mit stärkehaltigen Nahrungsmitteln. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1891, p. 225.*
219. — — *Der Darmsaft. Ber. üb. d. Veterinärwesen im Königr. Sachsen f. d. J. 1884, Dresden 1885, p. 131.*
220. — *und* **Scheunert**, *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere, Berlin (Parey) 1910.*

221. **Elliot, O. R.**, *and* **Barclay-Smith, E.**, *Antiperistaltic and other muscular activities of the colon. Journ. of Physiol., Vol. 31 (1904), p. 272.*
221aa. **Engel, H.**, *Ueber das Zeit- und Fermentgesetz des Pankreassteapsins. Hofmeisters Beitr., Bd. 7 (1905), p. 77.*
221a. **Erdély, A.**, *Untersuchungen über die Eigenschaften und die Entstehung der Lymphe. V. Ueber die Beziehungen zwischen Bau und Funktion des lymphatischen Apparates des Darmes. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1905), p. 119.*
222. **Ernst, C.**, *Ueber die Fäulnis der Galle und deren Einfluß auf die Darmfäulnis. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 16 (1842), p. 205.*
222a. **Euler, H.**, *Allgemeine Chemie der Enzyme, Wiesbaden, Bergmann, 1910.*
222b. **Ewald, A.**, *und* **Kühne, W.**, *Die Verdauung als histologische Methode. Verhandl. d. Nat.-med. Vereines zu Heidelberg, Bd. 1 (1877), p. 451.*
222c. — *Zur Histologie und Chemie der elastischen Fasern und des Bindegewebes. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 8 (1890), p. 1.*

222d. ***Exner, Alfred,*** *Wie schützt sich der Verdauungstrakt vor Verletzungen? Pflügers Arch., Bd. 89 (1902), p. 253.*

223. ***Fick, A.,*** *Ueber das Magenferment kaltblütiger Tiere. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 4 (1873), p. 120.*

224. ***de Filippi, A.,*** *Untersuchungen über den Stoffwechsel des Hundes nach Magenexstirpation und über Resektion eines größeren Teiles des Dickdarmes. D. med. Wochenschr., 1894, No. 40.*

225. ***Fischer, E.,*** *und* ***Abderhalden, F.,*** *Ueber die Verdauung einiger Eiweißkörper durch Pankreasfermente. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 39 (1903), p. 81.*

225a. *— und* ***Niebel,*** *Ueber das Verhalten der Polysaccharide gegen einige tierische Sekrete und Organe. Sitz.-ber. d. Berliner Akad., Bd. 5 (1896), p. 73.*

226. *— — Ueber das Verhalten verschiedener Polypeptide gegen Pankreassaft und Magensaft. Ibid. Bd. 46 (1905), p. 52.*

227. *— — Ueber die Verdauung des Kaseïns durch Pepsinsalzsäure und Pankreasferment. Ibid. Bd. 40 (1903/04), p. 215.*

227a. ***Flaum, M.,*** *Einfluß niederer Temperatur auf die Funktionen des Magens. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 10 (1891), p. 433.*

227b. ***Flemming, W.,*** *Studien über Regeneration der Gewebe. I. Die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und verwandten Organen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 24 (1885), p. 50.*

228. ***Flower, W. H.,*** *On the structure of the gizzard of the Nicobar Pigeon and other granivorous birds. Proceed. of the Zool. Soc. London, 1860, p. 330.*

228a. *— Lectures on the comparative anatomy of the mammalia. The med. Times and Gazette, Vol. 1 u. 2 (1872).*

229. ***Foà, C.,*** *Untersuchungen über den Mechanismus der Rumination. Pflügers Arch., Bd. 33 (1910), p. 171.*

230. ***Folin, O.,*** *Zur Kenntnis des sogenannten tierischen Gummi. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 23 (1897), p. 347—362.*

231. ***Forbes, W. A.,*** *Contributions to the anatomy of Passerine-Birds. Part I. On the structure of th- stomach in certain genera of Tanagers. Proceed. of the Zool. Soc. of London, 1880, p. 143.*

232. ***Forster, E.,*** *Zur Lehre von der Verdauung bei den Vögeln. D. Ztschr. f. Tiermed. u. vergl. Pathol., Bd. 3 (1876), p. 90.*

233. ***Fränkel, S.,*** *Beiträge zur Physiologie der Magendrüsen. Pflügers Arch., Bd. 48 (1891), p. 63.*

234. *— Bemerkungen zur Physiologie der Magenschleimhaut der Batrachier. Ibid. Bd. 50 (1891), p. 293.*

235. ***Frey, E.,*** *Ueber Dünndarmresorption. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 509.*

236. ***Frick, E.,*** *Ueber die verdauenden Eigenschaften des Darmsaftes der Haussäugetiere. Arch. f. Tierheilk., Bd. 9 (1883), p. 148.*

237. ***Friedenthal, H.,*** *Beiträge zur Kenntnis der Fermente. Engelmanns Arch., 1900, p. 181.*

238. *— Ueber Amylaceenverdauung im Magen. Ibid. 1899, p. 383.*

239. *— und* ***Miyamota, S.,*** *Ueber die chemische Natur des Pepsins. Ctbl. f. Physiol., Bd. 15 (1902), p. 785.*

240. ***Friedinger, W.,*** *Welche Zellen in den Pepsindrüsen enthalten das Pepsin? Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 2, Bd. 64 (1871), p. 325.*

241. ***Friedländer, G.,*** *Ueber die Resorption gelöster Eiweißstoffe im Dünndarm. Ztschr. f. Biol., Bd. 33, N. F. Bd. 15, p. 264.*

241a. ***Fröhlich, E.,*** *Untersuchungen der Uebergangszonen ... etc. der Magenschleimhaut der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Leipzig, 1907.*

241b. ***Fromme, A.,*** *Ueber das fettspaltende Ferment der Magenschleimhaut. Hofmeisters Beitr., Bd. 7 (1905), p. 51.*

241c. ***Fuld, E.,*** *Ueber Milchgerinnung durch Lab. Ergebn. d. Physiol., Bd. 1, 1, p. 472.*

241d. ***v. Fürth, O.,*** *und* ***Schütz, J.,*** *Ueber den Einfluß der Galle auf die fett- und eiweißspaltenden Fermente des Pankreas. Hofmeisters Beitr., Bd. 9 (1907), p. 28.*

242. ***Gadow, H.,*** *Versuch einer vergleichenden Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 13 [N. F. Bd. 6] (1879), p. 92 u. 339.*

243. ***Gadow, J.,*** *und* ***Selenka, E.,*** *Vögel in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreiches, Bd. 6, Abt. 4 (1891).*

243a. ***Galeotti, Gino,*** *Ueber Granulationen in den Zellen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 12 (1895), p. 440.*

244. ***Gamgee, A.,*** *Die physiologische Chemie der Verdauung. Deutsche Ausgabe von L. Asher und H. R. Beyer, Wien (F. Deuticke) 1897.*

245. **Garrod, A. H.,** *On the mechanism of the gizzard in Birds. Proceed. of the Zool. Soc. London, 1872, p. 375.*
246. — *Note on the gizzard and other organs of Carpophaga latrans. Ibid. 1878, p. 679.*
247. — *Notes on the visceral anatomy and osteology of the Ruminants etc. Ibid. 1877, p. 2—18.*
248. **Gaupp, E.,** *Anatomie des Frosches, Bd. 1—3, Braunschweig (Vieweg & Sohn) 1904.*
249. **Gerhardt, D.,** *Ueber Darmfäulnis. (Sammelref.) Ergebn. d. Physiol., III. Biochem., 1904.*
250. **Giacomini, E.,** *Sulle glandule salivari degli uccelli. (Ricerche anat.-embriolog.) Monit. zool. ital., Siena, Anno 1 (1390), No. 8—10.*
250a. **Gianelli** e **Giacomini, J.,** *Ricerche istologiche sul tubo digerente dei Rettili. R. Accad. d. Fisiocrit. in Siena, 1896.*
251. **de Giaxa,** *De la quantité des bactéries du contenu du tube entérique des quelques animaux. Arch. ital. de Biol., 1889, p. 229.*
252. **Gilbert, A.,** et **Herscher, M.,** *Recherches sur la stéréobiline (urobiline fécale). Soc. Biol., T. 63 (1907), p. 597, zit. nach Biochem. Ctbl., Bd. 7 (1908), p. 132.*
253. — und **Lyon,** *Beiträge zum Studium der Darmbakterien. Soc. Biol., T. 45 (1893), p. 55.*
254. **Glaessner, K.,** *Ueber die Vorstufen der Magenfermente. Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol., Bd. 1 (1902), p. 1.*
255. — *Ueber die örtliche Verbreitung der Profermente in der Magenschleimhaut. Ibid. p. 24.*
256. — *Zur Eiweißverdauung im Darm. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 52 (1904), p. 361.*
256a. **Gmelin, W.,** *Untersuchungen über die Magenverdauung neugeborener Hunde. Pflügers Arch., Bd. 90 (1902), p. 591; Bd. 103 (1904), p. 618.*
257. **Goldschmidt, E.,** *Zur Frage: Ist im Parotidenspeichel ein Ferment vorgebildet vorhanden oder nicht? Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 10 (1886), p. 273.*
258. — *Enthält die Luft lebende, auf Stärke verzuckernd wirkende Fermente? Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 10 (1886), p. 299.*
259. — *Die Magenverdauung des Pferdes. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 10 (1886), p. 361.*
260. **Golgi, C.,** *Sur la fine organisation des glandes peptiques des mammifères. Arch. ital. de Biol., Turin, T. 19 (1893), p. 448.*
261. **Gottlieb,** *Zur Physiologie und Pharmakologie der Pankreassekretion. Verhandl. d. Nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. 5 (1893).*
262. **Gottschalk, A.,** *Ueber die Sekretion der Parotis des Pferdes. Inaug.-Diss. Zürich, 1910.*
262a. **Green-Windisch,** *Die Enzyme, Berlin, Parey, 1901.*
263. **Greenwood, M.,** *Observations of the gastric glands of the pig. Journ. of Physiol., Vol. 5 (1885), p. 195.*
264. **Grimmer, W.,** *Ein Beitrag zur Kenntnis der Verdauung unter besonderer Berücksichtigung der Eiweißverdauung. Biochem. Ztschr., Bd. 2 (1906), p. 118.*
265. — *Zur Kenntnis der Eiweißverdauung. Ibid. Bd. 3 (1907), p. 389.*
266. — *Zur Kenntnis der Wirkung der proteolytischen Enzyme in den Nahrungsmitteln. Ibid. Bd. 4 (1907), p. 80.*
267. **Grober, J.,** *Das Schicksal der eiweißlösenden Fermente im Darm. Arch. f. klin. Med., Bd. 83 (1905), p. 309.*
268. **Grosser, P.,** *Untersuchungen über den Magensaft der Wiederkäuer. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), p. 265.*
269. **Gruby** et **Delafond,** *Recherches sur des animalcules se développant dans l'éstomac et dans les intestins. Rec. de Méd. vétér. pratique, T. 20 (1843), p. 859.*
270. **Grützner, P.,** *Ueber die Bewegung des Darminhaltes. Pflügers Arch., Bd. 71 (1898), p. 492.*
271. — *Notizen über einige ungeformte Fermente des Säugetierorganismus. Ibid. Bd. 12 (1876), p. 285.*
272. — *Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten. Ibid. Bd. 16 (1878), p. 105.*
273. — *Dasselbe (Forts.). Ibid. Bd. 20 (1879), p. 395.*
274. — *Neue Untersuchungen über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins, Breslau 1875.*
275. — *Ueber Bildung und Ausscheidung von Fermenten. Pflügers Arch., Bd. 20 (1879), p. 395.*
276. — *Zur Physiologie der Darmbewegung. D. med. Wochenschr., 1894, p. 897.*
277. — *Ein Beitrag zum Mechanismus der Magenverdauung. Pflügers Arch., Bd. 106 (1905), p. 463.*
278. — und **Ebstein,** *Ueber Pepsinbildung im Magen. Ibid. Bd. 8 (1874), p. 122, 617.*

279. **Grützner, P.,** und **Swiecicki, H.,** *Bemerkungen über die Physiologie der Verdauung bei den Batrachiern. Pflügers Arch., Bd. 49 (1891), p. 638.*
279a. — *Ueber die Einwirkung verschiedener chemischer Stoffe auf die Tätigkeit des diastatischen Pankreasfermentes. Ibid. Bd. 91 (1902), p. 195.*
279b. **Gumilewski, J.,** *Ueber Resorption im Dünndarm. Pflügers Arch., Bd. 39 (1886), p. 563.*
280. **Günther, A.,** *Untersuchungen über die im Magen unserer Hauswiederkäuer vorkommenden Wimperinfusorien. Inaug.-Diss. Marburg, 1899.*
281. **Gurlt, A.,** *Anatomie der Hausvögel, Berlin 1849.*
282. **Haane-Gunnar,** *Ueber die Cardiadrüsen und die Cardiadrüsenregion der Haussäugetiere. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1905, p. 13.*
283. **Haberlandt, L.,** *Zur Existenz eines diastatischen Leukocytenfermentes. Pflügers Arch., Bd. 132 (1910), p. 175.*
284. **Hamburger, K.,** *Beiträge zur Kenntnis der Zellen in den Magendrüsen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 34 (1889), p. 225.*
284a. — *Vergleichende Untersuchungen über die Einwirkung des Speichels, des Pankreas und Darmsaftes etc. Pflügers Arch., Bd. 60 (1895), p. 543.*
284aa. — *et* **Hekma,** *Sur le suc intestinale de l'homme. Journ. Physiol. pathol., T. 4 (1902), p. 805.*
284b. **Hamill, J.,** *On the ident. of trypsinogen and cut. resp. in vertebrates. Journ. of Phys., Vol. 33 (1906), p. 476.*
285. **Hammarsten, O.,** *Zur Kenntnis des Kaseïns und der Wirkung des Labfermentes, Upsala 1877.*
286. — *Ueber das Mucin der Submaxillarisdrüse. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 12 (1887), p. 163.*
287. — *Zur Frage nach der Identität der Pepsin- und Chymosinwirkung. Ibid. Bd. 56 (1908), p. 18.*
288. — *Vergleichende Untersuchungen über Pepsin- und Chymosinwirkung bei Hund und Kalb. Ibid. Bd. 68 (1910), p. 119.*
289. — *Untersuchungen über die Gallen einiger Polartiere. Ibid. Bd. 43 (1904), p. 109; Bd. 68 (1910).*
289a. **Hartig, R.,** *Vergleichende Untersuchungen über die Lippen- und Backendrüsen der Haussäugetiere und Affen. Inaug.-Diss. Zürich, 1907.*
290. **Hasse, C.,** *Beiträge zur Histologie des Vogelmagens. Ztschr. f. rat. Med., Bd. 28 (1866), p. 1.*
291. — *Ueber den Oesophagus der Tauben und das Verhältnis der Sekretion des Kropfes zur Milchsekretion. Ibid. 3. Reihe, Bd. 23 (1865), p. 101.*
292. — *und* **Strecker,** *Der menschliche Magen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1905.*
293. **Hedenius, J.,** *Chemische Untersuchungen der hornartigen Schicht des Muskelmagens der Vögel. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 3 (1892), p. 244.*
293aa. **Hedin, S. G.,** *Ueber Hemmung der tryptischen Verdauung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 52 (1907), p. 412.*
293a. **Heiberg, K. A.,** *Ueber einige Probleme des Pankreas. Cbl. f. d. ges. Physiol. u. Pathol. d. Stoffwechsels, 1908, No. 8.*
294. **Heidenhain, M.,** *Pankreaszellen von Triton taeniatus im Ruhezustande. Verhandl. d. Anat. Ges. 7. Versamml. Göttingen. Anat. Anz., Bd. 8 (1893), Suppl.-Hft., p. 207.*
295. — *Ueber die erste Entstehung der Schleimpfröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. Anat. Anz., Bd. 18 (1900), No. 18 u. 19.*
296. **Heidenhain, Rud.,** *Physiologie der Absonderungsvorgänge. Hermanns Handb., Bd. 5 (1880).*
296a. — *Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflügers Arch., Bd. 43 (1888), Suppl.*
297. **Heile, J.,** *Experimentelle Beobachtungen über die Resorption im Dünn- und Dickdarm. Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Chir. u. Med., Bd. 14 (1905), p. 474.*
297a. **Heine,** *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 21 (1896).*
298. **Heinsheimer, E.,** *D. med. Wochenschr., Bd. 32 (1906), p. 1194.*
298a. **Hekma, E.,** *Ueber die Umwandlung des Trypsinzymogens in Trypsin. Engelmanns Arch. f. Physiol., 1904, p. 343.*
299. **Helm,** *Kropf und Mageninhalt einiger einheimischer Vogelarten. Biol. Ctbl., 1895, p. 295.*
299a. **Hemmeter, J. C.,** *Ueber das Vorkommen von proteolytischen und amylolytischen Fermenten im Inhalt des menschlichen Colons. Pflügers Arch., Bd. 81 (1900), p. 151.*

300. **Henneberg, W.**, *und* **Stohmann, F.**, *Ueber die Bedeutung der Cellulosegärung in der Ernährung der Tiere. Ztschr. f. Biol., Bd. 21 (1885), p. 613.*
300a. — *Beiträge zur rationellen Fütterung der Wiederkäuer, Braunschweig 1860—64.*
301. **Henning, C.**, *Ueber die vergleichende Messung der Darmlänge. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1881, No. 24, p. 433.*
302. **Henriques, V.**, *und* **Hansen, C.**, *Ueber Eiweißsynthese im Tierkörper. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 43 (1904/05), p. 417.*
303. **Henry, Viktor**, *und* **Malloizel, L.**, *Schwankungen der diastatischen Wirksamkeit des Submaxillarspeichels und Beziehung zur Natur des Erregungsmittels. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 331—332.*
303a. **Henry, A.**, *und* **Wollheim, P.**, *Einige Beobachtungen über das Pankreassekret pflanzenfressender Tiere. Pflügers Arch., Bd. 17 (1877), p. 457.*
304. **Herbst, G.**, *Die Unterbindung des Wirsungschen Ganges an Kaninchen. Ztschr. f. rat. Med., N. F. Bd. 3 (1853), p. 389.*
304a. **Heritsch, A.**, *Ueber die zersetzende Einwirkung des pankreatischen Glyzerinauszuges auf Essigsäureäther. Ctbl. f. med. Wiss., 1875, No. 28.*
304b. **Hermann, L.**, *Ein Versuch zur Physiologie des Darmkanales. Pflügers Arch., Bd. 46 (1890), p. 93.*
305. **Hesse, R.**, *und* **Doflein, F.**, *Tierbau und Tierleben. I. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Berlin (Teubner) 1910.*
305a. **Hewlett, A. W.**, *The effect of bile upon estersplitting action of pancreatic juice. John Hopkins Hospital, Bull. 16, No. 166, Jan. 1906.*
306. **Hirschler, A.**, *und* **Terray**, *Darmfäulnis und Fettresorption bei einem Gallenfistelhunde. Ung. Arch. f. Med., 1896, p. 433.*
306a. **Hirschler, J.**, *Ueber den Einfluß der Kohlehydrate und einiger, der Gruppe der Fettsäuren angehörender Substanzen auf die Eiweißfäulnis. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 10 (1886), p. 306.*
307. **Höber, R.**, *Lehrbuch der physikalischen Chemie etc., 1910.*
308. — *Ueber Resorption im Darm. I.—III. Mitteil. Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 246, und Bd. 86 (1901), p. 199.*
309. **v. Hoesslin, H.**, *und* **Lesser, E. J.**, *Ueber die Zersetzung der Cellulose durch den Inhalt des Coecums des Pferdes. Ztschr. f. Biol., Bd. 54, N. F. Bd. 36, p. 47.*
310. **Hoffmann, F. A.**, *Erkennung und Bestimmung der freien HCl im Magensaft. Ctbl. f. klin. Med., 1889, No. 46.*
311. — *Weitere Bemerkungen über HCl im Magensaft. Ibid. 1890, No. 29.*
312. — *Ueber Säurewirkung bei der Pepsinverdauung. Schmidts Jahrb., Bd. 233 (1892), p. 263.*
313. — *Die Bindung der HCl im Magensaft. Ctbl. f. klin. Med., 1891.*
314. **Hofmeister, F.**, *Untersuchungen über Resorption und Assimilation der Nährstoffe. I—III. Arch. f. exper. Pharmakol. u. Pathol., Bd. 19 (1885), Bd. 20 (1886), Bd. 22 (1887).*
315. — *und* **Schütz, E.**, *Ueber die automatischen Bewegungen des Magens. Ibid. Bd. 20 (1886), p. 1.*
316. **Hofmeister, V.**, *Verdaut das Pferd Pflanzenfaser? Landw. Versuchsstat., Bd. 7 (1865), p. 413.*
317. — *Ein Beitrag zur Frage der Nahrungsmittelfermente. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 20 (1894), p. 1.*
318. — *Ueber Celluloseverdauung beim Pferde. Ibid. Bd. 11 (1885), p. 1.*
318a. — *Ueber Celluloseverdauung. Ibid. Bd. 7 (1890), p. 169.*
319. — *Ueber die stickstoffhaltigen Bestandteile des Darminhaltes etc. Ibid. Bd. 14 (1888), p. 39.*
320. — *und* **Lorisch, H.**, *Ueber dia Verdauung und Verwertung der Rohfaser und Cellulose im tierischen und menschlichen Organismus. Ctbl. f. d. ges. Physiol. u. Pathol. d. Stoffw., 1907, Heft 21.*
321. **Hohmeyer, F.**, *Ueber Aenderungen der Fermentmengen im Mageninhalt. Inaug.-Diss. Tübingen, 1901.*
322. **Holdefleiss**, *Die Bedeutung des verdauten Anteiles der Rohfaser für die tierische Ernährung. Cbl. f. Agr. Chem., 1896, p. 372.*
323. **Holmgren, Erik**, *Ueber das Vorkommen eines Mucigens in den Speicheldrüsen. Upsala Läkare-förenings Förhandlingar, N. F. Bd. 2; Maly, Bd. 27 (1897), p. 36—37.*
324. **Holmgrèn, F.**, *Physiologiska undersökninger öfver dufvansmagar. Upsala Läkareförenings Förhandlingar, Upsala 1867.*
325. — *Om Röttätande dafvor. Ibid. 1872.*

326. ***Home, E.***, *Lectures of compar. anatomy, Vol. 1 u. 2, London 1814.*
327. — *On the gizzard of grazing birds. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, 1810.*
328. — *On the different structures and situations of the solvent glands in the digestive organs of birds according to the nature of their food and particular modes of life. Ibid. 1812, p. 394.*
329. ***Home, J.***, *Observations on the structure of the different cavities, which constituts the stomach of the Whale etc. Philos. Transact., 1807.*
330. ***Honigmann, G.***, *Beiträge zur Kenntnis der Aufsaugungs- und Ausscheidungsvorgänge im Darm. Arch. f. Verdauungskrankh., Bd. 2 (1896), p. 296.*
331. ***Hopffe, Anna***, *Ueber das Vorkommen anaërober Fäulniserreger im Magen, besonders im Pansen der Wiederkäuer. Ber. üb. d. Kgl. Tierärztl. Hochschule zu Dresden f. d. J. 1908.*
331a. — *Ueber die Cardiadrüsen des Magens von Schweineföten. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1910, p. 65.*
331b. — *Ueber die Bakterienflora im Verdauungsschlauch des Hamsters. Ctbl. f. Bakt., Abt. 1, Bd. 58 (1911), p. 290.*
332. ***Hoppe-Seyler, F.***, *Ueber die Schicksale der Galle im Darmkanal. Virchows Arch., Bd. 26 (1863), p. 519.*
333. ***Horowitz, M. L.***, *Ueber die Bakterien des Verdauungstraktus beim Hund. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 52 (1901), p. 94.*
334. ***Houssay, F.***, *Variations organiques chez la poule au fonction du régime alimentaire. Compt. rend. Paris, T. 133 (1901), p. 1022.*
335. ***Hunter, J.***, *On a secretion in the crop of breading pigeons for the nourrishment of their young. Observations on certain parts of anim. Oecon., London 1786.*
336. ***Hüttemann, J.***, *Beiträge zur Kenntnis der Bakterienflora im normalen Darmtrakt des Rindes. Inaug.-Diss. Straßburg, 1905.*
337. ***Jäckel, J.***, *Ueber das Ausstoßen der inneren Magenhaut bei den Vögeln. Zool. Garten, 1873, p. 225.*
338. ***Jacoby, M.***, *Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 30 (1900), p. 135 u. 166.*
339. — *Hofmeisters Beitr., Bd. 1 (1901), p. 51.*
340. ***Jakobi, A.***, *Die Aufnahme von Steinen durch Vögel. Arb. a. d. Biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtsch. im Kais. Gesundheitsamte Berlin, 1900; Ref. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902), No. 7.*
341. ***Jansen, B. C. P.***, *Beiträge zur Kenntnis der Enterolipase. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 68 (1910), p. 400.*
341a. ***Jarotzky, A.***, *Veränderungen der Größe und Struktur der Pankreaszellen bei einseitiger Ernährung und beim Hungern. Virchows Arch., Bd. 156 (1899), p. 409.*
341b. ***Ibrahim, J.***, *und* ***Kaumheimer, L.***, *Zur Frage der Pankreaslaktase. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 62 (1909), p. 287.*
342. ***Jobert, J.***, *Recherches pour servir à l'histoire de la digestion chez les oiseaux. Compt. rend. Acad. Paris, T. 77 (1873), p. 133.*
343. ***Joubin, P.***, *Contribution à l'étude du pancréas chez le lapin. Bibliogr. anat., T. 3 (1895), Paris 1896, p. 205.*
344. ***Jungklaus, F.***, *Der Magen der Cetaceen. Inaug.-Diss. Jena, 1897; Jen. Zeitschr., Bd. 32 (1897).*
344a. ***Kadjikoff, J.***, *Ueber Pankreassaft des Ochsen. IX. Pirogoff-Kongreß 1904, B. C. III, p. 847.*
344b. ***Kalaboukoff, E.***, *et* ***Terroine, A.***, *Action du suc pancréatique et des sels biliaires sur l'ovolecithine. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 66 (1909), p. 176.*
345. ***Kanitz, A.***, *Ueber Pankreassteapsin und über die Reaktionsgeschwindigkeit der mittels Enzyme bewirkten Fettspaltung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 46 (1905), p. 482.*
345a. — *Ueber den Einfluß der Hydroxylionen auf die tryptische Verdauung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 37 (1902/03), p. 75.*
345b. ***Kastle, J. H.***, *und* ***Loevenhart, A. S.***, *Ueber Lipase. Amerik. Chem. Journ., Bd. 24 (1900), p. 491.*
346. ***Kathariner, L.***, *Ueber den Verdauungskanal und die „Wirbelzähne" von Dasypeltis scabra. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 11 (1898), p. 501.*
347. — *Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguier. Jen. Ztschr., Bd. 29, N. F. Bd. 22 (1894), p. 247.*
348. ***Katzenellenbogen, M.***, *Der Einfluß der Diffusibilität und der Lipoïdlöslichkeit auf die Geschwindigkeit der Darmresorption. Pflügers Arch., Bd. 114 (1906), p. 522.*

349. **Kaufmann, E.**, *Einfluß von Protoplasmagiften auf die Trypsinverdauung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 39 (1903), p. 434.*

349a. **Kirchheim, J.**, *Ueber die Giftigkeit von Trypsinpräparaten und ihre Wirkung auf lebendes Gewebe. Verhandl. d. 27. Kongr. f. inn. Med., Wiesbaden 1910.*

350. **Klemensiewicz, R.**, *Ueber den Succus pyloricus. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 71, Abt. 3 (1875), p. 249.*

351. **Klinckowström, A.**, *Zur Anatomie der Edentaten. 1. Beitrag zur Anatomie des Magens. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 8 (1895), p. 481.*

352. **Klug, F.**, *Die Darmschleimhaut der Gänse während der Verdauung. Ungar. Arch. f. Med., Bd. 1 (1892), p. 114.*

353. — *Die Belegzellen der Magenschleimhaut bilden außer der Säure auch das Pepsin. Ibid. p. 35.*

353a. — *Die Verdauungsprodukte des Leimes. Ctbl. f. Physiol., Bd. 4 (1891), p. 189.*

354. — *Untersuchungen über Pepsinverdauung. Pflügers Arch., Bd. 60 (1895), p. 43, und Bd. 65 (1897), p. 330.*

355. — *Beiträge zur Kenntnis der Verdauung der Vögel. Hauptber. d. II. internat. Ornithol. Kongr. Budapest 1890.*

356. — *Zur Kenntnis der Verdauung der Vögel, insbesondere der Gänse. Physiol. Ctbl., Bd. 5 (1891), p. 131.*

357. — *und* **Koreck**, *Ueber die Aufgabe der Lieberkühnschen Drüsen im Dickdarm. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1883, p. 463.*

358. **v. Knieriem, E.**, *Ueber die Verwertung der Cellulose im Tierorganismus. Ztschr. f. Biol., Bd. 21 (1885), p. 67.*

359. **Kohlbrugge, J. H. F.**, *Die Autosterilisation des Darmes und die Bedeutung des Coecums. Ctbl. f. Bakt., Bd. 29 (1901), p. 571.*

360. — *Der Darm und seine Bakterien. Sammelref. Ibid. Bd. 30, p. 10 u. 70.*

361. **Kölliker, A.**, *Mikroskopische Anatomie, Bd. 2, Leipzig 1850—54.*

362. **König, J.**, *Die Zellmembran und ihre Bestandteile in chemischer und physiologischer Hinsicht. Landw. Versuchsstat., Bd. 65 (1906), p. 55.*

363. **v. Körösy, Kornel**, *Das Schicksal der Eiweißkörper im tierischen Organismus, Budapest 1909; XVI. Internat. med. Kongr.*

363a. **Korn, A.**, *Ueber Methoden, Pepsin quantitativ zu bestimmen. Inaug.-Diss. Tübingen, 1902.*

364. **Krause, R.**, *Zur Histologie der Speicheldrüsen. (Die Speicheldrüsen des Igels.) Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895), p. 93.*

365. **Krazowsky, V.**, *Untersuchungen über die Entwicklung des Omasus. Inaug.-Diss. Dorpat, 1880.*

365a. **Kreidl, A.**, *und* **Neumann, A.**, *Zur Frage der Labgerinnung im Säuglingsmagen. Ctbl. f. Phys., Bd. 22 (1908), p. 133.*

366. **Kress, K.**, *Ueber die Beziehung der Speichelsekretion zur Verdünnung des Mageninhaltes. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 54 (1905) p. 122.*

367. **Kreusler, U.**, *Untersuchung von Konkretionen aus dem Darm des Pferdes. Journ. f. Landw., Bd. 23 (1875), p. 175.*

368. **Krogh, A.**, *Ueber die Bildung der freien Stickstoffe bei der Darmgärung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 50 (1907), p. 289.*

368a. **Kudo, T.**, *Einfluß von Säuren, Alkalien, Salzen und Kohlehydraten auf Trypsin. Biochem. Ztschr., Bd. 15 (1909), p. 473.*

369. **Kübel, F.**, *Ueber die Einwirkung durch chemische Stoffe auf die Tätigkeit des Mundspeichels. Pflügers Arch., Bd. 76 (1899), p. 276—305.*

369a. **Kühne, W.**, *Ueber das Sekret des Pankreas. Verhandl. d. Nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg, Bd. 1, und Virchows Arch., Bd. 39 (1867), p. 130.*

369b. — *und* **Lea, A. Sh.**, *Beobachtungen über die Absonderung des Pankreas. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 2 (1882), p. 448.*

370. **Kukula**, *Ueber ausgedehnte Darmresektionen. Arch. f. klin. Chir., Bd. 60, p. 885.*

371. **Kutscher, Fr.**, *Die Endprodukte der Trypsinverdauung. Habilit.-Schrift Straßburg (Trübner) 1899, und Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 23, p. 3457.*

372. — *und* **Seemann, J.**, *Zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge im Dünndarm. I—III. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 34 (1902), p. 528; Bd. 35, p. 432; Bd. 49 (1908), p. 298.*

372a. **Lang, L.**, *Ueber die Einwirkung der Pankreasdiastase auf Stärke verschiedener Herkunft. Ztschr. f. exper. Pathol., Bd. 8 (1910), p. 279.*

373. **Langendorff, O.**, *Versuche über die Pankreasverdauung der Vögel. Du Bois' Arch., 1879, p. 1.*

374. — *und* **Laserstein, S.**, *Die feineren Absonderungswege der Magendrüsen. Pflügers Arch., Bd. 55 (1894), p. 578.*

375. **Langley, J. N.,** *On the histology of the mammalian gastric glands etc. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1881), p. 269.*
376. — *Ueber die Physiologie der Speichelsekretion. Ibid. Vol. 9, p. 55—64.*
377. — *Some remarks on the formation of ferment in the submaxillary gland of the rabbit. Ibid. Vol. 1 (1878), p. 68.*
378. — *Bemerkungen über den Nachweis von Enzymen in der Unterkieferdrüse des Kaninchens. Untersuch. a. d. Physiol. Inst. zu Heidelberg, Bd. 1 (1878), p. 471.*
379. — *On the structure of serous glands in rest and activity. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 29 (1879), p. 377.*
380. — *On the changes in serous glands during secretion. Journ. of Physiol., Vol. 2 (1879/80), p. 261.*
381. — *On the structure of secretory cells and on the changes which take place in them during secretion. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 1 (1884), p. 69.*
382. — *On the physiology of the salivary secretion. Part III. Journ. of Physiol., Vol. 6 1885/86, p. 71.*
383. — *On the structure of mucous salivary glands. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 40 (1886), p. 362.*
384. — *On the histology of the mucous salivary glands. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1889), p. 433.*
385. — *Preliminary account of the structure of the cells of the liver etc. Proceed. Roy. Soc. London, Vol. 34 (1882), p. 20.*
386. — *On variations in the amount and distribution of fat in the liver-cells of the frog. Ibid. Vol. 39 (1886), p. 234.*
387. — *On the changes in Pepsin-forming glands during secretion. Journ. of Physiol., Vol. 2 (1879), p. 281.*
388. — *On the histology and physiology of the pepsin-forming glands. Proceed. of the Roy. Soc. London, Vol. 32 (1881), p. 20.*
389. — *Idem. Philos. Transact. Roy. Soc., Vol. 172 (1881), Part 3, p. 663.*
390. — *On the histology of the mammalian gastric glands and the relation of pepsin to the granules of the chief cells. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1882), p. 269.*
390a. — *On the destruction of ferments in the alimentary canal. Ibid. p. 263.*
391. — *and* **Sewall, H.,** *On the changes in pepsin-forming glands during secretion. Proceed. of the Roy. Soc. London, Vol. 29 (1879), p. 383, and Journal of Physiol., Vol. 2, p. 281.*
392. — *and* **Edkins, E.,** *Pepsinogen and pepsin. Journ. of Physiol., Vol. 7 (1886), p. 371.*
393. — *und* **Eves, J.,** *Ueber gewisse Bedingungen, welche die diastatische Wirkung des Speichels beeinflussen. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1883), p. 18—28.*
394. — *und* **Fletscher, H. M.,** *Ueber die Sekretion des Speichels, hauptsächlich über die Sekretion von Salzen darin. Proceed. Roy. Soc., Vol. 45 (1888), p. 16—18.*
395. — — *Dasselbe. Philos. Transact., Vol. 180 (1890), p. 109—154.*
395a. **Langstein, L.,** *Zur Kenntnis der Endprodukte der peptischen Verdauung. Hofmeisters Beitr., Bd. 1 (1902), p. 507.*
395b. **Laqueur, E.,** *Ueber das fettspaltende Ferment im Sekret des „kleinen Magens". Hofmeisters Beitr., Bd. 8 (1906), p. 281.*
395c. **Larin, A.,** *Peptonisation bei Vertretung der HCl durch anderen Säure. Arb. a. d. Med.-chem. Labor. Tomsk, Bd. 1, 1; Biochem. Ctbl., Bd. 1, p. 1043.*
396. **Lazarus, A.,** *Ueber sekretorische Funktion der Stäbchenepithelien in den Speicheldrüsen. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888), p. 541.*
396a. **Lea, Sheridan,** *Journ. of Physiol., Vol. 9 (1890), p. 226.*
396b. **Lehmann, K. B.,** *Eine Thiry-Vella-Fistel an der Ziege. Pflügers Arch., Bd. 33 (1884), p. 180.*
397. **Lembke, W.,** *Beiträge zur Bakterienflora des Darmes. Arch. f. Hyg., Bd. 26 (1896), p. 299, und Bd. 29 (1897), p. 304.*
397a. **Levites, S.,** *Verdauung der Fette. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 49 (1906), p. 278.*
398. **Lewaschew, S.,** *Ueber die Bildung des Trypsins im Pankreas. Pflügers Arch., Bd. 37 (1885), p. 32.*
398a. **Lewkowitsch, J.,** *and* **Macleod, J. J. B.,** *The hydrolysis of fats in vitro by means of steapsin. Proceed. Roy. Soc., Vol. 72 (1903), p. 31.*
399. **Lewin, E.,** *Bakterielle Darmuntersuchungen. Skandin. Arch., Bd. 16 (1904), p. 249.*
400. **Leydig, F.,** *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.*
401. — *Vom Bau des tierischen Körpers. Handb. d. vergl. Anat., Tübingen, Bd. 1 (1864).*

401a. **Liadze, Wissarion,** *Die Backen- und Lippendrüsen des Hundes und der Katze. Inaug.-Diss. Basel, 1910.*

401b. **Liebetanz, E.,** *Die parasitischen Protozoen des Wiederkäuermagens. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 19 (1910), p. 19.*

402. **Lieblein, E.,** *Ueber die Resorption von Peptonlösungen in verschiedenen Abschnitten des Dünndarmes. Ztschr. f. Heilk. (Chir.), Bd. 27 (1906), p. 201.*

403. **Liebmann, W.,** *Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß. Inaug.-Diss. Jena, 1910.*

404. **Limbourg, Th.,** *Ueber die antiseptische Wirkung der Gallensäuren. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 13 (1889), p. 196.*

405. **Lindberger,** *Ueber die Bedeutung der Galle für die Fäulnisprozesse im Dünndarm. Upsala Läkareför. Förhandl., Bd. 19, p. 467, zit. nach Maly, Jahrg. 14, p. 334.*

405a. **Lintwarew, A.,** *Einfluß verschiedener Verhältnisse auf das Fett im Pankreas. Biochem. Ctbl., Bd. 1, p. 201.*

405b. **Liversidge, J.,** *On the amyl. ferment of the pancreas. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 8 (1874), p. 23.*

406. **Lobassow, J. O.,** *Die sekretorische Arbeit des Magens des Hundes. Arch. de Sc. biol., T. 5 (1896).*

407. **Lohrisch, H.,** *Der Vorgang der Cellulose- und Hemicelluloseverdauung beim Menschen etc. Ztschr. f. exper. Pathol. u. Ther., Bd. 5 (1908).*

408. — *Ueber die Verdauung und Verwertung der Rohfaser und Cellulose im tierischen und menschlichen Organismus. Ctbl. f. d. ges. Physiol. u. Pathol. d. Stoffwechsels, 1907, No. 21.*

409. — *Ueber die Bedeutung der Cellulose im Haushalte des Menschen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 47 (1908), p. 200. (Ausführliche Literatur über Methodik etc.)*

409a. — *Bemerkungen zur Frage der Celluloseverdauung etc. Ibid. Bd. 69 (1910), p. 143.*

410. **Lommel, F.,** *Die Magen- und Darmbewegung im Röntgenbild etc. Münch. med. Wochenschr., 1903, No. 38.*

411. **Lörcher, O.,** *Ueber Labwirkung. Pflügers Arch., Bd. 69 (1897), p. 141.*

412. **Lötsch, E.,** *Ueber den Stickstoffgehalt des Magendarminhaltes des Hundes bei amylaceenreicher, N-freier Nahrung. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 34 (1908), p. 2.*

413. **Löwi, O.,** *Ueber den Diastasegehalt verschiedener Blutsera. Sitz.-ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. zu Marburg, 1904.*

414. — *Ueber Eiweißsynthese im Tierkörper. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 48 (1902), p. 303.*

415. **Lubosch, W.,** *Universelle und spezialisierte Kaubewegungen. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 613.*

415a. **Luchsinger, B.,** *Zur Theorie des Wiederkauens. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 295.*

416. **Ludwig-Ferdinand Prinz von Bayern,** *Zur Anatomie der Zunge, München (Liter.-artist. Anstalt) 1884.*

417. — *Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitz.-ber. d. Kgl. Bayr. Akad. München, Bd. 14 (1884), p. 183.*

418. **Lungwitz, M.,** *Zur Kenntnis der Gase im Verdauungsapparat bei der Kolik der Pferde etc. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 19 (1893), p. 75.*

419. **Lüthje, H.,** *Zur Frage der Eiweißsynthese im tierischen Körper. Pflügers Arch., Bd. 113 (1906), p. 547.*

420. **Macfadyen, M., Nencki, M.,** *und* **Sieber, N.,** *Untersuchungen über die chemischen Vorgänge im menschlichen Dünndarm. Arch. f. exper. Pathol., Bd. 28 (1891), p. 311.*

421. **Machate, J.,** *Untersuchungen über den feineren Bau des Darmkanals von Emys europaea. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 443.*

422. **Magnus, R.,** *Die Bewegung des Verdauungskanals. Sammelref. Ergebn. d. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 49.*

422aa. — *Die Wirkung synthetischer Gallensäuren auf die pankreatische Fettspaltung. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 48 (1906), p. 376.*

422a. **Mall, F.,** *Das retikulierte Gewebe. Abhandl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 17 (1891), p. 300.*

423. **Maly, R.,** *Hermanns Handb.*

424. **Mangold, E.,** *Ueber den Glykogengehalt der Frösche. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 309.*

425. **Mangold, E.**, *Der Muskelmagen der körnerfressenden Vögel. Pflügers Arch., Bd. 111 (1906), p. 163.*
426. **Marckwald**, *Ueber Verdauung und Resorption im Dickdarm des Menschen. Virchows Arch., Bd. 64, p. 505.*
427. **Maro, E.**, *Der Schotteliussche Versuch am Kaltblüter. Jahrb. f. Kinderheilk., Bd. 62 (1905), p. 467.*
427a. **Marschall, A.**, *Ueber den Einfluß des N. vagus auf die Bewegung des Magens der Wiederkäuer etc. Inaug.-Diss. Bern, 1910.*
428. **Marshall, W.**, *Der Bau der Vögel. Webers naturwiss. Bibliothek, Leipzig 1895.*
429. **Martin, P.**, *Die Entwicklung des Wiederkäuermagens und Darmes. Festschr. f. Nägeli u. Kölliker, Zürich 1891, p. 59.*
429a. **Martinelli, J.**, *Beiträge zum Studium der Laktase. Ctbl. f. Physiol. d. Stoffwechsels, N. F. II, Bd. 8 (1907), p. 481.*
429b. **Masloff, A.**, *Zur Dünndarmverdauung. Untersuch. a. d. Heidelberger Physiol. Inst., Bd. 2 (1882), p. 290.*
430. **Maszewski, T.**, *Ueber manche Bedingungen der Wirkungsenergie des Ptyalin. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 31 (1908), p. 58—63.*
430a. **Mathews, E.**, *The changes in structure of the pancreas cells. Journ. of Morph., 1899, Suppl., und 1900.*
431. **Matthes, M.**, *Untersuchungen über die Pathogenese des Ulcus rotundum etc. Habilit.-Schrift Jena (G. Fischer) 1893.*
431a. — *Experimentelle Beiträge zur Frage der Hämolyse. Münch. med. Wochenschr., 1902.*
432. **Maurer, E.**, *Die Entwicklung des Darmsystemes. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungsgesch. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig, Bd. 2 (1903), Jena (G. Fischer).*
433. **Mayer, F. J. C.**, *Ueber die Zunge der Vermilinguia. Frorieps neue Notizen a. d. Gebiete d. Natur- u. Heilkunde, No. 482, 1842, p. 289.*
434. **Mays, K.**, *Beiträge zur Kenntnis der Trypsinwirkung. I—III. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 38 (1903), p. 428; Bd. 49 (1906), p. 124 u. 188.*
435. — *Zur Frage der Enzyme des Pankreas. Ibid. Bd. 51 (1907), p. 182.*
436. **Mazzarelli, G. F.**, *Sulla struttura dello stomaco del Mus decumanus e del Mus musculus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 7 (1890), p. 91.*
437. **Meckel, J. F.**, *Ueber den Darmkanal der Reptilien. Meckels D. Arch. f. Physiol., Bd. 3 (1817), p. 199, und Bd. 5 (1819), p. 343.*
438. **Melzer, S. J.**, und **Auer, J.**, *Peristaltik movements of the rabbits cecum and inhibition. Studies from the Rockefeller Inst. for med. researches, Vol. 1 (1907).*
439. **Metzner, R.**, *Histologische Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit. Nagels Handb., Bd. 2 (1906), p. 908.*
440. — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie einiger Entwicklungsstadien der Speicheldrüsen carnivorer Tiere. Verhandl. d. Naturf. Ges. zu Basel, Bd. 20 (1908), p. 1.*
441. — *Ueber die Beziehungen der Granula zum Fettansatz. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1890, p. 82.*
441aaa. **Meyer, Alfred**, *Ueber Menge, spezifisches Gewicht und Phenolgehalt des Schafharnes bei verschiedener Ernährung. Inaug.-Diss. Leipzig, 1911.*
441a. **Mialhé, J.**, *Mémoires sur la digestion et l'assimilation des matières albuminoïdes, 1847.*
441aa. **Michaelis, A.**, *Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. mikrosk. Anat., 1900.*
441b. **Miescher, J. F.**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. Hoppe-Seylers med.-chem. Untersuch., Heft 4 (1871).*
442. **Migay, Th. J.**, und **Sawitsch, W.**, *Die Proportionalität der eiweißlösenden und der milchkoagulierenden Wirkung des Magensaftes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 63 (1909), p. 405.*
443. **Miller**, *Einige gasbildende Spaltpilze des Verdauungstraktes etc. D. med. Wochenschr., 1885, p. 49, 1886, p. 117.*
444. **Mingazzini, E.**, *Cambiamenti morfologici del epitelio intestin. durante lo assorbimento delle sostanze alimentari. Rendic. della R. Accad. dei Lincei, Vol. 9 (1900), 1 sen., Ser. 5, Fasc. 1, e Ricerche Anat. Roma, Vol. 8 (1900/01), Fasc. 1, p. 41.*
445. **Mislawsky, N. A.**, und **Smirnow, A. E.**, *Zur Lehre von der Speichelabsonderung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Suppl. 1893, p. 29.*
446. — *Weitere Untersuchungen über die Speichelsekretion. Ibid. 1896, p. 93.*

447. **Mitchel, P. Chalmers,** *On the intestinal tract of birds. Proceed. of the Zool. Soc. London, 1896, p. 136.*
448. **Miura,** *Ist der Dünndarm imstande, Rohrzucker zu invertieren? Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895), p. 266.*
449. **Möller,** *Dilatation des Blinddarmes und chronische Tympanitis beim Pferde. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 1 (1875), p. 277.*
450. **Monaro, J.,** *Experimentelle Untersuchungen über die Abtragung des Magens und des Dünndarmes beim Hunde. Beitr. z. klin. Chir., Bd. 14 (1896), p. 479.*
451. **Montègre, E.,** *Expériment sur la digestion dans l'homme, Paris 1814.*
452. **Monti Rina,** *Le funzioni di secrezione e di assorbimento intestinale studiate negli animali hibernati. Mem. letta al R. Istit. Lomb., Pavia 1903.*
453. **Morazewski,** *Ueber den Inhalt zweier ausgeschalteter Darmschlingen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 25 (1898), p. 122.*
453a. **Morel, E., et Terroine, A.,** *Action du suc pancréatique sur les ethers. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 65 (1908), p. 377.*
453b. — — *Influence de la configuration de quelques éthers sur leur dédoublement par le suc pancréatique. Ibid. T. 66, p. 161.*
454. **Moritz, P.,** *Studien über die motorische Tätigkeit des Magens. Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895), p. 312, und Bd. 42 (1901), p. 565.*
455. **Mosse,** *Kommen der Galle fäulniswidrige, antibakterielle Eigenschaften zu? Ztschr. f. klin. Med., Bd. 34 (1882), p. 527.*
456. **Moszeik, O.,** *Mikroskopische Untersuchungen über den Glykogenansatz in der Froschleber. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888), p. 556.*
456a. **Müller, Albert,** *Beiträge zur Physiologie des Verdauungstraktes. II. Beobachtungen an normalen Hunden. Pflügers Arch., Bd. 116 (1907), p. 163.*
456b. **Mouret, J.,** *Des modifications subies par la cellule pancréatique pendant la sécrétion. Compt. rend. Soc. de Biol., Année 46, Sér. 10, T. 1 (1894), p. 733, et Année 47 (1895), p. 35.*
457. **Müller, Erik,** *Ueber Sekretkapillaren. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895), p. 463.*
458. — *Drüsenstudien. I. Die serösen Speicheldrüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1896, p. 305.*
459. — *Drüsenstudien. II. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 64 (1898), p. 624.*
460. — *Ein Beitrag zur Frage der Celluloseverdauung im Darm. Pflügers Arch., Bd. 83 (1901), p. 619.*
461. **Müller, F.,** *Ueber den normalen Kot des Fleischfressers. Ztschr. f. Biol., Bd. 20 (1884). p. 327.*
462. **Müller, Joh., und Schwann, Th.,** *Versuche über die künstliche Verdauung des geronnenen Eiweißes. Müllers Arch., 1836, p. 66.*
463. **Müller, P.,** *Ueber die Reduktion des Cholesterins zu Koprosterin im menschlichen Darmkanal. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 29 (1900), p. 129.*
464. **Munk, J.,** *Ueber das Vorkommen von Rhodankalium im Mundspeichel. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 620—622.*
464aa. — *Ueber die Reaktion des Dünndarmchymus bei Carni- und Omnivoren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1902), p. 33 u. 145.*
464a. **Murill-Ricketts, B.,** *The appendix vermiformis and coecum, a compar. study. Journ. of the Amer. Med. Assoc., Vol. 5 (1901).*
465. **Nagano, J.,** *Zur Kenntnis der Resorption einfacher, im besonderen stereoisomerer Zucker im Dünndarm. Pflügers Arch., Bd. 90 (1902), p. 389.*
466. **Negrini, E.,** *Intorno allo sviluppo e struttura della mucosa gastrica del majale. Giorn. di Anat. fisiol. e patol. degli animali, Vol. 18 (1904), p. 121.*
467. **Neilson, C. Hugh, und Terry, Oliver P.,** *Die Anpassung der Speichelsekretion an die Nahrung. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1906), p. 406—411.*
467a. **Němec, J.,** *Verdauung von Zellkernen. Beitr. z. wiss. Botanik, herausgeg. von Fünfstück, Bd. 4 (1900).*
468. **Nencki, M.,** *Ueber das Vorkommen von Sulfocyansäure im Magensafte. Chem. Ber., Bd. 28 (1895), p. 1318—1320.*
468a. — *Ueber die Spaltung der Säureester der Fettreihe und der aromatischen Verbindungen im Organismus und durch das Pankreas. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 20 (1885), p. 367.*
469. — *und Sieber, Beiträge zur Kenntnis des Magensaftes. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 33 (1901), p. 291.*

470. **Neubauer, J.**, *Ueber anaërobe Bakterien im Rinderdarm. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 31 (1905), p. 153.*

470a. **Nicolaides, R.**, *und* **Melissinos, C.**, *Untersuchungen über einige intra- und extranukleäre Gebilde im Pankreas der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890, p. 317.*

470b. **Nicolas, A.**, *Sur les cellules à grains du fond des glandes de Lieberkühn. Bull. des séances de la Soc. des Sciences de Nancy, Année 2 (1890), No. 5, p. 45.*

470c. — *Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 8 (1891), p. 1.*

471. **Niebling, R.**, *Untersuchungen über die künstliche Verdauung landwirtschaftlicher Futtermittel nach Stutzer etc. Inaug.-Diss. Jena, 1890.*

472. **Niemann, F.**, *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Oberlippendrüsen einiger Ophidier. Inaug.-Diss. Bern, 1892.*

473. — *Dasselbe. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 58, Bd. 1 (1892), p. 262.*

474. **Nitzsch, Chr. L.**, *Ueber die Haare im Magen des Kuckucks. Meckels D. Arch. f. Physiol., Bd. 8 (1823), p. 559.*

475. **Noll, A.**, *Das Verhalten der Drüsengranula bei der Sekretion der Schleimzelle etc. Engelmanns Arch., 1902, Suppl., p. 166.*

476. — *Ueber Fettsynthese im Darmepithel des Frosches bei der Fettresorption. Ibid. 1908, Suppl., p. 145.*

477. — *Die Sekretion der Drüsenzelle. Ergebn. d. Physiol. Asher Spiro, Jahrg. 4 (1905), p. 84.*

478. — *und* **Sokoloff**, *Zur Histologie der ruhenden und tätigen Fundusdrüsen des Magens. Engelmanns Arch., 1905, p. 94.*

479. **Nuhn, A.**, *Ueber die Magenformen der Wirbeltiere. Du Bois' Arch. f. Anat. u. Physiol., 1870, p. 333.*

480. — *Lehrbuch der vergl. Anatomie, Bd. 1 (1886), Heidelberg.*

481. **Nussbaum, M.**, *Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. I—IV. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 13 (1877), Bd. 15 (1878), Bd. 16 (1879) u. Bd. 21 (1882).*

482. **Nuttal, G.**, *und* **Thierfelder, H.**, *Tierisches Leben ohne Bakterien im Darmkanal. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 21 (1895/96), p. 109; Bd. 22 (1896), p. 62; Bd. 23 (1897), p. 231.*

483. **Nylén, S.**, *Einige Beiträge zur Kenntnis der diastatischen Wirkung des Speichels. Upsala Läkareför. Förhandl., Bd. 17; Maly, Jahrg. 12 (1882), p. 241—242.*

484. **Ogata, J.**, *Die Zerlegung der Fette im lebenden Magen. Engelmanns Arch.*

484a. **Ogata, M.**, *Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1883, p. 405.*

485. **Oppel, A.**, *Lehrbuch der vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere, I—III, Jena (G. Fischer) 1896—1900.*

486. **Oppenheimer, C.**, *Zur Kenntnis der Darmgärung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 48 (1906), p. 240.*

487. — *Die Fermente, 3. Aufl., Leipzig (Vogel) 1909.*

487a. — *und* **Aron, H.**, *Ueber das Verhalten des genuinen Serums gegen die tryptische Verdauung. Hofmeisters Beitr., Bd. 4 (1904), p. 279.*

487b. — *und* **Rosenberg, S.**, *ibid. Bd. 5 (1905), p. 412.*

488. **Paira-Mall, Lala**, *Ueber die Verdauung bei Vögeln. Pflügers Arch., Bd. 80 (1900).*

489. **Palladin, A.**, *Ueber eine einfache quantitative Trypsinbestimmung und das Fermentgesetz des Trypsins. Pflügers Arch., Bd. 134 (1910), p. 337.*

489a. **Paneth, J.**, *Ueber die sezernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 31 (1888), p. 113.*

490. **Partsch, K.**, *Beiträge zur Kenntnis des Vorderdarmes einiger Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 14 (1877), p. 179.*

490a. **Paschutin, V.**, *Einige Versuche mit Fermenten etc. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1871, p. 305.*

491. **Passini, J.**, *Ueber fäulniserregende anaërobe Bakterien des normalen menschlichen Darmes und ihre Bedeutung. Ztschr. f. Hyg., Bd. 49 (1905), p. 135.*

492. **Patten, J. B.**, *und* **Stiles, P. G.**, *Ueber den Einfluß von Neutralsalzen auf den Ablauf der Speichelverdauung. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 17 (1906), p. 26—31.*

493. **Pauli, W.**, *Ueber den mikroskopischen Bau des vierten Magens beim Rinde. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 10 (1884), p. 124.*

494. — *Zur Physiologie des vierten Magens der Wiederkäuer. Ibid. p. 419.*

495. ***Pawlow, S.***, *Folgen der Unterbindung des Pankreasganges bei Kaninchen. Pflügers Arch., Bd. 16 (1877/78), p. 123.*
496. ***Pawlow, J. P.***, *Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden 1898.*
497. — *Psychische Erregung der Speicheldrüsen. Ergebn. d. Physiol. Asher-Spiro, Jahrg. 3, Abt. 1 (1904), p. 177.*
498. — *Das Experiment als einheitliche und zeitgemäße Methode med. Forschung dargestellt am Beispiel der Verdauungslehre, Wiesbaden (Bergmann) 1900.*
499. — *und* ***Schumow-Simanowskaja,*** *Die Innervation der Magendrüsen beim Hunde. Engelmanns Arch., 1895, p. 53.*
500. — *und* ***Parastschuk, S. W.,*** *Ueber die einem und demselben Eiweißfermente zukommende proteolytische und milchkoagulierende Wirkung. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 42 (1904), p. 415.*
501. ***Pawlow, F.,*** *und* ***Boldirew, W. N.,*** *Ctbl. f. Physiol., Bd. 18 (1904), p. 489.*
502. ***Pekelharing, C. A.,*** *Ueber eine neue Bereitung des Pepsins. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 22 (1896/97), p. 233.*
503. — *Mitteilungen über Pepsin. Ibid. Bd. 35 (1902), p. 8.*
503a. ***Peters, E.,*** *Ueber das Labferment. Diss. Rostock, 1894.*
504. ***Petit, E.,*** *Studien über die Verdauungsfermente. Malys Jahresber., Jahrg. 10, p. 308.*
504a. ***Pfeuffer, Ph.,*** *Die elastische Faser des Ligamentum nuchae unter Pepsin- und Trypsinwirkung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 16 (1879), p. 17.*
505. ***Pfleiderer, R.,*** *Ein Beitrag zur Pepsin- und Labwirkung. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 605.*
506. ***Philip-Wilson, A. P.,*** *Die Gesetze der Funktionen des Lebens, übersetzt von J. Southeimer, Stuttgart 18.., p. 114.*
507. ***Pilliet, A.,*** *Structure de la portion gaufrée de l'éstomac du Chameau. Bull. de la Soc. zool. de France, T. 10 (1885), p. 40.*
508. — *Sur quelques réactions des cellules glandulaires du gésier des oiseaux. Compt. rend. hebdom. de la Soc. de Biol., T. 38 (1886).*
509. — *On the salivary apparatus of birds. Ann. and Mag. Natur. History, Ser. 6, Vol. 12 (1893), p. 473.*
510. — *Note sur une groupe des glandes salivaires de la tortue grecque. Bull. Soc. anat. de Paris, Année 68 [Sér. 5, T. 7] (1893), p. 293.*
510a. ***Platner, G.,*** *Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 33 (1889).*
510b. ***Plimmer, Aders R.,*** *On the alleged adaption of the pancreas to lactose. Journ. of Physiol., Vol. 34 (1906), p. 93.*
— *On the presence of lactase in the intestine of animals etc. Ibid. Vol. 35 (1906/07), p. 20.*
510c. ***Pollak, L.,*** *Die Frage der einheitlichen und spezifischen Natur des Trypsins. Hofmeisters Beitr., Bd. 6 (1905), p. 95.*
510d. ***Polya, E.,*** *Die Wirkung des Trypsins auf das lebende Pankreas. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 483.*
510e. ***Popielski, L.,*** *Die Sekretionstätigkeit des Pankreas. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907), p. 451, und Bd. 121 (1908), p. 239.*
511a. ***Popoff, E.,*** *Ueber Sumpfgasgärung. Pflügers Arch., Bd. 10 (1875), p. 113.*
511. ***Pöschmann, G.,*** *Ueber den Magenmechanismus. Inaug.-Diss. Zürich, 1910.*
512. ***Pregl, D.,*** *Ueber Gewinnung, Eigenschaften und Wirkung des Darmsaftes vom Schafe. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 359.*
513. ***Prout, E.,*** *Nachweis freier Salzsäure im Magensaft. Philos. Transact., Vol. 1 (1824), p. 45, and Ann. of Philos., Vol. 12 (1826), p. 405.*
513a. ***Pugliese, A.,*** *Ueber den Einfluß der Erwärmung auf diastatische Fermente. Pflügers Arch., Bd. 69 (1897), p. 116.*
514. ***Pugnat, Ch. A.,*** *Recherches sur l'histologie du pancréas des oiseaux. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 33 (1897), p. 267.*
515. ***Purkinje, J.,*** *Ueber künstliche Verdauung. Isis, 1838, p. 587.*
516. — *Ueber den Bau der Magendrüsen und die Natur des Verdauungsprozesses. Ibid. p. 573.*
517. — *und* ***Pappenheim,*** *Vorläufige Mitteilung aus einer Untersuchung über künstliche Verdauung. Müllers Arch., 1838, p. 1.*
517a. ***Rachford, B. K.,*** *The influence of bile on the fat-splitting properties of pancreatic juice. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1900), p. 165.*
517aa. — *Compar. anatomy of the bile and pancreatic ducts in mammals etc. Medicine, Dec. 1895.*

517b. ***Rakoczy, A.***, *Ueber die milchkoagulierende und proteolytische Wirkung des Kalbsmagensaftes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 68 (1910), p. 454.*

518. ***Rapp, W.***, *Anatomische Untersuchungen über die Edentaten, Tübingem 1843.*

519. ***Reach, F.***, *Zur Kenntnis der Verdauungs- und Resorptionsvorgänge im Magen. Hofmeisters Beitr., Bd. 4 (1904), p. 142.*

520. ***de Réaumur, M.***, *Sur la digestion des oiseaux. I. Mémoire: Expériences sur la manière dont se fait la digestion dans les oiseaux que vivent principalement des grains et d'herbes et dont l'éstomac est un gésier. Mém. de l'Acad. Roy. des Sc., Année 1752, p. 270.*

521. — *II. Mémoire: De la manière dont elle se fait dans l'estomac des oiseaux de proie. Ibid. p. 461.*

522. ***Redi, F.***, *Opere varie Baillard, Napoli 1867. Esperienze intorno a diverse cose naturali, p. 74.*

523. ***Reichel, E.***, *Beiträge zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., Bd. 8 (1883).*

524. ***Reid, F.***, *Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 192 (1900).*

525. — *Brit. med. Journ., Vol. 1 (1892), p. 1033.*

526. — *Journ. of Physiol., Vol. 26 (1901), p. 436.*

527. ***Retzius, A.***, *Ueber den Bau des Magens bei den in Schweden vorkommenden Wühlmäusen (Lemnus etc.). Arch. f. Anat. u. Physiol., 1891, p. 403.*

528. — *Bemerkungen über das Antrum pylori beim Menschen und einigen Tieren. Müllers Arch., 1857, p. 74.*

529. ***Reuter, K.***, *Ein Beitrag zur Frage der Darmresorption. Anat. Hefte, Heft 60 (1902), p. 122.*

529a. ***Roberts, O.***, *On the estimation of the amyl. and proteol. activity of pancreas extracts. Proceed. Roy. Soc., Vol. 32, p. 145.*

530. ***Röhmann, F.***, *Zur Kenntnis des diastatischen Fermentes der Lymphe. Pflügers Arch., Bd. 52 (1892), p. 157.*

531. — *Ueber die Verzuckerung der Stärke durch Blutserum. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 25, p. 3654.*

532. — *Beobachtungen an Hunden mit Gallenfisteln. Pflügers Arch., Bd. 29 (1882), p. 509.*

532a. ***Röhmann, F.***, *und* ***Lappe***, *Ueber die Laktase des Dünndarmes. (Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 28 (1895), p. 2506.*

533. — *und* ***Nagano, J.***, *Ueber die Resorption und die fermentative Spaltung der Dissaccharide im Dünndarm des Hundes. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 533.*

534. ***Röhmann, F.***, *Ueber Sekretion und Resorption im Dünndarm. Pflügers Arch., Bd. 41 (1887), p. 411.*

535. ***Roith, O.***, *Die physiologische Bedeutung der einzelnen Dickdarmabschnitte. Mitteil. a. d. Grenzgeb. d. Chir. u. Med., Bd. 19 (1908), p. 33.*

535a. ***Rollett, A.***, *Zur Kenntnis der Labdrüsen und der Magenschleimhaut. Untersuch. a. d. Inst. f. Physiol. u. Histol. Graz, Heft 2, 1871, p. 143.*

536. ***Rolly, A.***, *Experimentelle Untersuchungen über das biologische Verhalten der Bakterien im Dickdarm. D. med. Wochenschr., 1906, Nr. 43, p. 1733.*

536a. ***Rona, P.***, *Weiterer Beitrag zur Frage nach der Verwertung von tief abgebautem Eiweiß im Organismus des Hundes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 52 (1907), p. 507.*

537. ***Röse, C.***, *Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüsen von Crocodilus porosus. Anat. Anz., Jahrg. 8 (1893), p. 745.*

538. ***Rosenbach, O.***, *Ueber einige Farbenreaktionen des Mundspeichels. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 12 (1891), p. 145—148.*

539. ***Rosenfeld, E.***, *Ueber die Eiweißverdauung im Magen des Pferdes. Inaug.-Diss. Leipzig, 1908.*

540. ***Rosemann, R.***, *Beiträge zur Physiologie der Verdauung. I. Eigenschaften und Zusammensetzung des durch Scheinfütterung gewonnenen Hundemagensaftes. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907), p. 467.*

541. ***Rosenthal, Jul.***, *Ueber Farbenreaktionen des Mundspeichels. Berl. klin. Wochenschr., 1892, No. 15.*

542. ***Rossbach, J.***, *Beiträge zur Lehre von der Bewegung des Magens etc. D. Arch. f. klin. Med., Bd. 46 (1890), p. 296.*

543. ***Rossi, G.***, *Ricerche sulla mecanica dell'apparato digerente del pollo. Atti della R. Accad. dei Lincei (5), Rendic. Cl. di Sc. fisiche, math. e naturali, Vol. 13 (1904), p. 357.*

544. — *Sulla mecanica dell'apparato digerente del pollo. Arch. di Fisiol., Vol. 2 (1905), p. 575.*

545. **Roux, W.**, *Ueber die funktionelle Anpassung des Muskelmagens der Gans. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906), p. 460.*

546. **Roux, J. Ch.**, et **Balthazard, V.**, *Étude du fonctionnement moteur de l'estomac. Arch. de Physiol., T. 10 (1898), p. 85.*

546a. **Rubner, M.**, *Ueber den Wert der Weizenkleie für die Ernährung des Menschen. Ztschr. f. Biol., Bd. 19 (1883), p. 45.*

547. **Rüdinger, N.**, *Ueber die Zunge von Spelerpes fuscus. Sitz.-ber. d. Bayr. Akad. München, Math.-phys. Kl., Bd. 2 (1885), p. 109.*

548. **Sacerdotti, C.**, *Sulla regenerazione del epitelio muciparo del tubo gastroenterico degli anfibi. Atti di R. Accad. di Sc. di Torino, Vol. 31 (1896), p. 870.*

549. **Salkowsky, E.**, und **Kumagawa, M.**, *Ueber den Begriff der freien und gebundenen HCl im Magensaft. Virchows Arch., Bd. 122 (1890), p. 235.*

550. **Samoiloff, J.**, *Die Bestimmung der fermentativen Kraft von pepsinhaltigen Flüssigkeiten nach der Mettschen Methode. Arch. d. Sc. biol., T. 2, p. 698.*

551. **Sawitsch, W.**, *Zur Frage über die Identität des Pepsins und Chymosins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 68 (1910), p. 12.*

552. **Sawriew, E.**, *Material zur Physiologie und Pathologie der Magendrüsen des Hundes. Inaug.-Diss. St. Petersburg, 1901.*

553. **Schaffer, J.**, *Zur Histologie der Unterkieferspeicheldrüse bei Insektivoren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 89 (1908), p. 1.*

554. **Schattke, A.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Magenverdauung des Pferdes etc. Inaug.-Diss. Leipzig, 1909.*

555. **Schenklin, Prevot**, *Anatomische Betrachtung von Vogelzungen. Zool. Garten, Jahrg. 35 (1894), p. 321.*

556. **Schepelmann, E.**, *Ueber die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906), p. 500.*

556a. **Schepowalnikow, F.**, *Die Physiologie des Darmsaftes. Diss. St. Petersburg, 1899.*

557. **Scheunert, A.**, *Vergleichende Studien über den Eiweißabbau im Magen. Festschr. f. O. Wallach, Göttingen (Verlag v. Vandenhoek & Ruprecht) 1909, p. 584.*

558. — *Vergleichende Studien über die Eiweißverdauung der Haustiere. I—III. D. tierärztl. Wochenschr., Jahrg. 17, N. 25. 27. 29 u. 30.*

559. — *Das neuerdings wieder behauptete Sortierungsvermögens des Magens im Lichte vergleichender Studien etc. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 51 (1907), p. 519.*

560. — *Ueber die Celluloseverdauung bei den Haustieren. I.—IV. Mitteil. Berl. tierärztl. Wochenschr., 1909, No. 45 u. 47; 1910, No. 5 u. 7.*

561. — *(Verdauungs-) Vorgänge im Enddarm (Dickdarm). Handb. d. Biochem., herausgeg. v. C. Oppenheimer, Jena (G. Fischer) 1908, p. 124.*

562. — *Beiträge zur Kenntnis der Celluloseverdauung im Blinddarm und der Enzymgehalt des Coecalsekretes. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 48 (1906), p. 27.*

563. — *Die Verdauung von Cricetus frumentarius. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 169.*

564. — *Ueber den Einfluß der Körperbewegung auf die Verdauung und Nährstoffabsorption des Pferdes. Ibid. Bd. 109 (1905), p. 145.*

565. — und **Grimmer, W.**, *Ueber die Verdauung des Pferdes bei Maisfütterung. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 47 (1906), p. 88.*

566. — — *Zur Kenntnis der in den Nahrungsmitteln enthaltenden Enzyme und ihre Mitwirkung bei der Verdauung. Ibid. Bd. 48 (1906), p. 27.*

567. — — *Ueber die Funktionen des Duodenums und die funktionelle Identität der Duodenal- und der Pylorusdrüsen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 23 (1906), p. 335.*

568. — und **Gottschalk, A.**, *Beiträge zur Lehre von der Speichelsekretion. Ctbl. f. f. Physiol., Bd. 23, No. 8.*

569. — und **Illing, G.**, *Anpassung der Speichelsekretion an die Beschaffenheit der Nahrung. Ibid. Bd. 19 (1906), No. 23.*

570. — — *Ein Beitrag zur Kenntnis der Größe der Speichelsekretion und ihrer Abhängigkeit von der physikalischen Beschaffenheit der Nahrungsmittel. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1906), p. 853.*

571. — und **Lötsch, E.**, *Vermag der Hund Cellulose oder Rohfaser zu verdauen? Biochem. Ztschr., Bd. 20 (1909), p. 10.*

572. — und **Rosenfeld, E.**, *Ueber die Eiweißverdauung im Magen des Pferdes. D. tierärztl. Wochenschr., Jahrg. 17, No. 25 u. 27.*

572a. **Schierbeck, N. P.,** *Ueber den Einfluß der CO_2 auf die diastatischen und peptonbildenden Fermente der Tiere. Skandinav. Arch., Bd. 3 (1892), p. 367.*
573. **Schiff, M.,** *Leçons sur la physiol. de la digestion, 1867.*
573a. **Schilling, F.,** *Die Celluloseverdauung beim Menschen. Arch. f. Verdauungskrankh., Bd. 16 (1910), p. 720.*
574. **Schlesinger, W.,** *Ueber den Ursprung des diastatisehen Fermentes im Blut etc. D. med. Wochenschr., Bd. 14, p. 593.*
575. **Schmidt, Ad.,** *Ueber Hydrobilirubinbildung im Darm. Ctbl. f. innere Med., Bd. 16 (1895), p. 21.*
576. — *Ueber die Schleimabsonderung im Magen. D. Arch. f. klin. Med., Bd. 57, p. 65.*
576a. — *Die Funktionsprüfung des Darmes mittels der Probekost, 2. Aufl., 1908.*
576b. — *Beobachtungen über die Zusammensetzung des Fistelkotes einer Patientin mit Anus praeternaturalis am unteren Ende des Ileums. Arch. f. Verdauungskrankh., Bd. 4 (1899), p. 137.*
577. **Schmidt, F. W.,** *Enzymologische Mitteilungen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 67 (1910), p. 314.*
577a. — *Der bakterizide Wert des Thymols. Ibid. p. 412.*
577b. **Schmidt-Mülheim, A.,** *Untersuchungen über die Verdauung der Eiweißkörper. Du Bois' Arch., 1879, p. 39.*
577c. **Schmulewitsch, R.,** *Ueber das Verhalten der Verdauungstäfte zur Rohfaser der Nahrungsmittel. Bull. de l'Acad. Imp. de Sc. de St. Pétersbourg, T. 11 (1879).*
578. **Schneider, R.,** *Neue histologische Untersuchungen über die Eisenaufnahme in den Körper des Proteus. Sitz.-ber. d. Berl. Akad., 1890, p. 887.*
579. **Schottelius, M.,** *Die Bedeutung der Darmbakterien für die Ernährung. Arch. f. Hyg., Bd. 34 (1899), p. 210; Bd. 42 (1902), p. 48.*
580. — *Dasselbe. III. Ibid. Bd. 67 (1908), p. 177.*
581. **Schoumow-Simanowski, A.,** *Ueber den Magensaft und das Pepsin bei Hunden. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 33 (1894), p. 363.*
582. **Schrumpf, C.,** *Darstellung des Pepsins. Hofmeisters Beitr., Bd. 6 (1905), p. 396.*
583. **Schultz, J.,** *De alimentorum concoctione; exper. nova 1834. Ref. in Schmidts Jahrb., Bd. 5, p. 99.*
584. **Schultze-Baldenius, C.,** *Untersuchungen über die Verbreitung des diastatischen Fermentes in den Speicheldrüsen. Inaug.-Diss. Breslau, 1877.*
585. **Schumburg, W.,** *Ueber das Vorkommen des Labfermentes im Magen des Menschen. Virchows Arch., Bd. 97, p. 263.*
586. **Schüpbach, A.,** *Ueber den Einfluß der Galle auf die Bewegungen des Darmes. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 365, und Ztschr. f. Biol., 1908.*
587. **Schütz, E.,** *Eine Methode zur Bestimmung der relativen Pepsinmengen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 9 (1885), p. 577.*
588. — *und* **Huppert, H.,** *Pflügers Arch., Bd. 80 (1900), p. 470.*
589. **Schwann, Th.,** *Ueber das Wesen des Verdauungsprozesses. Müllers Arch., 1836, p. 90.*
589a. **Seber, V.,** *Die Muskulatur und das elastische Gewebe des Magens. Inaug.-Diss. Zürich, 1909.*
590. **Sehrwald, E.,** *Die Belegzellen des Magens als Bildungsstätten der Säure. Münch. med. Wochenschr., 1889, p. 177.*
591. **Seiller, Frhr. v.,** *Ueber die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 88 (1891), p. 177.*
592. — *Die Zungendrüsen von Lacerta. Festschr. f. R. Leuckart, Leipzig 1892, p. 250.*
592a. **Seillière, F.,** *Sur la digestion de la xylose. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 64.*
593. **Seitz, W.,** *Die Leber als Vorratskammer für Eiweißstoffe. Pflügers Arch., Bd. 111 (1906), p. 309.*
594. **Sellheim, A.,** *Die Arbeit der Speicheldrüsen vor und nach der Durchschneidung der Nervi glosso-pharyngei und linguales. Diss. St. Petersburg, 1904. 42 p. (Russ.)*
595. **Semper, K.,** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Internat. wiss. Bibl., Leipzig (Brockhaus) 1880, p. 67.*
596. **Serbinow, J.,** *Ueber die Verdauung der Cellulose bei Vögeln. Veterinärbote, 1884, zit. nach Jahresber. üb. d. Fortschr. d. Veterinärmed., Ellenberger und Schütz, 1884, p 165.*

597. **Seyfert, E.**, *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der blinden Anhänge des Darmes bei Kaninchen, Taube und Sperling. Inaug.-Diss. Leipzig, 1897.*

597a. **Siegfried, M.**, *Ueber Peptone. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 38 (1903), p. 259.*

598. **Simnitzki, S.**, *Beiträge zur Lehre des Einflusses der Kohlehydrate auf die Eiweißfäulnis. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 39 (1903), p. 99.*

598a. **Simon, A.**, et **Stassano**, *Du rôle des cellules éosinophiles dans la sécrétion de l'enterokinase. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 55 (1903), p. 1501.*

599. **Sjöqvist, J.**, *Physiologisch-chemische Beobachtungen über Salzsäure. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 5 (1895), p. 369.*

600. — *Dasselbe. Ibid. Bd. 5 (1895), p. 277; Bd. 6 (1896), p. 255.*

601. **Slozow, B.**, *Zur Lehre von den Oxydasen des Tierkörpers (die Speicheloxydasen). Diss. St. Petersburg, 1899 (Labor. Danilewski); Maly, Jahrg. 29, p. 905.*

602. **Smith, M.**, *Water cells of the Camel's stomach. Proceed. of the Nat. Soc. of Bristol, Vol. 6 (1890), p. 118.*

603. **Smith, J.**, *The appendix vermiformis, its fonction etc. Journ. of the Amer. Assoc., Vol. 23 (1904), p. 707.*

604. **Snarski, A.**, *Analyse der normalen Arbeitsbedingungen der Speicheldrüsen bei Hunden. Diss. St. Petersburg, 1901.*

605. **Solera, L.**, *Ueber das verschiedene Verhalten einzelner Stärkesorten zur Speicheldiastase. Maly, Jahrg. 8 (1878), p. 236.*

606. **Southall, G.**, *Note on an amylolytic ferment found in the gastric mucous membran of the pig. Journ. of Anat., Vol. 23 (1889), p. 452.*

607. **Spallanzani, L.**, *Expériences sur la digestion de l'homme et de différentes espèces d'animaux, Genève (Barthélemy Chirol) 1783.*

607a. — *Herrn Abt Spallanzanis Versuche über das Verdauungsgeschäft des Menschen und verschiedener Tierarten. Uebersetz. von F. Michaelis, Leipzig 1785.*

607b. **Spee, Graf F.**, *Beobachtungen über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1885, p. 159.*

608. **Ssobolew**, *Zur Frage über die Folgen der Unterbindung des Wurmfortsatzes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 62, p. 122.*

609. **Stade, E.**, *Untersuchungen über das fettspaltende Ferment des Magens. Inaug.-Diss. Braunschweig, 1902.*

610. **Stadelmann, J.**, *Ztschr. f. Biol., Bd. 25 [N. F. Bd. 7] (1889), p. 2.*

611. **Stambke, H.**, *Ueber den Einfluß der Körperberbewegung auf die Verdauung des Schweines. Inaug.-Diss. Bern, 1909.*

612. **Stauber, Alice**, *Ueber das embryonale Auftreten diastatischer Fermente. Pflügers Arch., Bd. 114 (1906), p. 619.*

613. **Stöhr, Ph.**, *Zur Kenntnis des feineren Baues der menschlichen Magenschleimhaut. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 20 (1882), p. 221.*

614. **Stolz, W.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis des Pankreassteapsins. Inaug.-Diss. Giessen, 1907.*

615. **Stoss, A.**, *Ueber die Entwicklung des Wiederkäuermagens etc. Münch. Wochenschr. f. Tierheilk. u. Viehzucht, 1894, No. 44.*

615a. **Stutzer, J.**, *Versuche über die Einwirkung verschiedener organischer Säuren bei der Verdauung der Eiweißstoffe. Landw. Vers., Bd. 38 (1891), p. 257.*

616. **Sundberg, E.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis des Pepsins. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 9 (1885), p. 319.*

617. **v. Swiecicki, H.**, *Untersuchungen über die Bildung und Ausscheidung des Pepsins bei Batrachiern. Pflügers Arch., Bd. 13 (1876), p. 444.*

618. **Swirski, G.**, *Ueber das Verhalten des festen Magendarminhaltes bei absolululer Karenz der Kaninchen. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol., Bd. 48 (1902), p. 282.*

618a. — *Zur Frage über die Retention des festen Mageninhaltes beim hungernden Kaninchen. Ibid. Bd. 41 (1898), p. 143.*

619. **Szamoylenko, Elisab.**, *Muskulatur, Innervation und Mechanismus der Schleuderzunge bei Spelerpes. Inaug.-Diss. Freiburg, 1904.*

619a. **Tangl, F.**, *Ueber den Einfluß der Körperbewegung auf die Magenverdauung. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 545.*

620. **Tappeiner, H.**, *Untersuchungen über die Eiweißfäulnis im Darmkanal der Pflanzenfresser. Ztschr. f. Biol., Bd. 20 (1884), p. 215.*

620a. **Tappeiner, H.**, *Ueber die Bildungsstätte des Phenols, Indols und Skatols im Darmkanal der Pflanzenfresser. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 14 (1881), p. 2382.*
621. — *Untersuchungen über die Gärung der Cellulose, besonders über deren Lösung im Darmkanal. Ibid. Bd. 20 (1884), p. 52; Bd. 24 (1888), p. 105.*
622. — *Vergleichende Untersuchungen der Darmgase. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 6 (1882), p. 432. (Aeltere Literatur.)*
623. — *Die Gase des Verdauungsschlauches der Pflanzenfresser. Ztschr. f. Biol., Bd. 19 (1883), p. 228.*
624. **Teichmann, M.**, *Der Kropf der Taube. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 34 (1889), p. 235.*
625. **Teutleben, A.**, *Ueber Kaumuskeln und den Kaumechanismus der Wirbeltiere, Bonn 1873.*
626. **Tezner, Ernst**, *Die Aenderungen in der Zusammensetzung des Speichels unter physiologischen Verhältnissen. Arch. internat. de Physiol., T. 2, p. 153—191; Maly, Jahrg. 35 (1905), p. 445—447.*
627. **Tiedemann, F.**, *und* **Gmelin, E.**, *Die Verdauung nach Versuchen, I u. II, Heidelberg u. Leipzig 1826—31.*
628. **Tobler, L.**, *Ueber die Eiweißverdauung im Magen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 45 (1905), p. 185.*
628a. **Tornier, M.**, *Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 27, p. 181.*
629. **Toussaint, E.**, *Application de la méthode graphique à la détermination du mécanisme de la rejection dans la rumination. Arch. de Physiol. norm. et pathol., 1875, p. 141.*
629a. **Trautmann**, *Beiträge zur vergleichenden Histologie des Dünndarmes der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. d. Vet.-med. Fak. Zürich, 1908.*
630. **Treviranus, G. R.**, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte, Göttingen, Bd. 4 (1814).*
631. **Ustganzew, W.**, *Zur Bedeutung des Blinddarmes für die Verdauung beim Kaninchen. Engelmanns Arch., 1905, p. 403.*
632. — *Zur Physiologie des Blinddarmes bei Pflanzenfressern. Biochem. Ztschr., Bd. 4 (1907), p. 157.*
633. **Vella**, *Die Verrichtungen des Coecums und des übrigen Dickdarmes. Moleschotts Untersuch. z. Naturlehre, Bd. 13 (1888), p. 297.*
633a. **Vernon, H. M.**, *The condition of action of pancreatic rennin and diastase. Journ. of Physiol., Vol. 26 (1901), p. 405; Vol. 27 (1901), p. 174.*
633aa. — *The differ. of action of various diastases. Ibid. Vol. 28 (1902), p. 156.*
633aaa. — *Pancreatic diastase and its zymogen. Ibid. p. 137.*
633aaaa. — *The protective value of proteïds and their decompos. products of trypsin. Ibid. Vol. 31 (1904), p. 346.*
633b. **Vernoni, Guido**, *Intorno al fondamento istologico di alcune funzioni del villo intestinale. Arch. di Anat. e di Embriologia, Vol. 7 (1908), p. 264.*
634. **Vogt, C.**, *und* **Yung, E.**, *Praktische vergleichende Anatomie, Braunschweig, Bd. 2 (1889—94).*
635. **Voit, C.**, *Ueber die Bedeutung der Galle für die Aufnahme der Nahrungsstoffe im Darmkanal. Beitr. z. Biol., Jubelschr., Stuttgart 1882.*
636. **Volhard, E.**, *Ueber das fettspaltende Ferment des Magens. Ztschr. f. klin. Med., Bd. 42, p. 414, und Bd. 43, p. 397.*
637. **Waldeyer, W.**, *Ueber den feineren Bau des Magens und des Darmkanales von Manatus americanus. Sitz.-ber. d. Berl. Akad., 1892, No. VIII, p. 79.*
638. **Walther, A.**, *Ctbl. f. Physiol., Bd. 13 (1899), p. 277.*
639. **Walther, A. A.**, *Die sekretorische Arbeit der Bauchspeicheldrüse. Arch. de Sc. biol., T. 7 (1899).*
640. **Wasmann, J.**, *De digestione nonnulla. Inaug.-Diss. Berlin, 1839.*
641. **Warren, J. W.**, *Zur Ptyalogenfrage. Ctbl. f. Physiol., Bd. 8 (1894), p. 211—212.*
642. — *und* **Latimer, Caroline W.**, *Ueber das Vorkommen des amylolytischen Fermentes und seines Zymogens in den Speicheldrüsen. Journ. f. exper. Med., Bd. 2 (1898), p. 465—473.*
643. **Weber, Max**, *Anatomisches über Cetaceen. I. Ueber den Magen der Cetaceen. Morphol. Jahrb., Bd. 13 (1888), p. 637.*
644. — *Die Säugetiere, Jena (G. Fischer) 1904.*

645. **Weinland, E.**, *Beiträge zur Frage über das Verhalten des Milchzuckers im Körper, besonders im Darm. Habilit.-Schrift München (Oldenbourg), 1899.*
646. — *Ueber die Laktase des Pankreas. I u. II. Ztschr. f. Biol., Bd. 38 (1899), p. 607, und Bd. 40 (1900), p. 386.*
646a. — *Der HCl-Gehalt des Magensaftes der Haifische. Ibid. Bd. 55 (1910), p. 58.*
646aa. — *Ueber Antifermente. I u. II. Ibid. Bd. 44, p. 1 u. 45.*
646b. **Weiser, St.**, und **Zaitschek, A.**, *Beiträge zur Methodik der Stärkebestimmung etc. Pflügers Arch., Bd. 93 (1903), p. 98.*
647. **Weiske, J.**, *Versuche über die Aufenthaltsdauer des Futters im Verdauungskanal der Tiere. Journ. f. Landw., 1878, p. 26.*
647a. — *Beeinflussen die in Vegetabilien vorkommenden Fermente die Ausnutzung der Nahrung? Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 19 (1894), p. 282.*
648. **Wepfer, J.**, *Hist. cicutae aquaticae, Basel 1679, p. 177.*
648a. **Widdicombe, J. H.**, *On the digestion of cane sugar. Journ. of [Physiol., Vol. 28 (1902), p. 174.*
649. **Wiedersheim, R.**, *Die feineren Strukturverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel, Diss. Würzburg, 1872.*
649a. — *Dasselbe. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 8 (1872), p. 435.*
650. — *Grundriß der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 3. Aufl., Jena (G. Fischer) 1893.*
651. — *Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Festschr. d. 56. Vers. D. Naturf. u. Aerzte Freiburg 1883.*
652. **Wilckens, M.**, *Untersuchungen über den Magen der wiederkäuenden Haustiere, Berlin (Wiegandt & Hempel) 1872.*
653. **Wilczewsky, P.**, *Untersuchungen über den Bau der Magendrüsen der Vögel. Inaug.-Diss. Breslau, 1890.*
654. **Wildt**, *Studien über den Verdauungsprozeß des Schafes. Journ. f. Landw., Bd. 27, p. 177.*
654a. — *Untersuchungen über die Resorption und Sekretion der Nahrungsbestandteile im Verdauungskanal des Schafes. Ibid. Bd. 22, p. 1.*
654b. — *Ueber die Vorgänge bei der Verdauung des Schafes. 50. Vers. D. Naturf. u. Aerzte 1877, p. 213.*
655. **v. Wittich, E.**, *Weitere Mitteilungen über Verdauungsfermente. Pflügers Arch., Bd. 5 (1872), p. 435.*
655a. — *Ueber Pepsinwirkung der Pylorusdrüsen. Ibid. Bd. 7 (1873).*
655b. — *Noch einmal die Pylorusdrüsen. Ibid. Bd. 8 (1874), p. 444.*
655c. **Wohlgemut, A.**, *Untersuchungen über die Diastasen. Biochem. Ztschr., Bd. 9 (1908), p. 10.*
656. **Wroblewsky, A.**, *Zur Kenntnis des Pepsins. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 21 (1895), p. 1.*
657. **Wulfson, S. G.**, *Die Arbeit der Speicheldrüsen. Diss. St. Petersburg, 1898.*
658. **Wütherich** und **Freudenreich**, *Ueber den Einfluß der Fütterung auf den Bakteriengehalt des Kuhkotes. Ctbl. f. Agr.-Chem., 1898, p. 285.*
659. **Yung, E.**, *De la cause des variations de la longueur de l'intestin chez les larves de Rana esculenta. Compt. rend. Soc. Biol., T. 139 (1893), p. 878.*
660. — *De l'influence du régime alimentaire sur la longueur de l'intestin chez les larves de Rana esculenta. Arch. Sc. phys. nat., T. 19, p. 506.*
660a. **Zacharias, J.**, *Bot. Ztg., Jahrg. 39 (1881), und Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14 (1896) u. 16 (1898).*
661. **Zaitschek, A.**, *Zur Physiologie des Muskelmagens der körnerfressenden Vögel. Pflügers Arch., Bd. 104 (1904), p. 608.*
662. — *Versuche über die Verdaulichkeit des Chitins und den Nährwert der Insekten. Ibid. p. 612.*
663. **Zillinberg-Paul, Ottilie**, *III. Mitteil. (siehe Asher), Fortgesetzte Untersuchungen über das Verhalten des Darmepithels etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 52 (1909), p. 327.*
663aaa. **Zilwa, L. A. de**, *On the composition of pancreatic juice. Journ. of Physiol., Vol. 31 (1904), p. 230.*
663aa. **Zitschmann, O.**, *Ueber die acidophilen Leukocyten des Pferdes. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 22 (1905), p. 1.*
663a. **Zumstein, J.**, *Ueber die Unterkieferdrüse einiger Säuger. Habilit.-Schrift Marburg, 1891.*

664. **Zuntz, N.,** *Ueber eine Methode zur Aufsammlung und Analyse von Darm- und Gärungsgasen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1899, p. 579.*
665. — *und* **Ustjanzew, W.,** *Die Bedeutung des Blinddarmes für die Verdauung bei Kaninchen. Ibid. 1905, p. 403.*
665a. — *und* **Ussow,** *Arch. f. Anat. u. Physiol., 1900, p. 381.*
666. **Zunz, E.,** *Ueber die Verdauunng und Resorption der Eiweißkörper im Magen und Anfangsteil des Dünndarmes. Hofmeisters Beitr., Bd. 3 (1902), p. 339.*
667. — *Nouvelles recherches sur la digestion de la viande crue et de la viande cuite chez le chien. Mém. couronnées et autres mémoires publ. par l'Acad. Roy. de Méd. de Belgique, T. 19 (1907), p. 7.*
668. — *Die Eiweißverdauung im Magen. Ergebn. d. Physiol., 1906, p. 622. (Sammelref.)*
669. — *Die fraktionierte Abscheidung der peptischen Verdauungsprodukte mittels Zinksulfat. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 27 (1899), p. 219.*
670. **Zweig, W.,** *Die physiologische Bedeutung des Schleimes. Arch. f. Verdauungskrankh., Bd. 12 (1903), p. 364.*

Sachregister.

Von **H. Stübel** (Jena).

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 4027





